



HAL
open science

L'ichtyofaune des marais côtiers des Pertuis Charentais : fonctionnalité de l'habitat et identité patrimoniale

Mireia Kohler Pacino

► **To cite this version:**

Mireia Kohler Pacino. L'ichtyofaune des marais côtiers des Pertuis Charentais : fonctionnalité de l'habitat et identité patrimoniale. Sciences agricoles. Université de La Rochelle, 2023. Français. NNT : 2023LAROS036 . tel-04699987

HAL Id: tel-04699987

<https://theses.hal.science/tel-04699987v1>

Submitted on 17 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.



Thèse de Doctorat

Ecole doctorale n°618 Euclide

Laboratoire LIENSs – Littoral Environnement et Sociétés, UMR7266

Soutenance prévue le 15 décembre 2023
Pour l'obtention du grade de Docteur de La Rochelle Université
Spécialité : Biologie de l'environnement, des populations, écologie

Mireia Kohler Pacino

L'ichtyofaune des marais côtiers des Pertuis Charentais : fonctionnalité de l'habitat et identité patrimoniale



Rapporteurs

Céline Chadenas, Professeure (HDR), Université de Nantes, IGARUN UMR (6554)

Éric Feunteun, Professeur (HDR), Muséum National d'Histoire Naturelle, UMR BOREA (8067)

Examineurs

Laure Carassou, Chargée de Recherche, INRAe, EABX

Anthony Sturbois, Chargé de missions scientifiques chez VivArmor Nature et Chercheur associé, UMR LEMAR (6539)

Elodie Réveillac, Maîtresse de Conférence, La Rochelle Université, UMR LIENSs (7266)

Nicolas Becu, Directeur de recherche, CNRS, UMR LIENSs (7266)

Marie Vagner, Chargée de Recherche, CNRS, UMR LEMAR (6539) invitée

Directrice
Co-encadrant
Co-encadrante

Remerciements

Tout d'abord, je souhaiterais remercier les membres de mon jury, *Céline Chadenas*, *Eric Feunteun*, *Laure Carassou* et *Anthony Sturbois* pour avoir accepté d'évaluer ces travaux de thèse et de l'avoir enrichis grâce à leurs retour.

Je remercie les membres de l'école doctorale et notamment *Isabelle Hirsch* qui a toutes mes questions et qui a veillé au bon déroulement du dépôt de manuscrit.

Je remercie la communauté d'Agglomération de La Rochelle pour le financement dont j'ai bénéficié pour réaliser cette thèse.

Merci à *Valérie Ballu*, Directrice du laboratoire LIENSs, pour m'avoir permis de réaliser cette thèse au sein du laboratoire, ainsi que pour sa bienveillance.

Je remercie naturellement mes encadrants *Elodie*, *Marie* et *Nicolas* qui m'ont accompagné tout au long de ces trois dernières années. Je vous remercie pour le temps de vous m'avez consacré, toujours à l'écoute et avec bienveillance. J'ai beaucoup apprécié vos encouragements et petites attentions notamment pendant la correction de ce manuscrit. Merci de m'avoir donné l'opportunité de faire cette thèse à vos côtés.

Merci aussi à *Thomas Lacoue-Labarthe*, faisant partie de la coordination du projet pampas, qui a suivi cette thèse de près et qui a toujours été de bon conseil. Plus généralement, je tiens à remercier tous les membres du projet PAMPAS et du laboratoire pour leurs aides et implication sur terrain de pêche en toute saison, de nuit comme de jour, sous la tempête et sous le soleil. Ce qui m'amène à remercier tout particulièrement *Bénédicte Dubillot*, organisatrice de toutes les campagnes d'échantillonnage, donc le soutien sans faille, sur le terrain et au laboratoire, a largement contribué à présenter ce travail aujourd'hui. Un grand merci à vous tous qui déjà depuis 2019 contribuer à rendre cette thèse possible.

Je tiens aussi à remercier tous les doctorants qui contribuent largement à la vie du laboratoire, mais pas que, merci à *Margot*, *Treden*, *Benois*, *Eléonore* et *Clémentine* pour ces moments d'évasion et spécialement un énorme merci à *Vincent*, *Laura* et *Lauriane*, la team soutien sans faille, qui réponds toujours présent. Merci à *Pascaline* pour son soutien et sa bonne humeur qui arrive toujours à trouver le bon mot. Last but not least, merci à *Nicolas* et *Claudia* qui sont là tous les jours, de près comme de loin, vous êtes de vrai de soleil. Enfin merci à ma famille qui m'a toujours soutenu dans toutes mes décisions.

Avant-propos

Cette thèse s'inscrit dans le projet de recherche collaborative PRC de l'Agence Nationale de la Recherche ANR PRC PAMPAS (ANR-18-CE32-0006), qui a pour but d'étudier l'évolution des zones humides côtières face à l'aléa submersion sous le prisme de l'identité patrimoniale de ces marais, en fonction de leur mode de gestion. La thèse a été financée au travers d'une bourse de thèse par la Communauté d'Agglomération de La Rochelle (CDA). Elle a été réalisée au sein de l'équipe BIOFEEL (BIOdiversité et Fonctionnement des Ecosystèmes Littoraux) du laboratoire Littoral Environnement et sociétés LIENSs (UMR 7266 La Rochelle Université - CNRS). Ces travaux ont été encadrés par Elodie Réveillac, Maîtresse de conférences à La Rochelle Université et co-encadrés par Nicolas Bécu Directeur de Recherche, au laboratoire Littoral Environnement et sociétés et Marie Vagner Chargée de Recherche au laboratoire UMR LEMAR, Université de Bretagne Occidentale (CNRS-UBO-IRD-Ifremer).

Ce travail de thèse a notamment reçu le soutien technique de Bénédicte Dubillot, qui a organisé les nombreuses campagnes de terrain et avec qui j'ai traité tous les échantillons.

J'ai eu le plaisir de co-encadrer deux stagiaires, qui ont contribué à ce travail de thèse :

- Jeanne Latreille De Lavarde (6 mois, Master 1^{er} année, Université de Montpellier), pour l'étude d'écologie trophique par approche isotopique.
- Dorian Lemesle (6 mois, Master 2^{ème} année, Université de Grenoble), pour l'étude des perceptions des usagers vis-à-vis de l'ichtyofaune des marais.

Pendant cette thèse, j'ai eu l'opportunité de dispenser d'enseignement au sein de La Rochelle Université en tant que vacataire, majoritairement pour les travaux pratiques notamment pour l'étude et la compréhension du vivant, module Stratégie d'échantillonnage : 37h, L3 et module Grandes fonctions : 9h, L2 ainsi que des TP en Biologie animale 2 : 9h, L2.

J'ai aussi eu la chance de pouvoir être formée à l'expérimentation animale (61h), pour la conception et réalisation des procédures expérimentales pour les poissons par l'école vétérinaire Oniris à Nantes. Et j'ai pu valoriser mon travail au travers d'un article et de communications scientifiques.

Articles

Kohler M., Vagner M., Dubillot B., Lacoue-Labarthe T., Bécu N., Pesme E., Réveillac E. (2023) Short-term response of fish communities to freshwater marshes hydrological restoration and partial reconnection to marine coastal waters

Communication

Congrès Internationaux:

- **Kohler M.**, Vagner M., Dubillot B., Lacoue-Labarthe T., Bécu N., Pesme E., Réveillac E. Short-term response of fish communities to freshwater marshes hydrological restoration and partial reconnection to marine coastal waters. ALSO, Aquatic Science Meeting (Mallorca, juin 2023)

Congrès nationaux:

- **Kohler M.**, Bergeon L., Dubillot B., Lacoue-Labarthe T., Azémar F., Tackx M., Dupuy C., Jourde J., Agogué H., Bertin X., Polsenaere P., Mayen J., Dubillot E., Bécu N., Long N., Vagner. M., Réveillac E. Effet de la reconnexion d'un marais d'eau douce à la mer sur les communautés planctoniques et l'ichtyofaune : Cas du marais côtier urbain de Tasdon en Charente-Maritime. Colloque pluridisciplinaire « Restauration et reconnexion des marais littoraux. Regards croisés sur une solution d'adaptation aux changements globaux », **présentation orale** en duo avec Lauriane Bergeon (Brest, octobre 2021)

- **Kohler M.**, Vagner M., Dubillot B., Lacoue-Labarthe T., Bécu N., Pesme E., Réveillac E. L'ichtyofaune des marais côtiers des Pertuis charentais face à l'aléa de submersion marine : caractérisation, fonctionnement écologique et fonction patrimoniale. Colloque universitaire des doctorants de l'école doctorale « Euclide » de l'Université de La Rochelle, **présentation orale et poster** (mai 2022)

Résumé étendu

A l'interface entre terre et mer, les marais côtiers présentent des habitats stratégiques dont la dimension écologique, économique et patrimoniale souligne l'importance de leur conservation. Leur forte productivité biologique est à l'origine de nombreux services écosystémiques e.g., pêche, tourisme, séquestration de carbone. Cependant, ces habitats font face à de multiples pressions liées à l'anthropisation et aux changements climatiques. La conservation de ces milieux est donc cruciale pour en préserver les atouts. Dans ce contexte, ces travaux de thèse visent à caractériser l'identité patrimoniale et le fonctionnement écologique des marais côtiers sous le prisme de l'ichtyofaune, un compartiment clé de ces écosystèmes aquatiques. Dans ces travaux, deux sites représentatifs de la diversité d'habitats des marais côtiers tempérés tidaux des Pertuis Charentais ont été considérés. Le premier site est le marais d'eau douce de Tasdon. Situé en périphérie de la ville de La Rochelle, ce marais urbain a récemment connu des changements physiques et abiotiques consécutifs à sa restauration hydrologique et à sa reconnexion partielle aux eaux côtières. Le second site d'étude est un marais salé côtier endigué situé à l'Houmeau, qui présente un mode gestion représentatif des marais salés caractéristiques de ce territoire.

Deux grands volets ont été abordés dans cette thèse interdisciplinaire, mêlant l'écologie et les sciences humaines et sociales : (i) Les analyses de diversité taxonomique et de la structure fonctionnelle des communautés basées sur des suivis in situ ont permis d'identifier la réponse des communautés sous l'influence de la restauration et du rétablissement partiel du continuum terre-mer. Les changements de fonctionnalité trophique des marais pour l'ichtyofaune ont été étudiés par analyse des réseaux trophiques sous l'effet de deux types de modifications ; l'une liée aux modes de gestion à la suite de la restauration du marais d'eau douce et l'autre, liée à l'aléa de submersion marine au travers d'une expérimentation en mésocosme semi-naturel en marais salé. (ii) Enfin, pour comprendre de quelle façon l'ichtyofaune s'inscrit dans le patrimoine naturel des marais, les perceptions des usagers ont été étudiées au moyen d'enquêtes et d'entretiens semi-dirigés.

Ces travaux ont révélé (i) la réponse à court-terme de l'assemblage piscicole en montrant un changement de composition fonctionnelle et le maintien de la diversité taxonomique suite à la modification abiotique de l'habitat. Les changements fonctionnels de composition d'assemblage se sont traduits par la favorisation des espèces allochtones d'eau douce, mais aussi par l'arrivée d'espèces migratrices et estuariennes et marines à la suite de la restauration et la reconnexion du marais de Tasdon. Quant à la fonctionnalité trophique du marais, la restauration et la reconnexion ont enrichi les réseaux trophiques en augmentant le nombre de niveaux trophiques du réseau et en favorisant l'élargissement des niches isotopiques des consommateurs témoignant d'une diversification des

sources et/ou des habitats alimentaires. Et d'autre part, la submersion marine expérimentale n'a pas démontré d'effet à court terme sur les réseaux trophiques simplifiés, indiquant que la typologie de la submersion testée ici pourrait ne pas impacter la fonctionnalité trophique des marais. (ii) Les usagers du marais de Tasdon enquêtés, perçoivent l'ichtyofaune pour ses valeurs écologiques, de divertissement, d'éducation ainsi que son identité patrimoniale. Ces travaux ont pu établir, dans le cadre de l'étude du marais de Tasdon que la curiosité et la fréquence d'observation de l'ichtyofaune étaient les principaux facteurs permettant la perception des usagers enquêtés vis-à-vis des espèces et des fonctions écologiques du marais pour l'ichtyofaune.

Les résultats de cette thèse attestent de la complémentarité des approches taxonomiques et fonctionnelles, notamment trophiques, pour caractériser les réponses de la succession des assemblages et des réseaux trophiques. La couleur interdisciplinaire de ces travaux a permis de mettre en lumière la façon dont l'ichtyofaune et la fonctionnalité des habitats qui y est associée s'intègrent dans les processus de patrimonialisation. Elle plaide pour l'intégration de la fonctionnalité écologique et de la trajectoire des écosystèmes dans la définition du patrimoine naturel dans une optique d'écologie de la conservation.

Mots-clés : Icthyofaune, marais côtier, communautés piscicoles, gestion, identité patrimoniale

SOMMAIRE

Chapitre 1 : Introduction et contexte général

1. Les zones humides : des écosystèmes menacés	1
2. Des zones humides particulières : les marais côtiers.....	2
2.1 Fonctions écologiques du marais pour l'ichtyofaune	4
2.2 Les marais des Pertuis Charentais	6
2.3 Gestion des marais des Pertuis Charentais	7
2.4 Le cas du marais de Tasdon : un marais côtier urbain des Pertuis Charentais	8
3. Structure et processus d'assemblages des communautés et trajectoire écologique de marais	11
3.1 La théorie des successions écologiques	12
3.2 Règles d'assemblage des communautés selon la théorie des filtres.....	12
4. Problématique de thèse et structure du manuscrit.....	14

Chapitre 2 : Modulation des fonctions écologiques du marais pour l'ichtyofaune en réponse à la modification des modes de gestion et à un évènement de submersion marine

PARTIE 1 : Réponses d'un marais côtier d'eau douce aux travaux d'aménagement hydrologique et à la reconnexion partielle aux eaux marines

1. Résumé étendu en français	19
1.1 Introduction.....	19
1.2 Méthodes et stratégie d'échantillonnage.....	22
1.3 Modification des paramètres abiotiques suite aux travaux et à la reconnexion aux eaux côtières	23
1.4 Réponse des communautés des poissons aux travaux et à la reconnexion aux eaux côtières	25
1.5 Discussion	28
2. Article intégral en anglais: <i>Short-term responses of fish communities to freshwater marshes hydrological restoration and partial reconnection to marine coastal waters</i> , soumis à Wetlands le 18/07/2023	30
3. Effets des travaux et de la reconnexion aux eaux côtières sur la fonctionnalité trophique du marais de Tasdon	67
3.1 Introduction.....	67
3.2 Matériels et méthodes.....	68
3.2.1 Protocole d'échantillonnage et traitement des échantillons.....	70

3.2.2 Traitement des échantillons compartiments biologiques.....	70
3.2.3 Traitement de données	72
3.3 Principaux résultats	72
3.3.1 Effet des travaux et de la reconnexion aux eaux côtières sur le réseau trophique de Tasdon	72
3.3.2 Effet des travaux et de la reconnexion aux eaux côtières sur les niches isotopiques des espèces diadromes.....	73
3.4 Discussion	74

PARTIE 2 : Réponses d'un réseau trophique simplifié d'un marais côtier salé à l'aléa submersion marine

1. Un évènement climatique type submersion peut-il entraîner des modifications rapides dans les réseaux trophiques ?	78
1.1 Introduction	78
1.2 Matériels et méthodes	80
1.2.1 Site d'étude et stratégie expérimentale	80
1.2.2 Collecte des échantillons.....	83
1.2.3 Traitement de données	84
1.3 Résultats	84
1.3.1 Changements abiotiques pendant la submersion.....	86
1.3.2 Paramètres structurant les réseaux trophiques	88
1.3.3 Changements de réseaux trophiques avant et après submersion	89
1.4 Discussion	90

Chapitre 3 : Étude des perceptions des usagers sur l'ichtyofaune et la fonctionnalité de son habitat

1. Introduction	93
1.1 Patrimoine naturel : bref historique et contexte.....	93
1.2 Valeurs patrimoniales rattachées aux marais côtiers et à l'ichtyofaune.....	96
1.3 Appréhender la façon dont l'ichtyofaune s'intègre dans l'identité patrimoniale du marais.....	99
2. Approche et méthodes d'investigation.....	103
2.1 Critère et sélection des usagers des marais.....	103
2.2 Enquête exploratoire	104
2.3 Enquête par questionnaire semi-directif.....	106
2.4 Traitement et analyse des données des entretiens semi-directifs.....	107
3. Résultats	108
3.1 Principaux résultats et analyse des enquêtes	108
3.1.1 Caractérisation des usagers ayant répondu au questionnaire	108
3.1.2 Caractérisation du rapport d'usage du marais.....	109

3.1.3 Perception de l'ichtyofaune	110
3.2 Principaux facteurs influant sur la perception des usagers des marais	114
4. Discussion	118
4.1 Retour sur les principaux résultats et leurs implications	118
4.2 Des espèces particulières de poissons ou des fonctions écologiques perçues sont-elles à vocation patrimoniale ?	120
4.3 Limites de l'étude des perceptions ou connaissances des usagers	121
4.4 Conclusion et perspectives	122

Chapitre 4 : Discussion générale

1. Retour sur les résultats principaux et leurs implications	124
1.1 Réponse de la communauté piscicole d'eau douce à la restauration et à la reconexion, et perceptions des espèces par les usagers	124
1.2 Réponse de l'assemblage diadrome et estuarien & marin à la reconexion et perception des espèces patrimoniales	126
1.3 Perception des fonctions écologiques inventoriées de l'habitat	127
1.4 La fonctionnalité des habitats et la définition du patrimoine naturel	128
1.5 Changement de trajectoire écologique et patrimoniale suite à la restauration	129
1.6 Le dynamisme et les changements des habitats dans le patrimoine naturel	130
2. Intérêt et apport de la thèse	132
3. Perspectives : futures questions écologiques	133

Références bibliographiques	135
--	------------

Annexes	160
----------------------	------------

Chapitre 1

Introduction et contexte général

1. Les zones humides : des écosystèmes menacés

Les zones humides sont définies par la loi sur l'eau 1992 comme étant des « *terrains, exploités ou non, habituellement inondés ou gorgés de façon permanente ou temporaire, ou dont la végétation, quand elle existe, y est dominée par des plantes hygrophiles pendant au moins une partie de l'année* » (MNHN 2023). Au cours des siècles derniers, les zones humides ont été considérées comme insalubres et sans valeur (Gillet, Dubois, et Bonnet 1995). Cette perception des zones humides a longtemps conditionné les décisions gouvernementales dépendantes de l'économie et de la croissance démographique (Davidson 2014). La conquête de ces milieux a donc visé à les assécher et les remblayer pour gagner de nouvelles surfaces pour l'agriculture, l'urbanisation, le développement des infrastructures, et sur la côte, pour les défenses maritimes, les développements portuaires, industriels et l'aquaculture (Finlayson et D'Cruz 2005; Asselen et al. 2013; Davidson 2014; Xu et al. 2019).

Sous l'effet conjugué des activités humaines et des pressions environnementales, la dégradation et la perte de ces écosystèmes a conduit à la disparition de plus de 70% des zones humides depuis le 18^{ème} siècle, dont 50% depuis le 20^{ème} siècle (Dugan 1993; Davidson 2014; Mitsch, Bernal, et Hernandez 2015; Gardner et Finlayson 2018). Dans les années 1960, cette conquête des zones humides a commencé à susciter des questionnements quant aux valeurs et à la perte de ces écosystèmes (Hoffmann 1964). Les impacts sur la biodiversité (notamment sur les oiseaux ; Schmidt 2006), ont été de plus en plus observés et jugés préoccupants par les scientifiques (Davidson 2014). La destruction de ces écosystèmes a paradoxalement mis en lumière leur importance environnementale (Barnaud, Antona, et Marzin 2011). Dans ce contexte, la convention de Ramsar tenue en 1971 a établi le premier traité (en vigueur à partir de 1975) visant une reconnaissance internationale de la grande valeur des zones humides, afin d'en enrayer leur dégradation et leur perte, aujourd'hui et à l'avenir (Matthews 1993).

Aujourd'hui, les zones humides s'étendent sur une surface mondiale de 3% (Davidson et al. 2019), mais abritent une biodiversité particulièrement importante par rapport à leur superficie (Dudgeon et al. 2006; Kingsford, Basset, et Jackson 2016). Parmi les zones humides, les marais côtiers sont des écosystèmes complexes et dynamiques, et particulièrement vulnérables au changement climatique et aux conditions météorologiques extrêmes, en raison notamment de leur topographie basse combinée

à leur situation à l'interface terre-océan (Houghton et al. 2001; Kirwan et al. 2016; Xu et al. 2019). Dans un contexte de changement global, la fréquence et l'intensité des événements climatiques extrêmes, comme les tempêtes et les submersions, ont tendance à augmenter (Pachauri et Reisinger 2014; Trenberth, Fasullo, et Shepherd 2015; Schaller et al. 2016). A plus long terme, l'élévation du niveau de la mer et l'érosion côtière accentuent les menaces sur ces écosystèmes (Dawson et al. 2009; Parkinson et al. 2017).

2. Des zones humides particulières : les marais côtiers

Parmi les marais côtiers, plusieurs types d'habitats peuvent être rencontrés : les prés-salés, les marais salés, les marais tidaux saumâtres et les marais d'eau douce (HabRef, INPN¹). Parmi ces marais, on distingue :

- Les marais naturels, c'est-à-dire les milieux non-endigués, qui sont soumis aux influences tidales (c.à.d. des marées) ou aux crues des rivières.
- Les marais anthropisés, souvent endigués, dont le système hydraulique est géré par l'homme, et les niveaux d'eau régulés par des écluses et des vannes permettant d'approvisionner le marais en eau grâce à des canaux (Fig. 1.3).

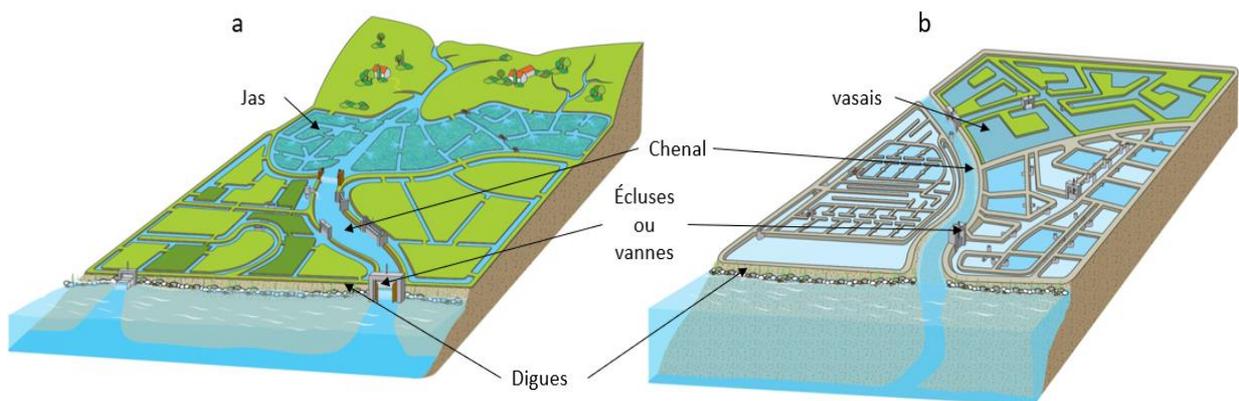


Figure 1.3. Schéma des marais anthropisés. (a) marais d'eau douce et (b) marais salé. Adapté du Forum des Marais Atlantique (FMA)

¹ HabRef, INPN. 2023. « Biodiversité dans les territoires Charente Maritime ». <https://inpn.mnhn.fr/collTerr/biodiversity/INSEED17?tab=area>.

Les marais côtiers sont des zones humides de transition sur le continuum continent-océan, qui présentent une forte diversité hydrodynamique avec des eaux stagnantes ou courantes, et sont toujours caractérisées par de faibles profondeurs d'eau (Verger et Ghirardi 2009; Keddy 2010).

Les marais côtiers sont des espaces à forts enjeux écologique, économique et social (Cattrijsse et Hampel 2006; Gallet et al. 2017; De Cacqueray et al. 2018; Dedinger et al. 2023). Ils présentent une large diversité d'habitats et une biodiversité plus ou moins inféodée, mais aussi une multitude de fonctions écologiques et de services écosystémiques². Après des siècles d'aménagement, les marais endigués sont reconnus par leur place comme support d'activités, pour l'exploitation agricole (e.g. conchyliculture, saliculture, céréaliculture) mais aussi pour des activités de détente et loisirs (e.g. promenade, pêche), et offrent un cadre de vie attractif par la qualité paysagère des espaces naturels. D'un point de vue sociétal, ces paysages contribuent à l'identité, au mode de vie et à l'histoire des territoires (Haines et al. 2018).

La côte Atlantique française présente une large typologie de marais qui sont approvisionnés en eau salée sous l'influence tidale. On distingue les marais salés (*schorre*) et les vasières intertidales (*slikkes*), dont la configuration change lorsqu'ils sont aménagés. Des chenaux artificiels permettent de garder en eau les marais « mouillés », qu'ils soient d'eau douce, saumâtre ou salée, et dont les niveaux d'eau sont gérés par des ouvrages hydrauliques de type écluse (c.-à-d. vannes destinées à retenir ou à évacuer l'eau ; Fig. 1.1). Les marais côtiers exploités peuvent être alimentés par des cours d'eau ou des nappes souterraines drainant les eaux de pluie ou par la connexion avec la mer/océan, au travers de canaux dans le cas des marais endigués ou par la marée dans le cas des marais salés (Verger et Ghirardi 2009; Tortajada 2011; Moncelon 2022).

La nature et la quantité des apports d'eau sont souvent déterminées par une forte saisonnalité, caractérisée par de fortes fluctuations des paramètres environnementaux (e.g. salinité, température, turbidité, oxygène dissous) en lien avec leur fonctionnement hydraulique (e.g. influence tidale, crues, ...) et les conditions climatiques (pluviométrie, vent, température) (Keddy 2010; Tortajada 2011). Ils présentent une végétation dominante d'herbacée (e.g. graminées, joncs ou roseaux) (Zedler, Callaway, et Sullivan 2001; Keddy 2010) sur leur partie terrestre, et abritent de nombreuses espèces animales terrestres et aquatiques qui y sont plus ou moins inféodées (macrofaune benthique, c'est-à-dire les invertébrés benthiques de taille supérieur à 1mm), poissons, amphibiens, oiseaux de rivage et

² Service écosystémique : caractéristiques écologiques, fonction ou processus qui contribuent directement ou indirectement au bien-être de l'homme : ce sont des bénéfices que l'homme reçoit du fonctionnement des écosystèmes (Costanza et al. 1997; *Millennium ecosystem assessment* 2005).

mammifères aquatiques, Keddy 2010). L'ensemble de ces caractéristiques et forçages façonnent la mosaïque d'habitats constituant les marais côtiers (prés-salés, vasières, chenaux...) ainsi que la biodiversité hébergée. Cette mosaïque structure la biodiversité dans l'espace et le temps au fil des marées et des saisons (Hampel, Elliott, et Cattrijsse 2009; Laffaille, Feunteun, et Lefeuvre 2000; Crosby et al. 2015; Lechêne, Boët, et al. 2018; Bergeon et al. 2023).

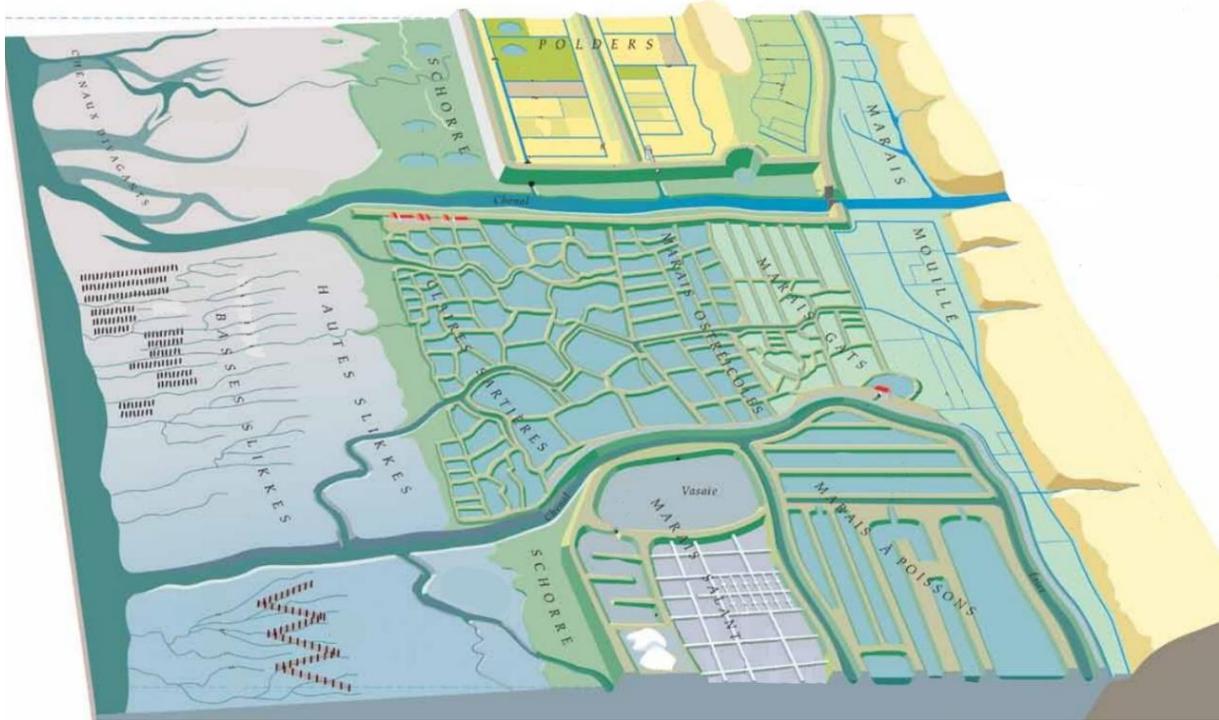


Figure 1.1. Schéma de zone humide et marais du littoral atlantique français (Source simplifié : Verger F.& Ghirardi R., 2009)

2.1. Fonctions écologiques du marais pour l'ichtyofaune

Parmi la biodiversité des marais, l'ichtyofaune (c.à.d. groupe rassemblant toutes les espèces de poissons) se pose comme élément clé de la structure et du fonctionnement de l'écosystème (Holmlund et Hammer 1999; Cattrijsse et Hampel 2006; Wilson et al. 2009; Ramat 2018). L'ichtyofaune permet d'évaluer la fonctionnalité d'un habitat en tant qu'indicateur écologique, particulièrement les espèces dont le cycle de vie dépend du marais. Ce compartiment biologique, permet également de comprendre les liens entre l'homme et son environnement et la façon dont il le perçoit, puisqu'il existe une forte disparité de perception entre les différentes composantes de cette biodiversité (Ramat 2018; Duffaut 2019).

Qu'ils soient d'eau douce, saumâtre ou salée, les marais côtiers présentent plusieurs fonctions permettant à nombreuses espèces de poissons d'accomplir leur cycle de vie (Copp 1997; Cattrijsse et Hampel 2006; Zeug et Winemiller 2008). . Certaines espèces les utilisent comme un refuge (Laffaille, Feunteun, et Lefeuvre 2000), leur permettant d'échapper à la prédation grâce à une densité de plantes terrestres et aquatiques qui offre une structure complexe d'habitat, et à la faible profondeur inadaptée aux espèces prédatrices de plus grande taille (França et al. 2008; Boesch et Turner 1984; Laffaille, Feunteun, et Lefeuvre 2000; Salgado et al. 2004; Hampel, Cattrijsse, et Elliott 2005)). Les marais représente également une zone d'alimentation abondante et permet la croissance et le développement des juvéniles (le marais joue alors le rôle de nourricerie ; Beck et al. 2001 ; Cattrijsse et Hampel 2006). Certaines espèces utilisent également cet habitat pour la reproduction (Able et al. 2008).

La disponibilité des ressources est un des principaux facteurs déterminant la qualité de l'habitat (Gibson 1986). La forte production primaire et détritique (plantes vasculaires, microalgues benthiques et organismes décomposeurs) des marais côtiers permet l'accès à de fortes disponibilités alimentaires et participe alors à l'entretien et à la diversification des réseaux trophiques (Odum 1984; Rozas et Odum 1988; Gibson 1986; Bouchard et Lefeuvre 2000; Cattrijsse et Hampel 2006). Cette production primaire est intégrée dans les réseaux alimentaires par leurs consommateurs, comme les invertébrés benthiques (e.g. macrofaune benthique), le zooplancton (e.g. copépodes) ou encore les poissons (e.g. le mulot du genre *Chelon*). Ceux-ci sont à leur tour consommés par les consommateurs secondaires composés par exemple de poissons zooplanctonophages (e.g. l'athérine *Atherina presbyter*), poissons macroinvertivores (e.g. le gobie *Pomatoschistus microps*), ou des espèces omnivores (e.g. l'épinoche *Gasterosteus aculeatus*) (Salgado et al. 2004; B. C. Green et al. 2009). Afin de comprendre comment les ressources alimentaires sont intégrées dans les réseaux et de connaître leurs natures et les quantités ingérées, les contenus stomacaux et les réseaux trophiques sont souvent étudiés (Costa, Catarino, et Bettencourt 2001; Laffaille, Feunteun, et Lefeuvre 2000; Hampel, Cattrijsse, et Mees 2004; Green et al. 2012; Carpentier et al. 2014; Sturbois et al. 2022).

Parmi les diverses fonctions des marais côtiers liées aux propriétés refuge et alimentaire s'inscrit une fonction essentielle : celle de nourricerie (Beck et al. 2001; Cattrijsse et Hampel 2006; Seitz et al. 2014). Par définition, un habitat nourricerie présente une abondance de juvéniles largement supérieure à celle des adultes en comparaison aux autres habitats et présente de meilleurs taux de survie et de croissance de ces derniers qui pourront rejoindre le large une fois adultes. Les marais côtiers sont identifiés comme des zones de nourricerie pour les juvéniles de plusieurs espèces, dont certaines sont d'intérêt halieutique comme le bar commun (*Dicentrarchus labrax*), la sole commune (*Solea solea*) ou encore le mulot porc (*Chelon ramada*) (Laffaille et al. 2002; Salgado et al. 2004; Rochette et al. 2010).

Ces habitats sont aussi utilisés pour la reproduction, notamment pour les espèces qui accomplissent leurs cycles de vie dans les marais (Able et al. 2008; Zeug et Winemiller 2008). Les marais côtiers anthropisés d'eau douce sont un habitat de frai, d'alevinage et d'alimentation pour les espèces d'eau douce (Stephenson 1990; Feyrer, Sommer, et Harrell 2006). Cette fonction est moins décrite pour les espèces estuariennes & marines³ qui n'accomplissent pas leur cycle de vie entier dans les marais côtiers, à l'exception des espèces comme les gobies communs (*Pomatoschistus microps*) et les épinoches (*Gasterosteus aculeatus*), qui semblent pouvoir se reproduire dans ces habitats (Kedney, Boulé, et Fitzgerald 1987; Laffaille 2000; Arai et al. 2020).

2.2. Les marais des Pertuis Charentais

Les pertuis sont des zones maritimes abritées et délimitées en général par une ou plusieurs îles et un continent. Sur la côte Atlantique française, les Pertuis Charentais, délimités par les îles de Ré, d'Aix et d'Oléron, drainent les bassins-versants de la Sèvre Niortaise au nord, de la Charente et de la Seudre au sud (Fig. 1.2). Les marais côtiers continentaux et insulaires jalonnent ces pertuis et y sont des écotones⁴ écologiques, historiques et culturels. A l'interface des cours d'eau douce, des estuaires et des vasières intertidales, ces marais se sont progressivement formés grâce à la sédimentation fluvio-marine, occupent aujourd'hui environ 15% de la superficie du département, et présentent une large dominance (80%) de marais endigués (Moncelon 2022). Ces marais qu'ils soient naturels ou endigués, témoignent d'un inventaire du patrimoine naturel remarquable (Fig. 1.2).

³ Estuariennes & Marines : Espèces dont les individus peuvent accomplir leur cycle de vie en mer ou en estuaire, également représentées par des populations marines (Potter et al. 2015).

⁴ Ecotones : zone de transition à l'interface de deux écosystèmes.



Figure 1.2. Cartographie des zones naturelles d'intérêt écologique, faunistique et floristique du pertuis Charentais. En vert, les zones naturelles d'intérêt écologique, faunistique et floristique (ZNIEFF)

2.3. Gestion des marais des Pertuis Charentais

Dans les marais côtiers endigués, la gestion de l'eau est aujourd'hui principalement conditionnée à l'urbanisation, à l'exploitation agricole et au risque d'inondation par un arrêté préfectoral (n° 23EB548). On distingue alors deux types de gestion saisonnière en fonction des apports par la pluie et par les nappes souterraines (fin d'automne/ début de printemps), et de la sécheresse (fin de printemps/ début d'automne). Lorsque l'apport hydrique est suffisant (fin d'automne/ début de printemps), le système hydraulique est ouvert permettant l'évacuation des excédents d'eau. Alors que lorsque la demande hydrique est forte pour les milieux et les usagers (fin de printemps/ début d'automne), le système est clos empêchant l'évacuation de l'eau.

La gestion de l'eau des marais endigués s'effectue par le biais d'ouvrages hydrauliques de type écluse, permettant de gérer manuellement ou automatiquement les niveaux des bassins, appelés localement vasais (bassin aménagé dans lequel arrive l'eau de mer) ou jas (quand il s'agit d'eau douce). Ces

infrastructures permettent le renouvellement de l'eau ou l'évacuation du trop-plein d'eau, grâce à des chenaux connectés en amont à des cours d'eau ou en aval à l'océan. Lorsque ces marais sont exploités pour l'aquaculture ou la saliculture, ils sont drainés pour maintenir la qualité des eaux et limiter la sédimentation. Ce drainage est fait par des « assec » qui consistent à assécher les sédiments une fois par an, ou par des curages permettant de retirer l'excédent de sédiments.

En raison de leur importance économique et écologique, les marais côtiers représentent un des écosystèmes où la valeur d'investissement est plus élevée (Goeldner-Gianella et Verger 2009; De Groot et al. 2013; Goeldner-Gianella et al. 2015). Ils constituent alors enjeu prioritaire pour les programmes de restauration. Les programmes de restauration consistent souvent à rétablir le continuum terre-mer sous l'influence des marées et les flux hydrologiques naturels qui favorisent la biodiversité (Simenstad, Reed, et Ford 2006; Debue et al. 2022). Les mesures de restauration de ces milieux sont multiples (suppression de digue, brèches ou abaissement de digue, changement d'usage des ouvrages hydrauliques) mais consistent en majorité à supprimer en totalité ou partiellement les obstacles perturbant l'hydrodynamisme naturel (digues et ouvrages hydrauliques). Les avantages de la restauration peuvent être l'apport de biens et de services essentiels par les écosystèmes naturels, tels que la fonctionnalité écologique de l'habitat pour la faune et la flore, la filtration de l'eau et le stockage du carbone (Simenstad, Reed, et Ford 2006; Mitsch et al. 2013; Kingsford, Basset, et Jackson 2016). Ce retour à des écosystèmes plus naturels est soutenu par la société, reconnaissant leur importance dans l'apport de biens et de services essentiels.

2.4. Le cas du marais de Tasdon : un marais côtier urbain des Pertuis Charentais

Le marais de Tasdon est situé en périphérie des communes de La Rochelle et Aytré, sur le littoral Atlantique en Charente-Maritime. Son histoire témoigne des coutumes d'usage des marais charentais à travers le temps. Ce marais protégé sur l'arrière-côte, était à l'origine un marais salé côtier soumis aux marées. Au cours du Moyen Âge, il a été aménagé pour la production de sel, puis a subi une extension des terres agricoles et une urbanisation au cours du 20e siècle, ce qui a entraîné des conditions de sécheresse. Pour pallier la sécheresse, son usage a été détourné en 1962, lorsqu'un barrage a été construit pour empêcher l'intrusion de l'eau de mer dans le système hydraulique. Ainsi, le marais a été déconnecté des eaux marines et est devenu un marais d'eau douce recevant de l'eau de pluie et de ruissellement, puis se déversant dans l'océan au travers de plusieurs canaux. En 1970, un projet d'urbanisation a entraîné le remblaiement partiel du marais formant le quartier de Villeneuve-les-salines. Par la suite, une forte prise de conscience sur les enjeux environnementaux a

mené à désigner une partie du site au titre de réserve naturelle volontaire en 1996 puis réserve naturelle régionale, ainsi qu'en zone ZNIEFF⁵ de type 1 en 2001 afin de valoriser cette zone humide.

Dans ce contexte, un nouveau plan de gestion a été mis en place et porté par la ville de La Rochelle en 2010. À ce moment-là, la gestion s'est orientée vers la promotion de la nature en ville et du patrimoine naturel des marais pour les usagers. Elle combinait à la fois la gestion hydrologique (e.g. la régulation des eaux pluviales) de la zone urbanisée voisine et la conservation de la biodiversité. Face à ce défi, un projet de restauration écologique a été entamé en 2019. Le projet visait d'une part, à créer davantage d'espaces de promenades et de loisirs (e.g. passerelle en bois et mirador) afin d'accueillir davantage d'usagers au sein du marais (e.g. promeneurs, pêcheurs), et d'autre part, à reconnecter le marais avec les eaux marines côtières qui avaient été interrompues pendant des décennies, ainsi qu'à restructurer le cours d'eau dans sa forme originale et favoriser la biodiversité.

La restauration écologique peut être définie comme une « *action intentionnelle qui initie ou accélère le rétablissement des écosystèmes à la suite de dommages, de dégradation ou de destruction* » (SER, 2005). Cependant, cette définition ne fait pas consensus et recoupe plusieurs types d'actions intentionnelles qui initient ou accélèrent le rétablissement de l'écosystème (Gerwing et al. 2022). Dans ce manuscrit, le terme de restauration écologique désigne l'action intentionnelle d'aménagement hydrologique du marais et le rétablissement du continuum terre-mer de façon intermittente et assistée par l'homme.

Ce nouveau projet avait l'ambition d'améliorer les possibilités de repos et de nidification des oiseaux de rivage en maintenant des niveaux d'eau stables, en particulier pendant les périodes de reproduction (Wang et al. 2019). Le système était alors alimenté par l'eau de pluie, mais demandait des apports d'eau marine pendant les périodes de faibles précipitations. Ainsi, cette nouvelle gestion des niveaux d'eau et la conservation de la biodiversité impliquait des aménagements paysagers et hydrauliques. Ce projet, qui s'est déroulé de décembre 2019 à novembre 2020, a comporté deux phases : une première phase de travaux visait à restructurer le marais et son hydrologie, puis une seconde phase consistait à reconnecter partiellement le marais aux eaux marines côtières. Avant les travaux, le marais présentait des bassins pluviaux, un marais saumâtre et des lacs (Fig. 1.4). Le marais était principalement alimenté en eau douce par le cours d'eau de la moulinette et un ouvrage hydraulique permettait d'alimenter le cœur du marais en eau saumâtre.

Pendant la première phase, le marais a été restructuré par excavation de zones ayant été préalablement remblayées, et par la création d'îlots, afin d'accueillir les oiseaux de rivage. Le cours

⁵ ZNIEFF : Zone naturelle d'intérêt écologique faunistique et floristique, inventaire national du patrimoine naturel. ZNIEFF 540003302- Marais de Tasdon

d'eau reliant ces différentes masses d'eau a subi aussi des changements notables de reméandrage. Après les travaux, les niveaux d'eau du marais ont été gérés au travers du cours d'eau, des apports d'eau pluviale et d'opération de reconnexion partielle aux eaux côtières en période de sécheresse. De plus, deux nouveaux ouvrages hydrauliques ont été mis en place dans le but d'alimenter les nouveaux bassins à l'ouest du marais et le marais a été aménagé pour attirer davantage d'usagers. Lors des reconnections à la mer, les écluses ont été régulièrement ouvertes manuellement pour permettre la remontée d'eau salée jusque dans le marais doux. Cette salinisation a rendu une partie du marais saumâtre (Fig. 1.4).

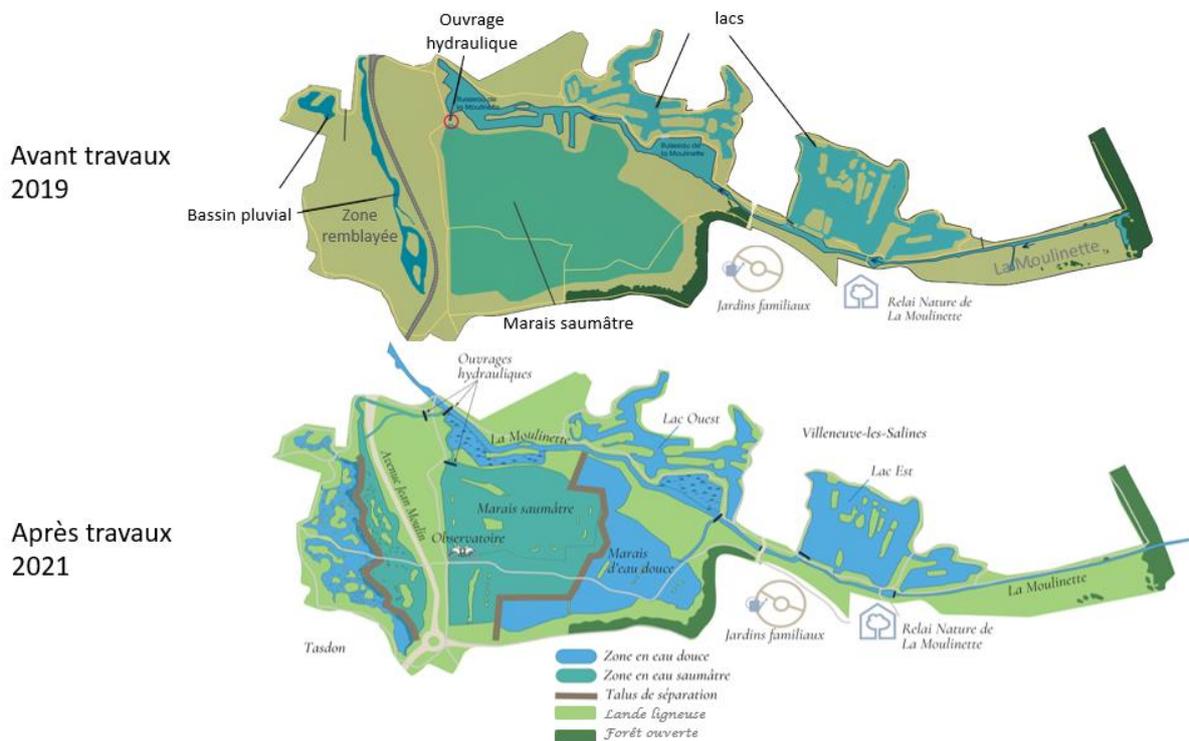


Figure 1.4. Schéma du marais de Tasdon avant et après la restauration aux eaux côtières marines (Adapté de Ville de La Rochelle et Thierry Guyot, LIENSs)

3. Structure et processus d'assemblages des communautés et trajectoire écologique de marais

En écologie, les études se tournent vers les changements d'assemblage des communautés⁶, cadre conceptuel permettant d'estimer le changement de trajectoire écologique d'un écosystème (Legendre et Gauthier 2014; Sturbois et al. 2021). Plusieurs indices de biodiversité sont alors utilisés, les plus répandus étant l'abondance et la biomasse des espèces, et les indicateurs de diversité taxonomique (e.g. richesse spécifique, indice de Shannon et indice d'équitabilité) (Debue et al. 2022). De façon plus récente, les indicateurs de diversité fonctionnelle, qu'ils soient basés sur des critères morphologiques, physiologiques ou écologiques, restent encore peu utilisés malgré leur pertinence pour mettre en évidence les changements de structure et de fonctionnalité de communautés (Devictor et al. 2010; Debue et al. 2022). A la suite de la restauration écologique d'un habitat, la variation de l'ensemble de ces indicateurs permet de connaître les changements des assemblages des communautés par rapport à un état initial. Ces indicateurs permettent d'appréhender les effets liés aux conditions environnementales (e.g. changements de paramètres abiotiques et physiques) et aux interactions entre espèces (e.g. compétition, facilitation) sur ces changements de communauté.

Afin de quantifier les effets de la restauration, la compréhension de ces processus de changement d'assemblage de communautés est déterminante pour pouvoir comprendre l'évolution des trajectoires écologiques⁷, c'est-à-dire l'évolution temporelle de l'écosystème, en termes de structure, de fonctionnalité et composition biologique, par rapport à un état de référence défini dans l'écosystème non restauré

La restauration d'un habitat peut entraîner le changement de cette trajectoire en modifiant les conditions environnementales, les changements d'espèces, ou encore les cycles biogéochimiques. À la suite de la restauration, les caractéristiques biotiques et abiotiques changent de façon à amener nouvelle la trajectoire écologique vers l'état attendu de rétablissement souhaité par les objectifs des projets de restauration (e.g. continuité écologique, lutte contre les espèces invasives...). C'est pourquoi de nombreux cas d'étude concernant la restauration s'appuient sur des théories dans le but d'anticiper ces changements en mettant en place des programmes de restauration au niveau local et à plus large échelle pour une gestion durable des ressources, de la biodiversité et des écosystèmes.

⁶ Assemblage des communautés : Ensemble des communautés d'espèces qui interagissent et/ou qui sont taxonomiquement apparentés dans l'espace et le temps (Stroud et al. 2015).

⁷ Trajectoire écologique : itinéraire dirigé par la succession d'étapes alternatives que peut suivre un écosystème par suite de diverses pressions. La trajectoire s'analyse à partir d'un état de référence (Le Floc'h et Aronson 1995).

3.1. La théorie des successions écologiques

Parmi ces théories, nous retrouvons la théorie de succession écologique (Clements 1916). La succession écologique cherche à décrire les processus de mise en place des communautés notamment chez les végétaux. Cette approche se réfère à l'observation de la modification de l'habitat dans le cas de la restauration par exemple, entraînant des changements dans les communautés (Prach et Walker 2011). Cette perturbation ou modification, induit généralement des changements de composition spécifique, des modifications des communautés (changement d'espèces dominantes), et des changements structurels et fonctionnels (Clements 1916; Prach et Walker 2011; Kraft et al. 2015; Lechêne, Lobry, et al. 2018). Les écosystèmes passent alors par différentes étapes de développement au fil du temps, qui sont caractérisées par des nouveaux assemblages de communautés (Prach et Walker 2011).

La succession est décrite selon trois composantes : (1) les mécanismes qui incluent des processus tels que la dispersion et l'installation des espèces, la compétition entre espèces, et la facilitation, où certaines espèces facilitent l'établissement d'autres espèces ;(2) les étapes, c'est-à-dire les stades de la succession, qui peuvent être classées en pionniers (ou initiaux), précoces, moyens et tardifs ; Et (3) les trajectoires de successions, qui peuvent être soit convergentes (plusieurs trajectoires mènent à des communautés similaires) ou divergentes (plusieurs trajectoires mènent à des communautés très différentes) (Perrow et Davy 2002; Prach et Walker 2011).

Les stades de succession peuvent être prévisibles en regardant la structure fonctionnelle des communautés, ce qui peut permettre d'anticiper les enjeux de conservation de la biodiversité (e.g. perte d'espèces vulnérables ou rares) et à l'échelle locale d'adapter les modes de gestion ou de mettre place un programme de restauration écologique pour atteindre le fonctionnement de l'écosystème optimal et durable (stades de succession optimaux)(Perrow et Davy 2002; Hobbs, Walker, et Walker 2007).

3.2. Règles d'assemblage des communautés selon la théorie des filtres

Cette prévisibilité de la succession écologique peut être, entre autres, déterminée par les règles d'assemblages des communautés (Meiners et al. 2015; Chang et HilleRisLambers 2016; Lechêne, Lobry, et al. 2018). Plusieurs études proposent de considérer de façon plus holistique les modèles plus récents d'assemblages des communautés (Webb et al. 2002) et la théorie traditionnelle de la succession écologique (Walker et Wardle 2014) pour comprendre la manière dont les communautés évoluent dans le temps (Meiners et al. 2015; Chang et HilleRisLambers 2016). Ce concept permet de considérer

la succession écologique à partir d'un état de référence et de donner une dimension temporelle et spatiale plus large à la théorie des filtres structurant l'assemblage des communautés (Meiners et al. 2015; Chang et HilleRisLambers 2016).

La théorie des filtres permet d'analyser comment une espèce s'installe et se maintient au sein de la communauté. Elle considère trois facteurs empêchant conjointement l'installation de certaines espèces, appelés « filtres » (Kraft et al. 2015; Chang et HilleRisLambers 2016). (1) le filtre de dispersion concerne la capacité des espèces à atteindre ou coloniser un habitat ; (2) Le filtre environnemental considère les conditions abiotiques de l'habitat (e.g. température, salinité, disponibilité des nutriments) sélectionnant les espèces selon leur tolérance ; et (3) le filtre biologique considère les interactions interspécifiques pouvant empêcher l'installation de certaines espèces au sein de la communauté (e.g. compétitions, prédation, facilitation).

Suite à la restauration par exemple, ces trois filtres permettent de sélectionner la nouvelle communauté (changement de diversité, de composition ou de fonctionnalités). Chaque filtre agit de façon plus ou moins importante et à différentes étapes de la succession qui combinent les effets des filtres de sélection d'assemblage des communautés (Fig. 1.5; Chang et Hille Ris Lambers 2016). Dans un premier temps (phase 1-2 ; Fig. 1.5), le nouvel assemblage des communautés est composé par des espèces aux caractéristiques similaires en termes de tolérance aux filtres de dispersion et environnementaux, ce qui atténue leur effet. Une fois la nouvelle communauté établie (phase 3-5, Fig. 1.5), le filtre d'interaction biotique qui concerne la compétition et la facilitation de colonisation devient déterminant. Les nouvelles espèces accédant à l'habitat peuvent donc rencontrer des difficultés de colonisation ou, au contraire, être favorisées en fonction des différentes espèces présentes (concept de facilitation) (Prach et Walker 2011). La communauté va peu à peu être dissemblable (en comparaison avec la communauté pionnière) et présenter des niveaux de complexité supérieurs avec des espèces spécialisées par rapport au début de la succession (Odum 1969; Prach et Walker 2011). Ces changements de communautés induits peuvent être stabilisés à plus ou moins long terme, conditionnant l'impact de la restauration (Perrow et Davy 2002; Walker, Velázquez, et Shiels 2009; Connell et Ghedini 2015; Chang et HilleRisLambers 2016).

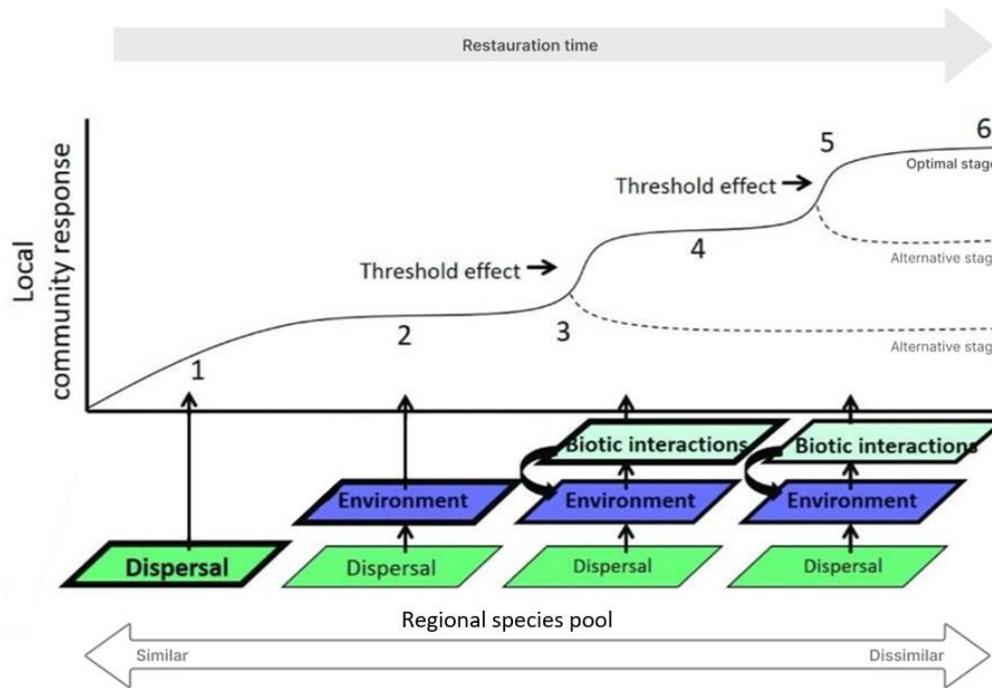


Figure 1.5 Schéma conceptuel des processus d'assemblage des communautés au cours de la restauration écologique de l'habitat. A partir de Chang et Lambers, 2016. Le trait de bordure gras symbolise l'action du ou des filtres agissant majoritairement sur l'assemblage des communautés. Les numéros indiquent les différentes phases de successions des assemblages des communautés devenant de plus en plus dissimilaires par rapport à la communauté initiale.

4. Problématique de thèse et structure du manuscrit

Comprendre et maintenir le fonctionnement des marais côtiers est essentiel pour la conservation de la biodiversité, et les fonctions écologiques qu'ils leur sont inhérentes. La compréhension des processus écologiques s'opérant dans ces milieux et les leviers de gestion à disposition nécessitent la caractérisation du fonctionnement de ces milieux. Face aux multiples pressions anthropiques et climatiques subies par les marais côtiers, leurs fonctionnalités écologiques peuvent être compromises. Cette problématique soulève la nécessité de comprendre les mécanismes sous-tendant les changements au niveau des communautés et de la fonctionnalité des habitats pour celles-ci.

Dans ce contexte, ces travaux de thèse ont pour objectif général de caractériser l'identité patrimoniale et les fonctions écologiques des marais côtiers des Pertuis Charentais sous le prisme de l'ichtyofaune, un compartiment trophique clé du fonctionnement trophique des écosystèmes aquatiques. Nous avons étudié d'une part, les réponses taxonomiques et fonctionnelles, notamment trophique, de ce compartiment faunistique en lien avec les changements de mode gestion, et d'autre part, la façon dont l'ichtyofaune et la fonctionnalité de son habitat sont perçues par les usagers des marais côtiers et s'inscrivent dans le patrimoine naturel. Dans cette démarche, ce travail visait à évaluer si l'ichtyofaune

et la fonctionnalité des marais, face aux changements de mode de gestion sont des éléments à vocation patrimoniale.

Cette thèse, basée sur l'inventaire *in-situ* et sur un travail expérimental effectué en mésocosme⁸, propose une approche interdisciplinaire en combinant les domaines de l'écologie et des sciences humaines et sociales pour :

(1) Inventorier les changements de fonctions écologiques assurées par le marais pour l'ichtyofaune sous l'influence de la restauration écologique.

(2) Analyser les changements du fonctionnement trophique des marais pour l'ichtyofaune. Pour cela, deux types de modifications ont été considérés, l'une liée aux modes gestions à la suite de la restauration du marais de Tasdon et l'autre, liée à l'aléa de submersion marine au travers d'une expérimentation en mésocosme semi-naturel.

(3) Caractériser la façon dont les usagers des marais perçoivent l'ichtyofaune pour appréhender la façon dont l'ichtyofaune et la fonctionnalité de son habitat s'inscrivent dans le patrimoine des marais. Au moyen d'un questionnaire semi-directif, plusieurs catégories d'usagers des marais côtiers ont été enquêtées dans le but de formaliser leurs perceptions. Pour caractériser la vocation patrimoniale de l'ichtyofaune et les fonctions écologiques des marais, la perception des usagers du marais de Tasdon sera analysée. Il s'agira de comprendre la visibilité de ce compartiment biologique (visible ou invisible; Barthon et al. 2019) et les valeurs qui en découlent, au travers des perception des différents usagers dans le but d'identifier les différents processus de patrimonialisation.

Ces connaissances participeront à évaluer la possibilité d'intégrer l'ichtyofaune et les fonctions écologiques du marais qui y sont associées dans les processus de patrimonialisation perceptible en vue d'enrichir les leviers d'action pour la gestion et la conservation des marais côtiers.

Le manuscrit de cette thèse s'articule en 4 chapitres. Ce premier chapitre est une **introduction générale**, qui vise à présenter les menaces et enjeux de conservation des zones humides, puis se centre plus particulièrement sur les marais côtiers tempérés tidaux en analysant leurs caractéristiques. Par la suite, leurs attraits écologiques, économiques et sociaux sont décrits sous le prisme de leur fonctionnement écologique face au projet de restauration et expose les principaux concepts

⁸ Mésocosme semi-naturel: dispositif expérimental extérieur soumis aux pressions environnementales où les conditions sont similaires à l'environnement naturel, mais qui permet de contrôler certains facteurs (e.g. niveau d'eau, gradient de salinité, turbidité ...).

permettant l'analyse des assemblages des communautés et de la trajectoire écologique de ces écosystèmes.

Le deuxième chapitre, « **Modulation des fonctions écologiques face à la modification des modes de gestion et à l'expérimentation de submersion marine** » présente l'analyse de la modulation des fonctionnalités d'un marais côtier à la suite de l'aménagement hydraulique et de la reconnexion aux eaux côtières marines, sous l'angle des communautés de poissons. Cette première partie du chapitre fait l'objet d'une publication en cours dans *Wetlands Ecology and Management*. La deuxième partie vise à étudier les effets de modifications de gestion et d'un aléa de submersion sur les interactions trophiques.

Le troisième chapitre, « **Étude des perceptions des usagers vis-à-vis de l'ichtyofaune et du marais de Tasdon** » présente le concept de patrimoine naturel et analyse les perceptions des usagers concernant les valeurs des poissons et les fonctions écologiques associées aux marais, dans le but de comprendre comment l'ichtyofaune s'intègre dans l'identité patrimoniale du marais et d'identifier les potentiels leviers d'actions pour la gestion et la protection de ces écosystèmes.

Finalement, le quatrième chapitre, « **Discussion : L'ichtyofaune et la fonctionnalité des marais côtiers face aux changements de gestion, des éléments à vocation patrimoniale ?** » discute des principaux résultats obtenus et de leurs implications en considérant d'une part les résultats écologiques, changements de l'assemblage des communautés et implication par rapport à la perception des usagers selon les différentes espèces et la perception de la fonctionnalité de l'habitat. Ce chapitre participe à l'identification de la potentielle trajectoire écologique et patrimoniale du marais de Tasdon à la suite de la restauration et des changements associés de gestion. Enfin, la deuxième partie du chapitre expose les apports de cette thèse et les perspectives sur les futures questions écologiques vis-à-vis de la gestion patrimoniale des marais côtiers.

Ce premier chapitre a permis d'aborder le contexte, de définir et de relier les différents concepts écologiques permettant d'appréhender les liens entre l'ichtyofaune et les marais côtiers. Le chapitre suivant a pour but d'analyser la réponse des communautés de poissons. Il se divise en deux parties : la première vise à analyser la réponse de l'ichtyofaune d'un marais côtier d'eau douce à la restauration hydrologique et à la reconnexion partielle aux eaux marines, et propose une section dédiée à la réponse des réseaux trophiques à la restauration et à la reconnexion. La deuxième partie a pour objectif d'analyser la réponse d'un réseau trophique en marais salé à l'aléa de submersion marine.

Chapitre 2

Modulation des fonctions écologiques du marais pour l'ichtyofaune en réponse à la modification des modes de gestion et à un événement de submersion marine

Les écosystèmes côtiers sont de plus en plus menacés par l'augmentation démographique et les activités anthropiques, ce qui entraîne souvent une perte de connectivité et la dégradation de la fonctionnalité de l'habitat ou sa destruction (Wu, Zhou, et Tian 2017; Newton et al. 2020; Mahoney et al. 2021). A ces menaces d'origine anthropique, viennent s'ajouter de fortes pressions environnementales liées aux changements climatiques notamment sur les milieux côtiers qui sont fortement exposés (Kirwan et al. 2016). La vulnérabilité de ces écosystèmes peut augmenter sous l'effet de processus à long terme tels que l'élévation du niveau de la mer et l'érosion côtière, mais aussi sous l'influence d'événements climatiques extrêmes qui se déroulent à des échelles de temps plus courtes, tels que les submersions marines (Dawson et al. 2009; Schaller et al. 2016; Parkinson et al. 2017; Kulp et Strauss 2019).

Face à ces pressions et à la prise de conscience de l'importance de ces écosystèmes, notamment au niveau des processus écologiques, les programmes de restauration écologique connaissent un essor (Costanza et al. 1997; Simenstad, Reed, et Ford 2006; Barnaud, Antona, et Marzin 2011). La restauration écologique est considérée comme un outil efficace pour lutter contre cette dégradation (Cardinale et al. 2012; Loch, Walters, et Cook 2020). Dans la théorie, la restauration d'un habitat a pour objectif d'assister le rétablissement de l'écosystème afin qu'il retrouve plus rapidement les conditions d'avant perturbation au travers de modifications physiques de l'habitat, d'une structure ou d'une fonction perdues (SER 2005). Même si les études de restauration présentent des points communs entre elles (Debue et al. 2022), chaque projet de restauration est unique, reposant sur des habitats ayant des caractéristiques spécifiques et étant exposés à des facteurs environnementaux (e.g. abiotiques et biotiques) ou anthropiques (e.g. modes de gestion) qui leur sont propres (Whiterod et al. 2021). Cette particularité rend difficile la comparaison et l'appréhension des changements de fonctionnalité d'habitat entraînés par la restauration ou par la dégradation (e.g. les aléas climatiques,

comme les tempêtes entraînant des submersions). C'est pourquoi des études sont nécessaires pour caractériser (i) les changements de fonctions essentielles de l'écosystème, comme par exemple la fonction trophique (c'est-à-dire alimentaire), et (ii) les changements de communautés, pour mettre en évidence les changements de trajectoire de l'écosystème.

Ce chapitre propose d'analyser la modulation de la fonctionnalité des marais pour l'ichtyofaune pour deux cas d'études. Le premier vise à identifier les réponses (1) de la communauté de poissons et (2) des réseaux trophiques d'un marais côtier d'eau douce à la restauration incluant la reconnexion aux eaux côtières (Partie 1). Le second objectif propose de considérer la mosaïque d'habitats des Pertuis Charentais et leur vulnérabilité face à l'aléa de submersion marine en étudiant la fonctionnalité trophique d'un marais côtier salé soumis à cet aléa (Partie 2).

Partie 1. Réponses d'un marais côtier d'eau douce aux travaux d'aménagement hydrologique et à la reconnexion partielle aux eaux marines

1. Résumé étendu en français

1.1. Introduction

Les zones humides côtières fournissent des fonctions écologiques essentielles pour l'ichtyofaune afin qu'elle accomplisse son cycle de vie. Par exemple, le refuge et les ressources alimentaires qu'elles produisent en font des habitats essentiels pour la croissance des juvéniles (Copp 1997; Zeug et Winemiller 2008). Suite à la prise de conscience de l'importance de ces écosystèmes, les programmes de restauration écologique se multiplient, et visent souvent le rétablissement du continuum terre-mer sous l'influence des marées et la réhabilitation des voies d'écoulement naturelles favorisant la biodiversité (Silver et al. 2017; Lechêne, Boët, et al. 2018; Perillo et al. 2018; Whiterod et al. 2021). Bien que les processus de restauration soient longs, des études à court terme peuvent permettre d'appréhender les changements de trajectoire écologique liés la restauration et de participer à définir les réponses de l'écosystème, afin d'en améliorer la compréhension et adapter sa gestion (Moreno-Mateos et al. 2015; Silver et al. 2017; Whiterod et al. 2021).

Dans ce contexte, un programme de restauration écologique a été mis en œuvre dans le marais de Tasdon, un marais urbain doux, à La Rochelle, en Charente-Maritime. Le projet visait, après des décennies d'interruption, à reconnecter le marais avec les eaux côtières marines en modifiant la gestion des ouvrages hydrauliques, ainsi qu'à restaurer le cours d'eau dans sa forme originale. Avant les travaux, en 2019, le marais présentait des bassins pluviaux de drainage, un marais saumâtre central et des lacs principalement alimentés en eau douce par le cours d'eau de la moulinette. Après les travaux, en 2020, la superficie du marais a augmenté pour s'étendre aujourd'hui sur 125 ha. Le marais comprend maintenant des étangs qui ont été curés et restructurés, interconnectés grâce à un cours d'eau (la rivière Moulinette) qui a fait l'objet de reméandrage et dont l'unique exutoire vers les eaux marines est situé à environ 1,5 km en aval, dans le port de La Rochelle. Suite à la volonté de préserver ce marais, un nouveau plan de gestion a été mis en place en 2010 pour promouvoir la nature en ville et le patrimoine naturel des marais pour les usagers, et combiner la gestion hydrologique (e.g., la régulation des eaux pluviales) de la zone urbanisée voisine avec la conservation de la biodiversité, et en particulier des oiseaux. Cela impliquait des aménagements paysagers et hydrauliques, appelés par la suite « travaux », entrepris de décembre 2019 à novembre 2020, au cours desquels le marais a été restructuré par excavation et création d'îlots, et les niveaux d'eau des étangs ont été gérés au travers d'apport d'eau et d'éléments de connectivité contrastés. De plus, des opérations de reconnexion aux eaux côtières, par la suite nommées « reconnexion », permettent d'assurer un niveau d'eau stable sur la période de nidification de l'avifaune visée par le programme.

Cette étude s'est concentrée sur l'effet du programme de restauration, incluant les travaux et la reconnexion partielle aux eaux marines, sur la structure taxonomique et fonctionnelle d'une communauté non ciblée par le programme, l'ichtyofaune, qui joue un rôle clé dans le fonctionnement de l'écosystème des marais, et qui participe à l'identité patrimoniale du marais à travers l'activité de pêche notamment (voir chapitre 3). Les réponses des communautés ont été analysées au travers d'indices de diversité taxonomique et fonctionnelle à différentes échelles temporelles et spatiales: temporellement en regardant la réponse de communautés avant et après les travaux de restauration, et spatialement sur deux stations différentes (l'une située à l'est et l'autre à l'ouest du marais, respectivement nommées ES et WS).

Avant les travaux, les deux stations présentaient les mêmes caractéristiques de salinité, profondeur et gestion. Suite aux travaux, la Station Est (ES) a été aménagée pour recevoir uniquement de l'eau douce provenant de la rivière de la Moulinette par un chemin unique, tandis que la Station Ouest (WS) a été modifiée pour recevoir alternativement des eaux pluviales ou marines provenant de l'aval avec la marée montante, passant à travers l'écluse par une buse à clapet, créant ainsi une intrusion de salinité au nord de la station (Fig. 2.1).

Les travaux et la reconnexion ont ainsi induit un potentiel changement d'habitat et de communauté de poissons. Les principales hypothèses d'étude sont : (i) avant la restauration, l'assemblage des communautés de poissons sera caractérisé par des espèces d'eau douce adaptées à un environnement fluctuant soumis à des variations de la profondeur selon la saison et (ii) après la restauration, le rétablissement du continuum terre-mer induira des changements substantiels de la diversité et la structure de l'assemblage des communautés de poissons. Nous nous attendons à une augmentation de la diversification et de la complexité de la communauté de poissons, simultanément avec une diminution de l'abondance et de la diversité des espèces d'eau douce favorisant l'arrivée de nouvelles guildes adaptées aux eaux marines et saumâtres (Silver et al. 2017 ; Perillo et al. 2018 ; Lechêne et al. 2018 ; Whiterod et al. 2021; Debue et al. 2022).

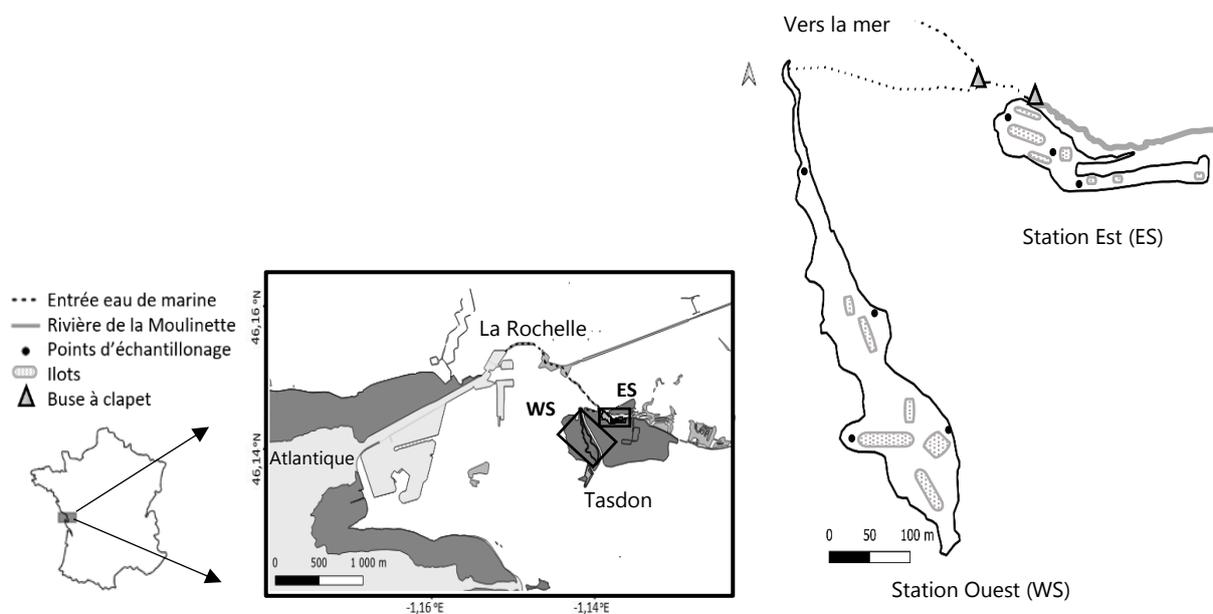


Figure 2.1. Localisation des stations Ouest (WS) et Est (ES) du marais de Tasdon, situé dans la ville de La Rochelle, France. La Moulinette est une rivière qui relie les étangs au cours d'eau principal (ligne ondulée grise). Dans les étangs, plusieurs îlots (formes en pointillés) accueillent l'avifaune. La première reconnexion aux eaux marines (entrée eaux marines, ligne pointillée) réalisée en avril 2021 suite à l'ouverture de la buse à clapet (triangle gris) est indiquée.

1.2. Méthodes et stratégie d'échantillonnage

Les poissons ont été échantillonnés i) avant les travaux, c.à.d. en fin d'été 2019 et printemps 2020; ii) juste après la réalisation des travaux en printemps 2021) et iii) au printemps 2021 à partir du début de la reconnexion intermittente aux eaux marines, puis saisonnièrement après la première reconnexion, et ce jusqu'à la fin 2021. Les poissons ont été capturés à l'aide d'engins de pêche passive, c.à.d. des verveux doubles (4 mm de maille homogène), posés pendant 24h et permettant une capture d'individus de taille petite et intermédiaire (Lechêne et al. 2018; Whiterod et al. 2021), à mobilité diurne et nocturne (Harrison-Day et al. 2020). Les différents individus ont été triés par espèces puis mesurés au mm près et pesés au g près.

La réponse des communautés a été étudiée au moyen des indices de diversité taxonomique (c.à.d. abondance, biomasse, richesse spécifique, indice de Shannon-Weaver et l'indice d'équitabilité de Pielou). Ces indices permettant de connaître la structure de la communauté et de quantifier la diversité des espèces présentes, pour ensuite comparer, de façon temporelle, les changements avant et après travaux et reconnexion aux eaux côtières. Le choix des indices est adapté à la taille des échantillons, au type de données collectées ainsi qu'à la résolution spatiale. Plusieurs indices ont été calculés pour mesurer la diversité du marais de Tasdon.

La richesse spécifique, qui est le nombre moyen d'espèces présentes dans un habitat à un instant t , est un indicateur fréquemment utilisé en écologie. Cependant, il n'est pas suffisant pour décrire une communauté puisqu'il ne renseigne pas sur la complexité de la diversité, car il ne prend pas en compte l'ensemble des caractéristiques d'une communauté (e.g., abondances spécifiques et distribution des espèces). C'est pourquoi les indices de Shannon-Weaver et l'indice de Pielou ont été choisis en complément pour suivre les changements temporels des communautés. Ces deux indices sont sensibles d'une part aux espèces rares et aux déséquilibres de distribution qui peuvent survenir lors de pics de présence d'espèces opportunistes entraînant la baisse conjointe de ces deux indices complémentaires. Les indices choisis présentent la particularité d'être dépendants de l'effort d'échantillonnage et de la taille de l'échantillon. Afin d'éviter ce biais, seuls les échantillonnages présentant le même effort de pêche ont été comparés entre eux.

Afin de mieux comprendre l'utilisation du marais par les communautés de poissons en réponse à la restauration écologique, de compléter l'analyse de la structure taxonomique, et la comparaison du fonctionnement écologique du marais entre avant et après restauration, les espèces ont été regroupées par guildes sur la sélection de trois traits fonctionnels (Violle et al. 2007; Villéger et al. 2017; Elliott and Dewailly 1995; Riede 2004; Froese and Pauly 2010; Nicolas et al. 2010; Keith et al. 2011; Potter et al. 2015)) :

- l'écologie de leur cycle de vie, qui est liée à l'utilisation du continuum restauré entre les habitats d'eau douce et d'eau de mer. Les espèces ont donc été classées en guildes diadrome, incluant les espèces catadromes et anadromes (Nicolas et al. 2010) formé des espèces dont la reproduction dépend de la migration en eau douce ou en mer, présentant donc des guildes d'eau douce et marines. Puis les espèces dont la migration n'est pas obligatoire présentant les guildes estuarienne et marine.

- leur stade ontogénique, avec les stades ontogéniques adultes (taille à maturité) et juvéniles.

- leur statut biogéographique, qui est l'origine géographique des différentes espèces. On considère les guildes allochtones (c.-à-d. introduite par l'homme) et autochtones (c.-à-d. originaire de l'espace géographique donné) (Keith et al. 2011).

Les espèces ont été attribuées aux différentes guildes selon la littérature (Elliott et Dewailly 1995; Nicolas et al. 2010; Potter et al. 2015), les bases de données FishBase (Froese et Pauly 2010), INPN (Keith et al. 2011; INPN 2023) et le Registre mondial des espèces migratrices (Riede 2004).

L'analyse de ces traits fonctionnels met en lumière les effets de changement d'habitat et permet d'investiguer les facteurs écologiques qui ont induit ce changement menant à une utilisation différente de cet habitat

La hauteur d'eau (m), la température (T°C), la salinité et la concentration en oxygène dissous (mg.L⁻¹) ont été mesurées à la pose et à la relève de chaque filet, à chaque pêche, par sonde multiparamétrique (Conduc 3310 and Oxy 3310, WTW).

1.3. Modification des paramètres abiotiques suite aux travaux et à la reconnexion aux eaux côtières

Dans les stations ES et WS, les paramètres abiotiques ont fluctué selon une saisonnalité tempérée classique avec des températures plus chaudes et des conditions moins oxygénées en été qu'au printemps et en hiver. Cependant, les paramètres abiotiques ont été impactés par les travaux, ainsi que dès la première reconnexion due à l'intrusion d'eau de mer (Fig. 2.2). La restructuration des stations à la suite des travaux et la reconnexion a modifié la profondeur de certains points et les niveaux d'eau des stations. Globalement, des niveaux d'eau stables ont été observés à WS passant d'une moyenne de 0.36 ± 0.04 m en automne 2019 et se maintenant au-dessus de 0.41 ± 0.12 m tout au long de l'année après les travaux et la reconnexion. A l'inverse, ES a montré une forte hétérogénéité de hauteurs d'eau au sein de la station et entre les saisons (e.g., 0.35 ± 0.11 m avant reconnexion, printemps 2021 à 0.80 ± 0.10 m en été après reconnexion puis 0.30 ± 0.10 m à la fin de l'été 2021). De la même façon, la salinité a été modifiée suite à la reconnexion passant de 0.35 ± 0.05 ‰ en fin d'été

2019 à 3.00 ± 0.10 ‰ à la même saison en 2021 pour la station ES, et de 0.15 ± 0.09 ‰ en automne 2019 à 3.05 ± 0.05 ‰ pour WS. D'autre part, l'oxygène dissous (DO_2) et la température de l'eau ont varié suite aux manœuvres d'intrusions d'eau marine au sein de deux stations (Fig. 2.2).

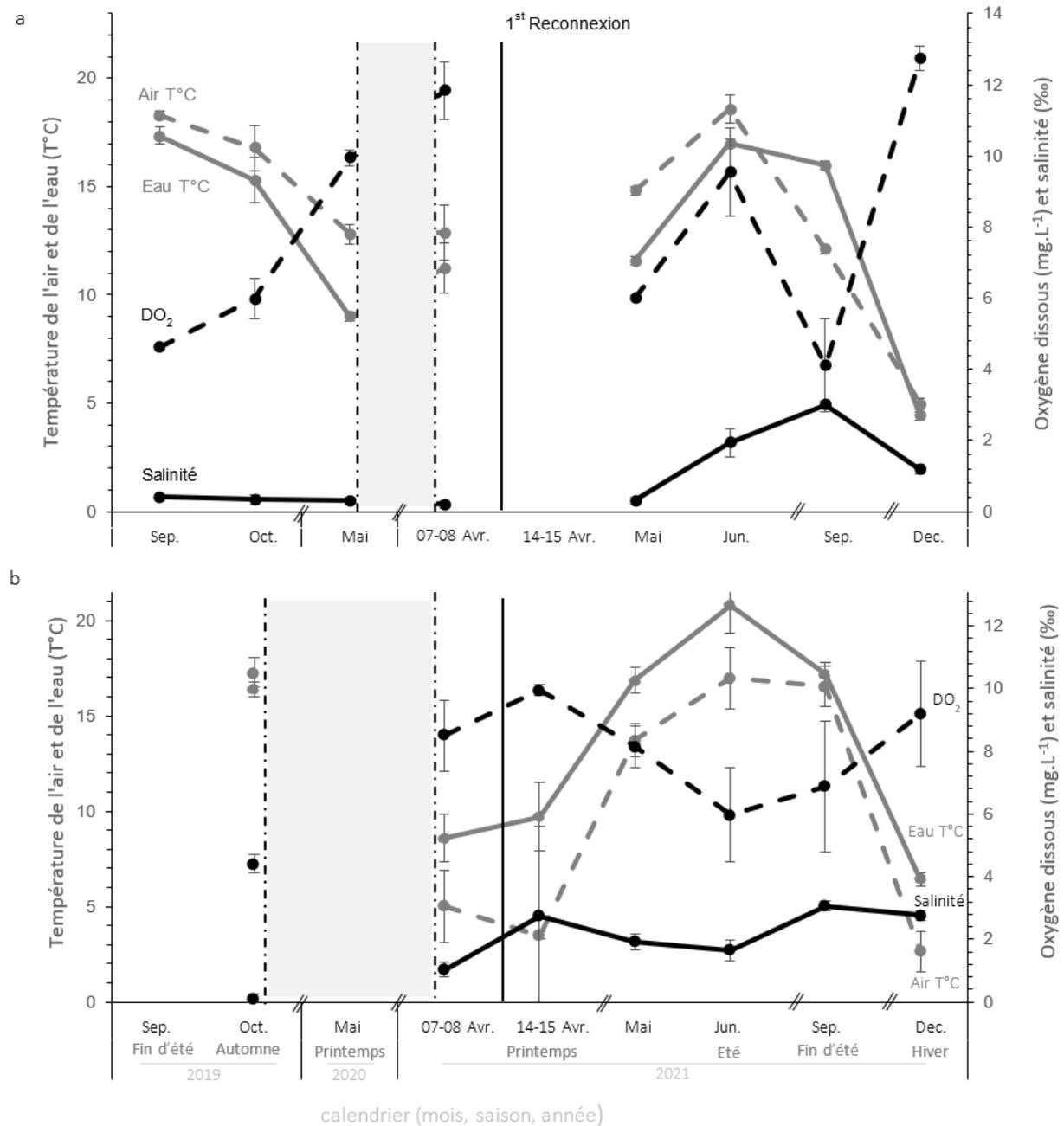


Figure 2.2 Variations temporelles des paramètres environnementaux aux stations Est ES (a) et Ouest WS (b), avant et après travaux (la fin des travaux est indiquée par la flèche en pointillé) et reconnexion aux eaux marines (la première reconnexion est indiquée par la flèche verticale en trait plein). Paramètres environnementaux (moyenne \pm sd) : température de l'air et de l'eau ($^{\circ}C$), oxygène dissous (DO_2 ; $mg.L^{-1}$) et salinité (‰). Les travaux avaient débuté en juin 2020 pour ES et en décembre 2019 pour WS. Les paramètres n'ont pas été mesurés pendant les travaux (parties grises) en raison de l'assèchement partiel et du réaménagement des stations.

1.4. Réponse des communautés des poissons aux travaux et à la reconnexion aux eaux côtières

Avant les travaux, les deux stations présentaient une communauté de poissons dominée principalement par des espèces d'eau douce et une espèce diadrome⁹ (l'anguille Européenne, *A. anguilla*; Tableau 2.1). Parmi les espèces d'eau douce, les espèces autochtones étaient plus nombreuses que les espèces allochtones¹⁰, en automne 2019 pour WS et au printemps 2020 pour ES.

Après les travaux, l'abondance de l'anguille Européenne a diminué et les espèces allochtones dominaient la communauté (la Gambusie *G. holbrooki* en WS et l'ablette *A. alburnus* suivie de la gambusie en ES ; Tableau 2.1). Malgré l'arrivée de ces nouvelles espèces, les travaux n'ont pas eu d'effet significatif sur la diversité taxonomique, car en contrepartie, certaines espèces d'eau douce dominant les assemblages des communautés avant travaux n'étaient plus observées après travaux (e.g., le gardon *R. rutilus* pour WS; la brème bordelière *B. bjoerkna* ou le brochet *E. lucius* pour ES).

Pour la station WS, les espèces diadromes ont augmenté et sont devenues plus abondantes suite à la première reconnexion, au début du printemps 2021, en raison de l'arrivée massive d'une nouvelle espèce, l'épinoche, *G. aculeatus aculeatus*. Sur cette même station, des changements majeurs ont été observés à la suite de la troisième reconnexion, fin printemps 2021. En effet, tous les indicateurs taxonomiques (abondance, biomasse, richesse spécifique et indice de Shannon), à l'exception de l'équitabilité, ont augmenté de manière significative. L'assemblage des communautés a été modifié en raison du remplacement d'espèces d'eau douce par de nouvelles espèces comme le mulot (*Chelon spp.*) et l'épinoche (Tableau 2.1), modifiant radicalement la pondération des guildes. Pendant l'été, l'abondance totale des poissons a été multipliée par quatre avec l'arrivée massive de l'épinoche et des juvéniles d'eau douce. Par la suite, l'abondance et la biomasse ont diminué progressivement jusqu'en hiver, tandis que la diversité spécifique et l'équitabilité ont été maintenues jusqu'à la fin du recensement. En fin d'été, l'abondance des espèces diadromes a diminué, la guildes d'eau douce a repris la dominance de l'assemblage des communautés, principalement représentée par des espèces allochtones (la gambusie et la perche soleil, *L. gibbosus*). Par la suite en hiver, les espèces autochtones ont repris l'avantage grâce à l'arrivée de quelques individus de la guildes estuarienne & marine (e.g. athérine et gobie).

Pour la station ES, la première reconnexion a aussi modifié l'assemblage des communautés. Les premiers effets significatifs sont apparus en été 2021 où l'abondance, la richesse et la diversité de

⁹ Diadrome : Espèces qui migrent entre la mer et l'eau douce (Potter et al. 2015).

¹⁰ Allochtone : Espèces situées hors de leurs aires de distribution géographique (INPN, 2023). Antonyme : Autochtone.

Shannon ont augmenté. Alors que la connexion périodique aux eaux marines a permis de maintenir les niveaux d'eau pendant l'été, la station ES a connu un assèchement important à la fin de l'été, ce qui ne s'était pas produit avant les travaux. A ce moment-là, la guildes diadrome n'était représentée que par quelques individus et l'assemblage des communautés était dominé par une espèce allochtone, la gambusie, seule représentante des espèces d'eau douce, tandis qu'une nouvelle guildes apparaissait, la guildes estuarienne & marine (EM) représentée par l'athérine. Finalement, au cours de l'hiver 2021, cette dernière guildes (EM) dominait la station pour la première fois avec le gobie (*Pomatoschistus spp.*) nouvellement observé et quelques juvéniles d'athérine et d'épinoche. Aucune espèce de l'assemblage initial des communautés (c.à.d. avant la restauration) n'a été enregistrée à la fin du suivi (Tableau 2.1).

Tableau 2.1 Variation temporelle des taxons dans les stations Est et Ouest, avant et après les travaux (la fin des travaux est indiquée par la ligne verticale en pointillés) et la reconnexion aux eaux marines (la première reconnexion est indiquée par la ligne verticale épaisse). CPUE (moyenne ind.24h-1.net-1 ± SD) des espèces enregistrées par date de pêche. *espèces allochtones (INPN 2023) ; **espèces invasives allochtones (INPN 2023) ; les valeurs en exposant indiquent que les stades juvénile (J), adulte (A) ou à la fois juvénile et adulte (J+A) ont été observés. (NO) indique l'espèce qui n'a pas été observée. Les paramètres n'ont pas été mesurés avant et pendant les travaux dans WS en raison de l'assèchement partiel et du réaménagement des stations, et après la première reconnexion dans ES (en gris).

Noms scientifiques	2019		2020		2021				
	Septembre	Octobre	Mai	07-08 Avril	14-15 Avril	Mai	Juin	Septembre	Décembre
Noms Commun									
Espèces d'eau douce									
<i>Abramis brama</i>	0.97 ± 0.57 ^{AJ}	0.33 ± 0.00 ^A	NO	0.95 ± 0.00 ^J		1.48 ± 0.00 ^J	6.68 ± 5.48 ^J	NO	NO
<i>Alburnus alburnus</i>	NO	NO	NO	10.62 ± 6.71 ^J		6.39 ± 4.47 ^J	3.19 ± 1.61 ^J	NO	NO
<i>Blicca bjoerkna</i>	NO	NO	0.34 ± 0.00 ^A	NO		NO	NO	NO	NO
* <i>Carassius gibelio</i>	1.26 ± 0.63 ^A	NO	NO	0.90 ± 0.00 ^A		NO	NO	NO	NO
<i>Esox lucius</i>	NO	NO	0.34 ± 0.00 ^J	NO		NO	NO	NO	NO
* <i>Gambusia holbrooki</i>	NO	NO	NO	2.16 ± 1.10 ^{AJ}		NO	1.68 ± 1.29 ^{AJ}	24.62 ^{AJ}	NO
Hybride gardon et brème	NO	NO	0.33 ± 0.00 ^A	NO		NO	NO	NO	NO
** <i>Lepomis gibbosus</i>	2.55 ± 0.30 ^{AJ}	0.33 ± 0.00 ^J	NO	0.30 ± 0.00 ^J		1.46 ± 0.47 ^{AJ}	7.59 ± 3.57 ^{AJ}	NO	NO
<i>Perca fluviatilis</i>	NO	0.33 ± 0.00 ^A	NO	NO		NO	NO	NO	NO
<i>Rutilus rutilus</i>	1.92 ± 0.02 ^{AJ}	0.66 ± 0.33 ^J	NO	NO		1.48 ± 0.00 ^J	NO	NO	NO
** <i>Sander lucioperca</i>	NO	0.33 ± 0.00 ^A	NO	NO		NO	1.09 ± 0.27 ^J	NO	NO
Espèces diadrome									
<i>Anguilla anguilla</i>	0.94 ± 0.54 ^{AJ}	0.65 ± 0.33 ^J	7.46 ± 2.35 ^{AJ}	1.24 ± 0.62 ^{AJ}		0.49 ± 0.00 ^A	1.08 ± 0.25 ^{AJ}	0.82 ^J	NO
<i>Gasterosteus aculeatus</i>	NO	NO	NO	NO		NO	2.45 ± 1.26 ^J	0.82 ^J	0.48 ± 0.39 ^J
Espèces estuarienne et marine									
<i>Atherina spp.</i>	NO	NO	NO	NO		NO	NO	8.21 ^J	0.95 ± 0.01 ^J
<i>Pomatoschistus spp.</i>	NO	NO	NO	NO		NO	NO	NO	3.83 ± 1.58 ^{AJ}
Espèces d'eau douce									
<i>Abramis brama</i>		1.25 ± 0.48 ^{AJ}		NO		0.24 ± 0.17 ^J	123.95 ± 46.55 ^{AJ}	0.22 ± 0.15 ^J	1.67 ± 0.98 ^{AJ}
<i>Alburnus alburnus</i>		NO		0.29 ± 0.23 ^J		3.69 ± 1.33 ^J	4.27 ± 1.31 ^J	NO	NO
<i>Blicca bjoerkna</i>		0.26 ± 0.00 ^A		NO		NO	NO	NO	NO
* <i>Carassius gibelio</i>		1.50 ± 0.00 ^A		0.24 ± 0.17 ^A		NO	33.73 ± 21.98 ^{AJ}	5.43 ± 2.16 ^{AJ}	0.43 ± 0.30 ^J
** <i>Cyprinus carpio</i>		NO		NO		NO	NO	NO	NO
* <i>Gambusia holbrooki</i>		1.50 ± 0.30 ^{AJ}		4.81 ± 1.72 ^{AJ}		0.43 ± 0.30 ^A	95.88 ± 32.66 ^{AJ}	109.76 ± 34.64 ^{AJ}	7.04 ± 3.51 ^{AJ}
Hybrid R. rutilus x A. brama		0.49 ± 0.00 ^J		NO		3.78 ± 1.63 ^{AJ}	NO	NO	NO
** <i>Lepomis gibbosus</i>		1.51 ± 0.67 ^A		0.73 ± 0.51 ^{AJ}		0.24 ± 0.17 ^J	2.46 ± 1.50 ^A	16.77 ± 1.84 ^{AJ}	6.54 ± 1.96 ^{AJ}
<i>Perca fluviatilis</i>		0.50 ± 0.29 ^J		NO		NO	NO	NO	NO
<i>Rutilus rutilus</i>		14.88 ± 8.08 ^{AJ}		0.24 ± 0.17 ^J		NO	NO	0.86 ± 0.61 ^{AJ}	6.78 ± 2.76 ^J
** <i>Sander lucioperca</i>		NO		NO		NO	NO	NO	0.21 ± 0.15 ^A
<i>Scardinius erythrophthalmus</i>		NO		NO		NO	NO	0.46 ± 0.19 ^A	NO
<i>Tinca tinca</i>		NO		NO		NO	NO	NO	NO
Espèces diadrome									
<i>Anguilla anguilla</i>		2.48 ± 1.64 ^{AJ}		1.42 ± 0.43 ^J		4.31 ± 1.60 ^{AJ}	9.77 ± 2.88 ^{AJ}	4.49 ± 1.58 ^J	NO
<i>Chelon spp.</i>		NO		NO		NO	1.00 ± 0.71 ^J	1.25 ± 0.46 ^A	0.66 ± 0.29 ^J
<i>Gasterosteus aculeatus</i>		NO		NO		0.26 ± 0.19 ^A	338.54 ± 76.19 ^J	27.99 ± 6.96 ^J	4.98 ± 1.56 ^{AJ}
Espèces estuarienne et marine									
<i>Atherina spp.</i>		NO		NO		NO	NO	3.80 ± 1.88 ^J	1.09 ± 0.77 ^J
<i>Pomatoschistus spp.</i>		NO		NO		NO	NO	2.17 ± 1.33 ^A	1.30 ± 0.92 ^A

1.5. Discussion

Cette étude a montré que les travaux de restauration n'ont pas diminué la diversité taxonomique de l'ichtyofaune, mais qu'ils ont modifié la composition de la communauté de poissons d'eau douce composant l'assemblage initial. Avant les travaux, la communauté de la station WS était dominée par des espèces autochtones (gardon, brème commune). Elle était également peuplée d'espèces allochtones (gambusie et perche soleil), connues pour être opportunistes et définies comme ayant une petite taille, une maturation précoce et une faible survie juvénile, associées à des habitats fréquemment perturbés (M. R. Perrow et al. 1999; Winemiller 2005). Après les travaux, la structure de l'habitat a été temporairement modifiée, réduisant l'abondance des espèces autochtones dépendantes de ces habitats, qui n'auraient pas pu persister dans les nouvelles conditions, et favorisant les espèces allochtones, dont certaines espèces à caractère invasif (c.à.d. exotiques envahissantes).

En ce qui concerne la réponse de la communauté de poissons d'eau douce à la reconnexion, les premiers changements dans la diversité taxonomique ont été observés un mois après la première reconnexion. L'apport d'eau de mer a entraîné une augmentation des niveaux d'eau et de salinité, suivie d'une augmentation significative des indices de diversité taxonomique, ce qui est en accord avec de précédentes études portant sur la restauration de la continuité écologique (c'est-à-dire reconnexion à la mer) de marais d'eau douce (Silver et al. 2017; Whiterod et al. 2021). Cependant, des changements substantiels se sont également produits au sein de la guildes d'eau douce, seules certaines espèces ayant pu rester après les travaux et la reconnexion : la brème commune, suivie par les espèces allochtones (la carpe, la gambusie, la perche soleil). Pour ces espèces, une plus grande abondance de juvéniles par rapport aux adultes, présentant une large gamme de tailles individuelles, a été enregistrée après les travaux et la reconnexion jusqu'à la fin de la période de suivi, indiquant un recrutement efficace et une croissance potentielle. Cela suggère, qu'après la reconnexion, la station WS reste fonctionnel pour les espèces d'eau douce qui continuent à y compléter leur cycle de vie . Ainsi, seules les espèces opportunistes restantes ont pu tirer parti de l'évolution de l'environnement en raison de leur temps de génération court (Winemiller 2005). L'augmentation de l'abondance des espèces allochtones suite aux travaux et à la reconnexion suggère que ce programme de restauration des marais d'eau douce pourrait favoriser les espèces allochtones et les espèces invasives, alors que ce type de programme cible souvent la régulation de ces mêmes espèces (Silver et al. 2017; Romañach et al. 2019).

Contrairement aux espèces d'eau douce, les espèces diadromes (représentés par l'anguille Européenne avant les travaux) ont vu leurs abondances d'abord diminuer après les travaux, puis la

reconnexion a ensuite largement favorisé cette guildes. Les perturbations associées à la fermeture de la buse artificielle pendant les travaux ont pu affecter négativement ces individus, provoquant probablement une émigration avant la fermeture et une mortalité après celle-ci (Whiterod et al. 2021). Ces perturbations ont également pu empêcher le recrutement et l'arrivée d'individus (Sheaves et al. 2015). Cependant, l'abondance des espèces diadromes a augmenté rapidement par la suite, probablement en raison de la restauration de l'accès et de son amélioration grâce à la reconnexion régulière aux eaux côtières (Whiterod et al. 2021). Cela illustre comment une meilleure connectivité dans les complexes de marais peut rapidement influencer la dynamique des populations et des communautés en facilitant la dispersion des espèces (Verheijen, Varner, et Haukos 2018; Whiterod et al. 2021).

Enfin, la guildes estuarienne & marine apparaît tardivement en hiver avec peu d'individus. Cet habitat nouvellement accessible pourrait en effet offrir une opportunité de trouver des ressources alimentaires et un refuge à ces espèces (Pihl et al. 2002). Cependant, comme il n'y a pas d'intrusion d'eau marine pendant les mois pluvieux, le manque de stabilité de la salinité peut entraver l'utilisation du marais par ces espèces, en particulier le gobie commun qui peut chercher un nouvel habitat pour compléter son cycle de vie. En outre, la connexion intermittente avec les eaux marines et son interruption pendant les mois d'hiver (c.à.d. lorsque le clapet de la buse vers la mer est fermé) empêche le départ d'espèces migratrices et pourrait entraîner la mort d'individus dans la station lorsque les paramètres abiotiques reviennent vers un habitat d'eau douce.

Même si un suivi à long terme doit être maintenu au cours des années suivant la restauration afin d'évaluer la nouvelle trajectoire écologique du marais, cette étude permet déjà de mieux comprendre les réponses des communautés de poissons, ainsi que la fonctionnalité de leur environnement. Ces observations mettent en lumière la nécessité de définir des objectifs de restauration en considérant l'ichtyofaune et les fonctions écologiques des habitats qui y sont associés et apporte des connaissances pour la restauration d'habitats similaires dont la conservation est envisagée.

2. Article intégral en anglais: *Short-term responses of fish communities to freshwater marshes hydrological restoration and partial reconnection to marine coastal waters*, soumis à Wetlands le 18/07/2023

Short-term response of fish communities to freshwater marshes hydrological restoration and partial reconnection to marine coastal waters

Mireia Kohler¹, Marie Vagner², Bénédicte Dubillot¹, Thomas Lacoue-Labarthe¹, Nicolas Bécu¹, Eric Pesme³ and Elodie Réveillac¹

¹ UMR 7266 Littoral Environnement et Sociétés (LIENSs) - CNRS - La Rochelle Université, La Rochelle, France

² UMR 6539 Laboratoire des sciences de l'Environnement Marin (LEMAR) - CNRS - IRD - Ifremer - Univ Brest, Plouzané, France

³ Mairie de La Rochelle, Directeur adjoint service Nature et Paysage, responsable Paysage et patrimoine naturel - La Rochelle, France

Abstract

Coastal marshes are land-sea interface habitats, with high biological productivity providing many ecological functions and ecosystem services. The recent management trend has been oriented towards the restoration of these wetlands for ecological purposes. This study aimed to assess the short-term effects of restoration work-fostering river flow, water level management and bird roosting-involving the restructuring of an urban freshwater marsh and its partial reconnection to the coastal sea on the fish community. Fish were inventoried before works and reconnection (in fall 2019 and spring 2020) and after (seasonally in 2021) at two different stations: the east station drained by the Moulinette River, whose bed was restored, and the west station, restored and periodically reconnected to the sea to maintain constant water levels in pounds. Changes in fish communities were studied through inter-comparison of taxonomic and functional structures using diversity indices. Results showed that works induced habitat changes altering the composition and the stability of fish assemblages. While taxonomic diversity was maintained, the functional diversity approach revealed a shift in the fish assemblage favoring allochthonous and invasive species. In contrast, the reconnections to sea changed both taxonomic and functional fish assemblages due to abiotic changes and an improved access for diadromous and estuarine & marine species. This study will (i) provide knowledge on the short-term response of the fish community after the habitat restoration, and (ii) give insight into management objectives for the ecological functions of the habitats being considered for restoration.

Key words: fish communities, freshwater marsh, restoration, management, functional diversity, taxonomic diversity

Introduction

Wetland ecosystems cover an estimated 3% of the world's surface area and are among the most productive in the world (Costanza et al. 1997, 2014), as they are characterized by a high abundance of food and energy (Zedler, Callaway, et Sullivan 2001; Batzer et Sharitz 2014). They account for nearly half of the global monetary value of ecosystem services (Davidson et al. 2019), providing, among others, food resources production and carbon sequestration to climate change mitigation (Mitsch et al. 2013; Y. Wu, Zhang, et Rousseau 2020).

Among these ecosystems, coastal wetlands provide essential ecological functions for ichthyofauna in order to perform their life cycles, such as refuge, food resources and essential spawning and nursery habitats (Copp 1997; Zeug et Winemiller 2008). Despite their ecological importance, coastal ecosystems are under critical threat (Davidson 2014). In fact, more than 50% of wetlands have been altered or destroyed by humans since the early 20th century (Moreno-Mateos et al. 2015). These interface ecosystems are threatened by global climate change and human activities associated with changes of land-use, which often involves loss of connectivity, pollution and habitat alteration or destruction (W. Wu, Zhou, et Tian 2017; Newton et al. 2020; Mahoney et al. 2021).

With growing awareness of the economic and ecological consequences of degraded or lost habitats, restoration initiatives to protect and restore coastal ecosystems have increased in recent years (Simenstad, Reed, et Ford 2006; Mahoney et al. 2021). The Society of Ecological Restoration defines the ecological restoration as the process of assisting the recovery of a degraded, damaged, or destroyed ecosystem. Among the restoration practitioners, restoration to the indigenous historical trajectory is an important template distinguishing restoration from rehabilitation with the account of contemporary ecological realities such as current land use or global climate change (Simenstad, Reed, et Ford 2006).

Nowadays, wetland ecosystems represent the highest value for restoration investment of any ecosystems (De Groot et al. 2013). Restoration programs often provide the reinstatement of the land-sea continuum under tidal influence and the rehabilitation of natural flow paths promoting vegetation, fish and shorebirds communities in coastal wetlands (Silver et al. 2017; Lechêne, Boët, et al. 2018; Perillo et al. 2018; Whiterod et al. 2021). Restoration processes are long, as it can take 10 to 20 years before that the transient patterns observed in early community assembly processes tend diminishing (Moreno-Mateos et al. 2015). However, short-term studies are needed to assess the unfold trajectory changes of restoration, and better scope the ecosystem responses, and thus, improve the

understanding of ecosystem management (Moreno-Mateos et al. 2015; Silver et al. 2017; Whiterod et al. 2021).

In this context, a restoration program was implemented in Tasdon marsh, an urban marsh in La Rochelle, France. The project aimed to reconnect the marsh with coastal-marine-waters which had been interrupted for decades and also by restoring the stream to its original form. The marsh spans 125 ha and comprises interconnected ponds linked to a mean stream (Moulinette River) from which the unique outlet to marine-waters is located *ca.* 1.5 km downstream, in the port of La Rochelle. This marsh was originally a coastal saltmarsh before it was disconnected from marine-waters. During the Middle Ages, it was transformed for salt production and later transitioned to cattle grazing in the mid-20th century. The surrounding areas underwent agricultural land extension and subsequent urbanization, leading to drought conditions. In 1962, a dam was constructed preventing seawater intrusion into the pond system. The marsh transitioned into a freshwater marsh receiving rainwater and draining into the sea via the river. In 2010s, management shifted towards promoting nature in town and marsh natural heritage for users and to combine hydrological management (e.g., stormwater regulation) of the nearby urbanized area with biodiversity conservancy. A new management plan was implemented to enhance roosting and nesting opportunities for shorebirds by maintaining stable water levels, especially during breeding periods (Wang et al. 2019). The system was fed by rainwater during wet season but requested seawater inputs during low rainfall periods. Thus, this new management for water levels control and biodiversity implied landscaping and hydraulic works, later called as “works”, undertaken from December 2019 to November 2020. The marsh has been restructured by excavation and creation of small islands, but ponds water bodies were managed with contrasted water sources and connectivity features.

This study aimed to focus on the effect of this restoration program on a non-directly targeted animal community, the ichthyofauna. The short-term response of fish communities to the restoration works was assessed in this urban freshwater marsh in regard of its partial reconnection to the coastal-marine-waters. This was investigated through a before and after sampling approach, looking at the response of the fish community to works and to the cumulative response to works and reconnection across two stations. The main hypotheses were: (i) before restoration the fish community assemblage will be characterized by freshwater species adapted to a fluctuating environment submitted to wet and dry season and (ii) substantial changes will be observed within both diversity and structure of the fish community assemblage after the restructuring works and the reconnection to marine coastal water. We expect an increase of diversification and complexity of the fish community, concomitantly with a decrease of abundance and diversity of freshwater species promoting the arrivals of new guilds.

Study site and methods

Study area

This study was performed in a coastal urban freshwater marsh located in La Rochelle city, Charente Maritime on the Atlantic coast of France (Fig. 1; Latitude 46°14' N, Longitude 1°13' W). Among this reconfigured mosaic habitats, two ponds of 21 ha and 24 ha, later designated as Eastern Station (ES) and Western Station (WS; see Fig. 1), were selected as study sites to exemplify the short-term effects of the contrasted management newly implemented and question the impacts of works and sea reconnection on the habitat suitability for the ichthyofauna.

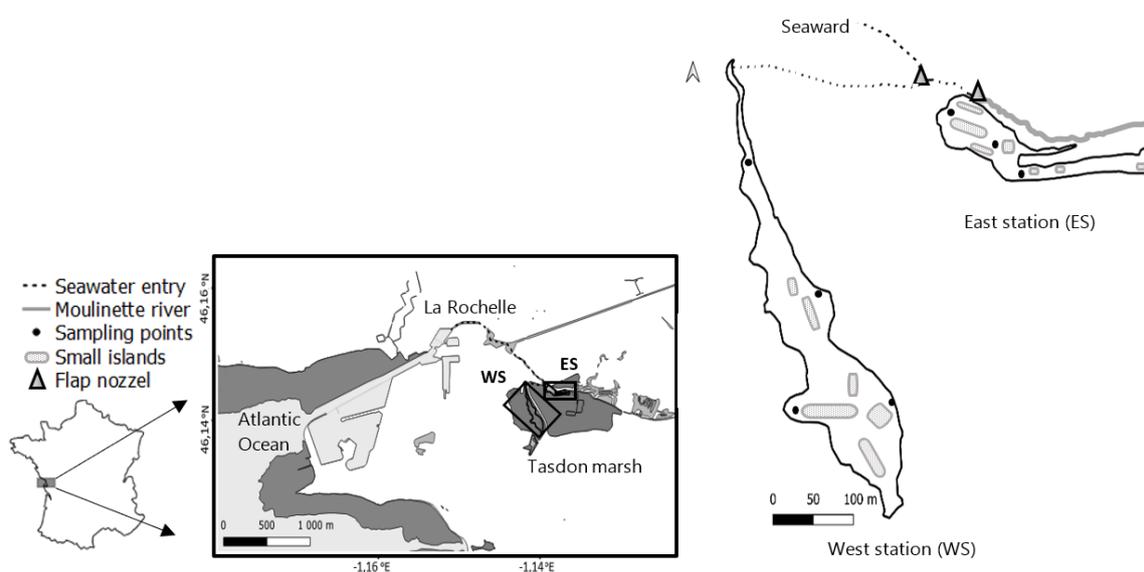


Fig.1 Localization of West (WS) and East (ES) Stations of the Tasdon marsh area, located in La Rochelle city, Middle-west of France. The Moulinette river connect ponds to the main stream (grey wavy line). In ponds several small islands (dotted oval shape) host avifauna. 1st reconnection to marine-waters (Seawater entry, dotted line) was operated in April 2021 by opening the flap nozzle (grey triangle). ES and WS (solid black line) stations were sampled before and after works and reconnection operations from September 2019 to December 2021 at each sampling point (black dots), i.e., four sampling points for the WS (surface area of 28 ha), and three sampling points for the ES (surface area of 21 ha)

Before the works, both stations had the same features with a salinity lower than 0.50 ‰, a mean depth of 0.50 m, muddy sediment, and similar freshwater management as dependent-rainfall ponds. Through the works, ES has been designed to receive only freshwater from the Moulinette river by a unique path, while WS has been designed to receive alternatively stormwater or marine water flowing

from downstream with the rising tide, passing through the dam within a unique flap nozzle, thereby creating a salinity intrusion at one edge of the station (Fig.1).

Since the end of works, the frequency and magnitude of sea reconnection of the WS have been performed on an irregular basis. The opening to seawater occurred started the on April 11th 2021 for ~12 hours and other openings occurred subsequently approximately every two weeks. Openings were performed at low tidal coefficients (semi-diurnal tidal cycles with a period of ca. 12 hours). The seasonal modulation of abiotic parameters was recorded in both stations, before and after works (Table S1, S2, and S3). Water temperature (°C), salinity (‰), and dissolved oxygen (DO₂) concentration (mg. L⁻¹), were measured at the laying and lifting of fishing nets using multiparametric probes (Conduc 3310 and Oxy 3310, WTW) and water depth (m) was measured using a graduated stick at each sampling point of each station.

Fish sampling

Fish sampling was performed under the agreement n°21EB0136 delivered by the French departmental directorate for the territories and the sea (DDTM; Direction Départementale des Territoires et de la Mer), authorizing fish sampling in freshwater and brackish water systems for scientific purposes.

Fish were sampled i) before works in September and October 2019 and May 2020 in ES and in October 2019 only in WS where works started earlier than planned; ii) on both stations, just after the achievement of works early April 2021) and iii) from the beginning of the intermittent reconnection to marine-waters, mid-April 2021 (i.e., 3 days after reconnection), May 2021, June 2021, late September 2021 and December 2021 (i.e., 1, 2, 5 and 7 months after the first reconnection, respectively; Table 1).

Year	2019				2020				2021										
	September		October		May		April before		April After		May		June		September		December		
Month	Smp	pt ⁿ	Smp	pt ⁿ	Smp	pt ⁿ	Smp	pt ⁿ	Smp	pt ⁿ	Smp	pt ⁿ	Smp	pt ⁿ	Smp	pt ⁿ	Smp	pt ⁿ	
East station sampling	12 th	3 ¹	15, 18 th	3 ¹	14 th 3 ¹ Works from <u>June to November 2020</u>			9 th	3 ¹	Nozzel closure		18 th	2 ¹	24 th	3 ¹	30 th	3 ¹	16 th	3 ¹
West station sampling	15, 17 th 4 ¹				Works from <u>December 2019 to November 2020</u>			7, 8 th	4 ²	14, 15 th	4 ²	11, 12 th	4 ²	22, 23 th	4 ²	28, 29 th	4 ²	14, 15 th	4 ²
Days connection and number of tides									12 th	2 td	03-05 th	4 td	9 th	2 td	6 th	2 td			
									21-22 th	4 td	10-13 th	6 td	25 th	2 td	13 th	2 td			

Table 1 Sampling strategy in East and West stations before and after works (vertical dotted line) and reconnection to marine-waters (vertical solid line). The sampling dates (Smp, in grey), the number of sampling points (pt), and the numbers of double fyke nets used per point (n) are indicated. The dates of connection to marine-waters, and the duration of connection in number of tides (td), and dates with no connection (grey shading) are also indicated. All connections occurring in 2021 were considered in our analysis, except for July and August during which there was no fishing campaign. The black dotted lines indicate the start and the achievement of the works, and the black line indicates the first reconnection to marine-waters.

Fish sampling was performed using a double fyke net with a homogeneous 4mm mesh size, a 0.65 m circular opening and a 6 m leader length (Lechêne, Boët, et al. 2018; Whiterod et al. 2021). Each net was set in morning hours for 24h to catch both diurnal and nocturnal fishes (Harrison-Day et al. 2020). Before and after works, the 21 ha ES was sampled at three points simultaneously, while the larger and stretcher WS (24 ha before and 28 ha after works) was sampled at four points (Fig. 1). One fyke net was deployed at each point to serve as replicates for the global station description (Table 1). In WS, the spatial effect of the seawater intrusion was studied after reconnection. Thus, a second fyke net was paired to the first at each of the four sampling points acting as paired replicates along the transect extending from the nozzle (seawater entry) to the upstream-most part of the station along which the four points are distributed (Fig.1).

For each fyke net, sampled fish were sedated in a large bucket (AQUI-S 0.02 mg. L⁻¹) to limit stress, identified at the species or subspecies level, counted, measured to the nearest mm in total and fork lengths and weighted in total wet weight to the nearest g. For too abundant species, a subsample of 30 randomly picked individuals were measured and weighed. All fish that could be identified and processed on the field were then released in the pond. Invasive species, such as pumpkinseed (*Lepomis gibbosus*; Linnaeus, 1758), common carp (*Cyprinus carpio*; Linnaeus, 1758), pike-perch (*Sander lucioperca*; Linnaeus, 1758) and red swamp crayfish (*Procambarus clarkii*; Girard, 1852), were systematically euthanized (AQUI-S 0.9 mg. L⁻¹) according to the regulation (EU) n° 1143/2014 of the

European parliament and of the council of 22/10/2014 on the prevention and management of the introduction and spread of invasive alien species.

Description of functional guilds

5. To address the short-term impacts of works and reconnection to marine-waters on the fish functional assemblages, species were grouped by guilds regarding three functional traits (Violle et al. 2007; Villéger et al. 2017); i.e., Life-cycle ecology related to the use of the restored continuum from fresh to seawater habitats (Diadromous (D) including catadromous and anadromous (Nicolas et al. 2010), Freshwater (FW) and Estuarine & Marine (EM) guilds); Ontogenic stage (Adult (i.e. size at maturity), Juvenile guilds), and Biogeographical status (Allochthonous (ALL) and Autochthonous (AU) guilds (Keith et al. 2011). Species were attributed to the different guilds (Table S4) according to Elliott and Dewailly 1995; Nicolas et al. 2010; Potter et al. 2015; and FishBase (Froese et Pauly 2010), Inventaire National du Patrimoine Naturel (Keith et al. 2011; INPN 2023) and the Global Register of Migratory Species (Riede 2004) databases.

Data processing and analysis

Abundance and biomass

The abundance (in number of individuals) and biomass (in g of wet total weight) of each species and functional guild were calculated for each station at each sampling date using the Capture Per Unit Effort (CPUE) and Biomass Per Unit Effort (BPUE), respectively. CPUE and BPUE were back-calculated on individuals caught within 24 h per one double-end fyke net (number of individuals. net⁻¹. 24h⁻¹ and g. net⁻¹. 24h⁻¹, respectively). Values are presented as mean CPUE or BPUE per 24h per net ± standard error.

Taxonomic assemblage

To describe taxonomic assemblages, alpha diversity was calculated using species richness (R), the Shannon-Weaver (H) diversity index and the Pielou's evenness index (J). The indices were calculated based on CPUE by sampling net per 24h according to, Hill 1973, using R-studio software version RStudio 2022.07.1, the function diversity of the vegan package (Oksanen et al. 2013).

Moreover, three indices of beta diversity were calculated, according to Baselga (Baselga 2010; Baselga et Orme 2012), in which the Jaccard dissimilarity (β_{jac}) was partitioned in two components, turnover (β_{jtu} , species change) and nestedness (β_{jne} , species gains/loss). These three indices were calculated

from presence and absence data by sampling net, between fishing dates instead of multiple sites, using R-studio software, with the package betapart, function `beta.pair(x, index.family="jac")`.

Statistical analyses

The effects of works and reconnection on taxonomic data (abundance, biomass, richness, Shannon's diversity and Pielou index) were tested using an unequal variance (Welch) t-test (Ruxton 2006), when none outliers were observed and normality (Shapiro test) was respected. When these conditions were not met, a non-parametric Mann-Whitney U test (Wilcoxon test) was used. A statistical significance level of 0.05 was considered for all tests. When samples were collected during two consecutive days (WS, see Table 1), the test used was paired considering the possibility that the same individual was caught twice. All tests were performed using R-studio software, with function `t_test` and `wilcox_test` of the `rstatix` package version 0.6.0, (Kassambara 2020a).

Results

Modification of abiotic Parameters

In both ES and WS stations, abiotic parameters fluctuated according to a classical temperate seasonality with warmer temperatures and less oxygenated conditions in summer and late-summer than in spring and winter (see Table S1 and S2). Additionally, abiotic parameters varied after works, as well as after the first reconnection due to marine-waters intrusion (Fig.2).

In ES, the average water depth was affected by the restructuring works and reconnection operations, as illustrated by the sharply and momentarily water level rise recorded in June 2021, with values increasing from 0.35 ± 0.11 m in early-April 2021 to 0.80 ± 0.10 m (see Table S1) due to connection to marine-waters. Otherwise, water levels varied also, and to a lesser extent, seasonally depending of rainfalls with the lowest value (0.30 ± 0.10 m) recorded in late-summer 2021 followed by an increased level of 0.50 ± 0.10 m in winter 2021.

Before the first reconnection, the salinity remained low (0.20 to 0.35 ‰) whatever the season. From the onset of the reconnection to marine-waters, salinity started increasing in May 2021, rising up to 1.86 ± 0.31 in June 2021 and 3.00 ± 0.10 ‰ in September 2021. It then decreased to 1.16 ± 0.05 ‰ in December 2021 presumably due to rainfall dilution effect (Fig.2).

While the water temperature mainly followed a seasonal variation related to air temperature, the DO₂ showed modulations related to reconnection operations after works. In Spring 2021, DO₂ decreased from 10.60 ± 1.26 in April to 6.00 ± 0.05 mg. L⁻¹ in May following the onset of the reconnection operations, and then increased to 9.31 ± 1.44 mg. L⁻¹ in June 2021 due to a massive marine water

intrusion concomitantly with an increase by 5.4 °C of the water temperature. From September 2021, as the water temperature started its seasonal decrease, DO₂ decreased to 4.11 ± 1.31 in September 2021 and then increased to reach 12.42 ± 0.40 mg. L⁻¹ in December 2021 (Fig.2 and Table S1).

In WS, the average depth increased from 0.36 ± 0.04 m in autumn 2019 to 0.46 ± 0.15 m in spring 2021 (Table S2). This increase is mainly related to the excavation of the first sampling point during the restoration works as the depth shifted at this point from 0.36 m before to 0.70 m after works, never falling below 0.60 m afterwards (Table S3). After works and reconnection stable water levels were recorded from spring to early winter 2021 (with 0.41 ± 0.12 m) in the whole marsh.

Before works, the salinity in WS was low (0.15 ± 0.09 ‰) in accordance with the role of WS as a collector pond of rainfall waters. Following the first reconnection to marine-waters in mid-April 2021, the salinity increased up to 2.73 ± 2.60 ‰ over the station, but basically displayed an important spatial heterogeneity among sampling points with a maximal value of 6.65 ‰ recorded close to the marine water entry point and a minimum of 1.40 ‰ at the farthest point (Table S3). This spatial heterogeneity of salinity among sampling points was however smoothed within 48 h following water intrusion. Nevertheless, the multiple intermittent reconnections carried out since April 2021 induced the mean salinity over the station increasing all along the year, being maximal in September (3.05 ± 0.05 ‰) and remaining stable until winter (2.75 ± 0.05 ‰).

As in ES, DO₂ in WS showed modulations related to reconnection operations. Compared to autumn 2019, DO₂ was two-fold higher in late-summer 2021 (4.27 ± 0.10 mg. L⁻¹ vs. 8.36 ± 2.10 mg. L⁻¹, respectively) at sampling points 1 and 2 at similar water temperature. From works and first connection on (spring 2021), the DO₂ concentration increased to 9.96 ± 1.23 mg. L⁻¹, and then dropped to 6.23 ± 1.75 mg. L⁻¹ in summer in parallel to the increase of water temperature. DO₂ then increased again until it reached 9.23 ± 1.67 mg. L⁻¹ in December 2021 (Table S2). At each opening to sea, DO₂ changed momentarily in relation to the marine water intrusion but rapidly homogenized throughout the station.

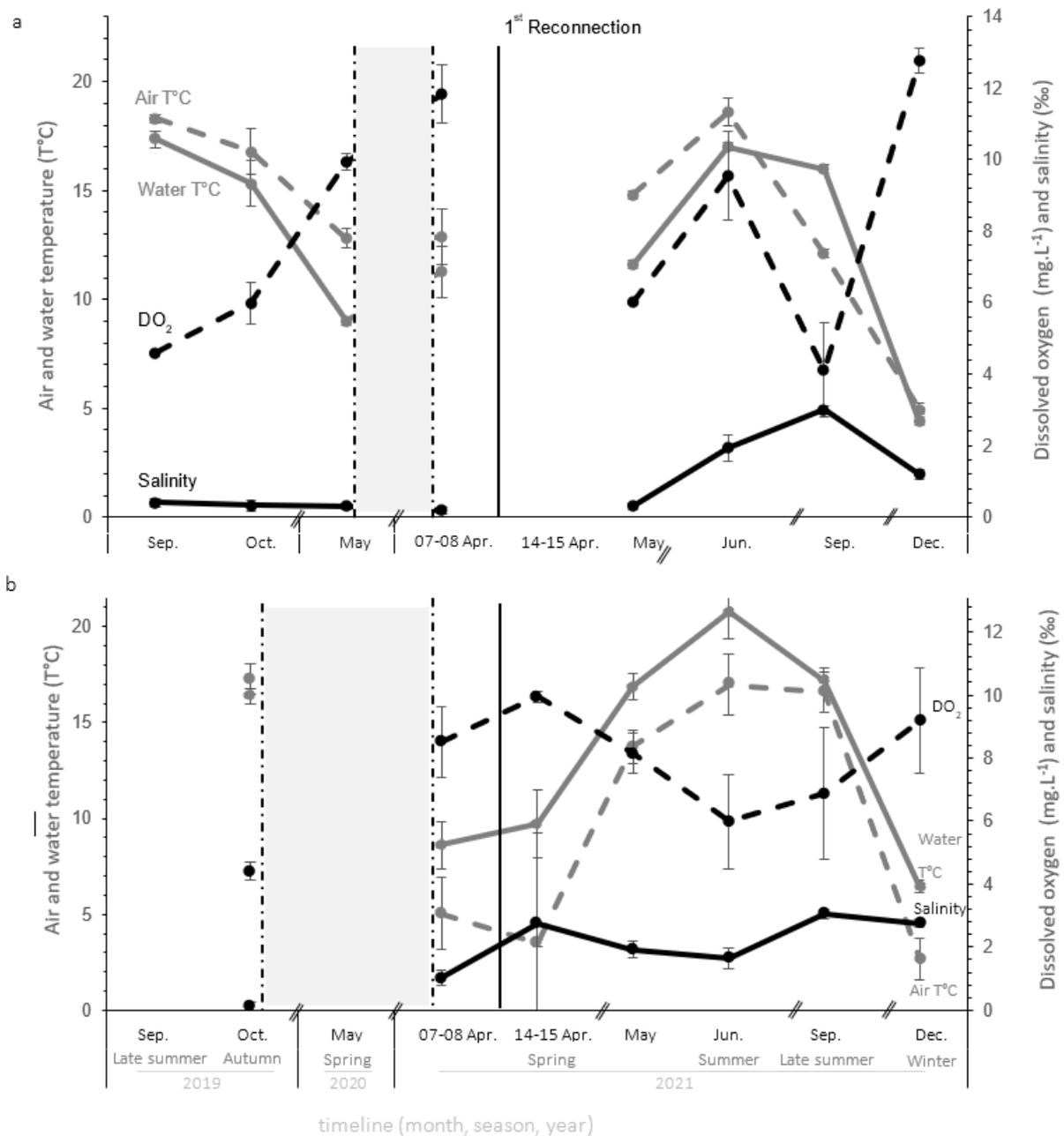


Fig.2 Temporal variations of environmental parameters at East (a) and West (b) Stations, before and after works (the end of works is indicated by the vertical dotted arrow) and reconnection to marine-waters (the first reconnection is indicated by the vertical solid arrow). Environmental parameters (mean \pm sd) measured at the three (ES) and four (WS) sampling points: air temperature ($^{\circ}\text{C}$), dissolved oxygen (mg.L^{-1}) and salinity (‰). The works had started in June 2020 in ES and in December 2019 in WS. Parameters were not measured during works (grey shading) due to the partial dewatering and redesign of the stations. Works had ended in November 2020 for both stations

Taxonomic and functional diversity response of the fish community assemblage to works and reconnection in East station (ES)

Taxonomic and functional diversity before and after works

The restructured marsh displayed a modified composition and a higher richness of spring fish assemblages (Table 2 and Fig. 3). Before works (i.e., May 2020), the fish community was dominated by four species: the (D) European eel (*Anguilla anguilla*, 7.46 ± 2.35 CPUE), and three (FW) species, i.e., the roach x bream hybrid (*Hybrid R.rutilus x A. brama*), the northern pike (*Esox Lucius*) and the white bream (*Blicca bjoerkna*), each represented by only one individual (Table 2, Fig. 4).

Table 2 Temporal variation of species in East and West Stations, before and after works (the end of works is indicated by the vertical dotted line) and reconnection to marine-waters (the first reconnection is indicated by the vertical thick line). CPUE (mean ind.24h⁻¹.net⁻¹ ± SD) of the recorded species per fishing date. *Allochthonous species (INPN 2023); **Allochthonous invasive species (INPN 2023); values superscripts indicate that juvenile (J), adult (A) or both juvenile and adult (J+A) stages were observed. (NO) indicates the species that was not observed. Parameters were not measured before and during works in WS due to partial dewatering and redesign of the stations and after the first reconnection in ES (grey shading)

Scientific names	Common names	September 2019		October	May 2020	07-08 April	14-15 April		May	2021		June	September	December
		0.97 ± 0.57 ^{AJ}	1.26 ± 0.63 ^A	0.33 ± 0.00 ^A	NO	0.34 ± 0.00 ^A	NO	0.95 ± 0.00 ^J	1.48 ± 0.00 ^J	1.48 ± 0.00 ^J	6.68 ± 5.48 ^J	3.19 ± 1.61 ^J	NO	NO
East station														
Freshwater species														
<i>Abramis brama</i>	Common bream	NO	NO	NO	NO	NO	NO	NO	NO	NO	NO	NO	NO	NO
<i>Alburnus alburnus</i>	Bleak	NO	NO	NO	NO	NO	NO	NO	NO	NO	NO	NO	NO	NO
<i>Blicca bjoerkna</i>	White bream	NO	NO	NO	NO	NO	NO	NO	NO	NO	NO	NO	NO	NO
* <i>Carassius gibelio</i>	Prussian carp	NO	NO	NO	NO	NO	NO	NO	NO	NO	NO	NO	NO	NO
<i>Esox lucius</i>	Northern pike	NO	NO	NO	NO	NO	NO	NO	NO	NO	NO	NO	NO	NO
* <i>Gambusia holbrooki</i>	Eastern Mosquitofish	NO	NO	NO	NO	NO	NO	NO	NO	NO	NO	NO	NO	NO
Hybrid <i>R. rutilus</i> x <i>A. brama</i>	Hybrid roach and bream	NO	NO	NO	NO	NO	NO	NO	NO	NO	NO	NO	NO	NO
** <i>Lepomis gibbosus</i>	Pumpkinseed	2.55 ± 0.30 ^{AJ}	0.33 ± 0.00 ^J	0.33 ± 0.00 ^J	0.33 ± 0.00 ^A	0.30 ± 0.00 ^J	1.46 ± 0.47 ^{AJ}	NO	NO	NO	NO	7.59 ± 3.57 ^{AJ}	NO	NO
<i>Percis fluviatilis</i>	European perch	NO	NO	NO	NO	NO	NO	NO	NO	NO	NO	NO	NO	NO
<i>Rutilus rutilus</i>	Roach	1.92 ± 0.02 ^{AJ}	0.66 ± 0.33 ^J	0.66 ± 0.33 ^J	NO	NO	1.48 ± 0.00 ^J	NO	NO	NO	NO	NO	NO	NO
** <i>Sander lucioperca</i>	Pike-perch	NO	0.33 ± 0.00 ^A	0.33 ± 0.00 ^A	NO	NO	NO	NO	NO	NO	NO	1.09 ± 0.27 ^J	NO	NO
Diadromous species														
<i>Anguilla anguilla</i>	European eel	0.94 ± 0.54 ^{AJ}	0.65 ± 0.33 ^J	0.65 ± 0.33 ^J	7.46 ± 2.35 ^{AJ}	1.24 ± 0.62 ^{AJ}	NO	0.49 ± 0.00 ^A	1.08 ± 0.25 ^{AJ}	2.45 ± 1.26 ^J	0.82 ^J	0.82 ^J	0.82 ^J	0.48 ± 0.39 ^J
<i>Gasterosteus aculeatus</i>	Three-spined stickleback	NO	NO	NO	NO	NO	NO	NO	NO	NO	NO	NO	NO	NO
Estuarine and marine species														
<i>Atherina</i> spp.	Sand smelt	NO	NO	NO	NO	NO	NO	NO	NO	NO	NO	NO	8.21 ^J	0.95 ± 0.01 ^J
<i>Pomatoschistus</i> spp.	Common goby	NO	NO	NO	NO	NO	NO	NO	NO	NO	NO	NO	NO	3.83 ± 1.58 ^{AJ}
West station														
Freshwater species														
<i>Abramis brama</i>	Common bream	1.25 ± 0.48 ^{AJ}	NO	1.25 ± 0.48 ^{AJ}	NO	NO	0.24 ± 0.17 ^J	5.21 ± 3.49 ^J	123.95 ± 46.55 ^{AJ}	4.27 ± 1.31 ^J	NO	0.22 ± 0.15 ^J	1.67 ± 0.98 ^{AJ}	NO
<i>Alburnus alburnus</i>	Bleak	NO	NO	NO	NO	NO	0.29 ± 0.23 ^J	NO	4.27 ± 1.31 ^J	NO	NO	NO	NO	NO
<i>Blicca bjoerkna</i>	White bream	0.26 ± 0.00 ^A	1.50 ± 0.00 ^A	1.50 ± 0.00 ^A	NO	NO	0.24 ± 0.17 ^A	NO	NO	NO	NO	NO	NO	NO
* <i>Carassius gibelio</i>	Prussian carp	NO	NO	NO	NO	NO	0.43 ± 0.30 ^A	0.21 ± 0.15 ^A	33.73 ± 21.98 ^{AJ}	5.43 ± 2.16 ^{AJ}	NO	0.43 ± 0.30 ^J	NO	NO
** <i>Cyprinus carpio</i>	Common carp	NO	NO	NO	NO	NO	0.43 ± 0.30 ^A	0.21 ± 0.15 ^A	NO	NO	NO	NO	NO	NO
* <i>Gambusia holbrooki</i>	Eastern Mosquitofish	1.50 ± 0.30 ^{AJ}	0.49 ± 0.00 ^J	0.49 ± 0.00 ^J	NO	NO	3.78 ± 1.63 ^{AJ}	7.14 ± 2.74 ^{AJ}	95.88 ± 32.66 ^{AJ}	109.76 ± 34.64 ^{AJ}	7.04 ± 3.51 ^{AJ}	NO	NO	NO
Hybrid <i>R. rutilus</i> x <i>A. brama</i>	Hybrid roach and bream	1.51 ± 0.67 ^A	1.51 ± 0.67 ^A	1.51 ± 0.67 ^A	NO	NO	0.24 ± 0.17 ^J	0.48 ± 0.19 ^J	NO	NO	NO	NO	NO	NO
** <i>Lepomis gibbosus</i>	Pumpkinseed	0.50 ± 0.29 ^J	14.88 ± 8.08 ^{AJ}	14.88 ± 8.08 ^{AJ}	NO	NO	0.73 ± 0.51 ^{AJ}	1.78 ± 0.64 ^{AJ}	2.46 ± 1.50 ^A	16.77 ± 1.84 ^{AJ}	6.54 ± 1.96 ^{AJ}	NO	NO	NO
<i>Percis fluviatilis</i>	European perch	NO	NO	NO	NO	NO	NO	0.21 ± 0.15 ^J	NO	NO	NO	NO	0.86 ± 0.61 ^{AJ}	6.78 ± 2.76 ^J
<i>Rutilus rutilus</i>	Roach	NO	NO	NO	NO	NO	NO	NO	NO	NO	NO	NO	NO	0.21 ± 0.15 ^A
** <i>Sander lucioperca</i>	Pike-perch	NO	NO	NO	NO	NO	NO	NO	NO	NO	NO	NO	NO	NO
<i>Scardinius erythrophthalmus</i>	Rudd	NO	NO	NO	NO	NO	NO	NO	NO	NO	NO	NO	0.46 ± 0.19 ^A	NO
<i>Tinca tinca</i>	Tench	NO	NO	NO	NO	NO	NO	0.20 ± 0.14 ^A	NO	NO	NO	NO	NO	NO
Diadromous species														
<i>Anguilla Anguilla</i>	European eel	2.48 ± 1.64 ^{AJ}	NO	2.48 ± 1.64 ^{AJ}	NO	NO	4.31 ± 1.60 ^{AJ}	5.90 ± 2.32 ^{AJ}	9.77 ± 2.88 ^{AJ}	4.49 ± 1.58 ^J	NO	NO	NO	NO
<i>Chelon</i> spp.	Mullet	NO	NO	NO	NO	NO	NO	14.99 ± 9.24 ^J	1.00 ± 0.71 ^J	1.25 ± 0.46 ^A	0.66 ± 0.29 ^J	NO	NO	NO
<i>Gasterosteus aculeatus</i>	Three-spined stickleback	NO	NO	NO	NO	NO	0.26 ± 0.19 ^A	95.60 ± 35.02 ^J	338.54 ± 76.19 ^J	27.99 ± 6.96 ^J	4.98 ± 1.56 ^{AJ}	NO	NO	NO
Estuarine and marine species														
<i>Atherina</i> spp.	Sand smelt	NO	NO	NO	NO	NO	NO	NO	NO	NO	NO	NO	3.80 ± 1.88 ^J	1.09 ± 0.77 ^J
<i>Pomatoschistus</i> spp.	Common goby	NO	NO	NO	NO	NO	NO	NO	NO	NO	NO	NO	2.17 ± 1.33 ^A	1.30 ± 0.92 ^A

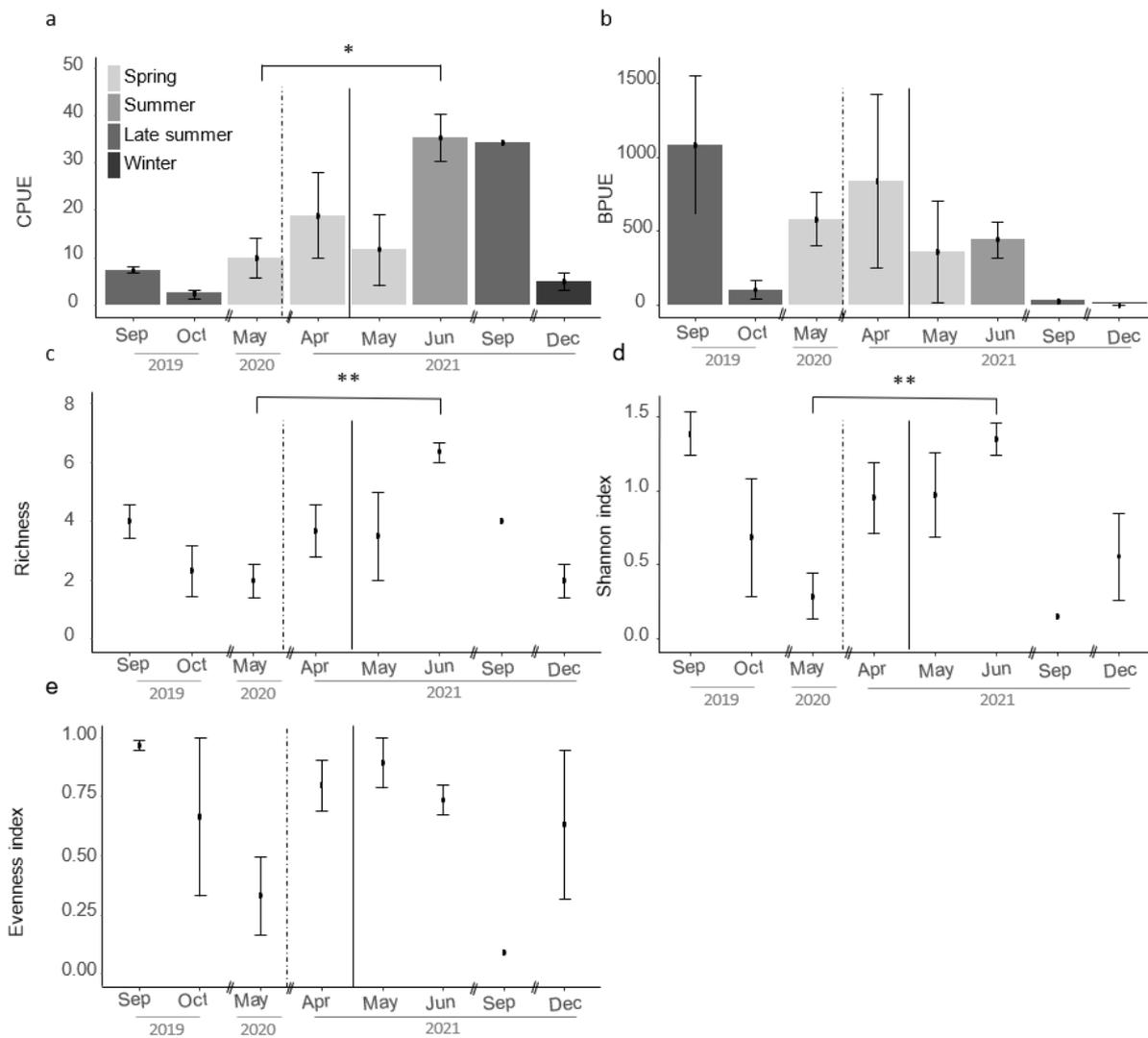


Fig.3 East-Station - Temporal variation of the taxonomic diversity before and after works (the end of works is indicated by the vertical dotted arrow) and reconnection to marine-waters (the first reconnection is indicated by the vertical solid arrow). Mean \pm SD of three nets (except on May 2021 with 2 nets and September 2021 with one net) of abundance (a; CPUE: Catch Per Unit Effort; number of individuals. $24h^{-1} \cdot net^{-1}$), biomass (b; BPUE: Biomass Per Unit Effort, g. $24h^{-1} \cdot net^{-1}$), richness (c), Shannon diversity index (d) and Evenness index (e). Significance values: $p \leq 0.001$ (***) ; $0.001 < p \leq 0.01$ (**); $0.01 < p \leq 0.05$ (*)

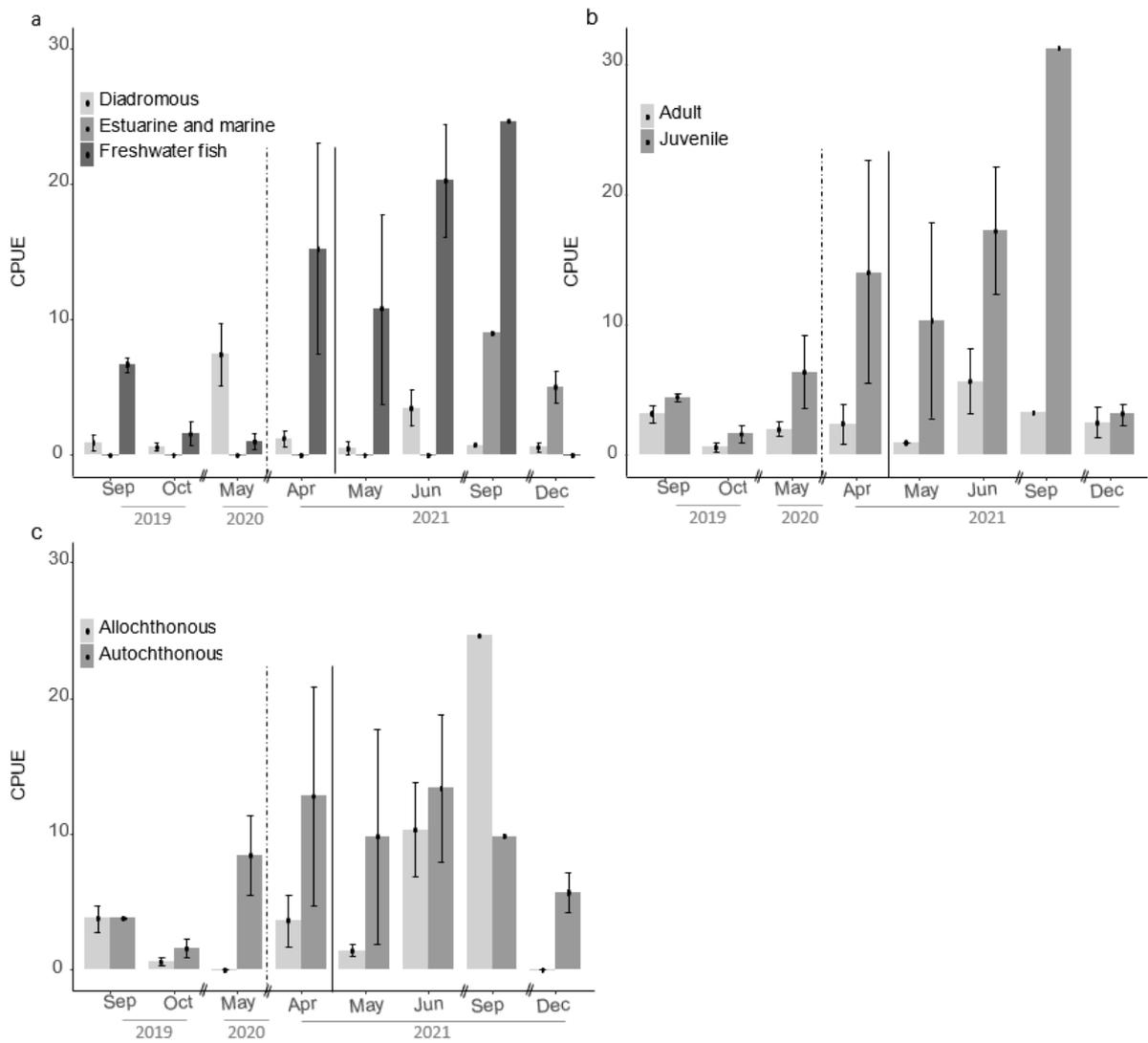


Fig.4 East-Station - Temporal variations of the functional guilds before and after works (the end of works is indicated by the vertical dotted arrow) and reconnection to marine-waters (the first reconnection is indicated by the vertical solid arrow). Mean \pm SD of three nets (except on May 2021 with 2 nets and September 2021 with one net) of guilds' abundances (number of individuals. $24h^{-1}$. net^{-1}) for three life-history traits: (a) ecological trait (diadromous (white), estuarine & marine (grey), freshwater fish (dark grey)); (b) ontogeny trait (adult (white) and juvenile (light grey)); (c) biogeographical origin trait (allochthonous (white) and autochthonous (light grey))

After the restructuring works (i.e., April 2021), the assemblage changed with 6 species and only one previously recorded: (D) European eel, for which the abundance decreased to 1.24 ± 0.62 CPUE. The (FW) species clearly dominated the assemblage with five new species in which the most abundant were the (AU) bleak (*Alburnus alburnus*) was the most abundant, followed by the (ALL) eastern mosquitofish (*Gambusia holbrooki*). Thus, both before and after works, (AU) species were more abundant than (ALL), and juveniles more represented than adults (Fig.4). Moreover, Shannon and evenness values tended increasing after works, shifting from 0.29 ± 0.15 and 0.33 ± 0.16 to 0.96 ± 0.24 and 0.79 ± 0.10 , before works and after works, respectively (Fig.3). Correspondingly, beta diversity, illustrated by a Jaccard dissimilarity index of 0.87 ± 0.05 , showed a high dissimilarity between before and after works, due to species replacement (i.e., turnover index of 0.65 ± 0.2 , and less species nestedness with 0.21 ± 0.18).

Taxonomic and functional diversity before and after cumulated works and first reconnection

In May 2021, i.e., after the first reconnection to marine-waters (Table 1), no significant cumulative effects on total biomass, Shannon's and evenness indices were observed (Fig.3 and Table S5 for statistical results). However, turnover occurred with i) the presence of the (AU) roach (*Rutilus rutilus*), which replaced the (FW-ALL) Prussian carp (*Carassius gibelio*), which was no longer recorded anymore after April 2021, ii) and the temporary absence of the (FW-ALL) eastern mosquitofish.

As observed in April, (FW) species dominated the assemblage until December 2021 (Fig.4, Table S6). In June, total abundance (35.00 ± 5.10 CPUE), richness (6.33 ± 0.33) and Shannon diversity (1.35 ± 0.11 ; Fig. 3; Table S5) increased significantly compared to before restoration observations. Seven species composed the fish assemblage with the (FW-ALL) invasive pumpkinseed and (FW-AU) common bream (*Abramis brama*) as the most abundant, and the newly observed (D) three-spined stickleback (*Gasterosteus aculeatus aculeatus*) (Table 2). Subsequently, the Jaccard dissimilarity index was maintained at 0.79 ± 0.18 , with this time a less important replacement than after works (April 2021; turnover index of 0.40 ± 0.15).

While the periodical connection to marine-waters maintained the water levels during the summer, the ES experienced a severe drying in late-summer, which did not occur before the works (Fig. 2; Table S1). Consequently, only one net was operational in September 2021, which can be compared to the late-summer before restoration (September 2019). Although total species richness was similar between late-summer 2019 and 2021 (4.00 ± 0.57 species and 4 species, respectively; Fig.3), the taxonomic and functional composition was different. September 2019 was characterized by 5 species with the (FW-ALL) pumpkinseed and the (AU) roach as the most abundant (Table 2). In turn, the assemblage of

September 2021 was largely dominated by the (FW-ALL) eastern mosquitofish (24.62 CPUE; Fig. 4, Table 2) and the newly recorded (EM) sand smelt (*Atherina spp.*). The community was still composed of few (D) eel individuals, as well as of three-spined sticklebacks (Table 2).

In winter 2021, (EM) guilds dominated ES for the first time (5.09 ± 1.17 CPUE; Fig. 4) with newly observed common goby (*Pomatoschistus spp.*; 3.83 ± 1.58 CPUE) and few juvenile of sand smelt and three-spined stickleback. No species from the original assemblage (i.e., before restoration) were recorded (Table 2).

Taxonomic and functional diversity response of the fish community assemblage to works and reconnection in West station (WS)

Taxonomic and functional diversity before and after works

In WS, sampling in pre-restored marshes could not be done in Spring 2020 as in ES because the restructuring works started earlier than planned. Therefore, the reference community prior restoration was only described for the late-summer season in October 2019 (Table 1). Alongside, the assemblage counted nine species with a mean species richness of 5.00 ± 0.40 per net, with the (FW) roach in both adult and juvenile stages (14.88 ± 8.08 CPUE) and the (D) European eel in juvenile stage, as dominant species (Table 2 and Fig.5). After restructuring works, which ended in early April 2021, the total assemblage counted six species and (FW) fish still dominated, but the species richness per net decreased to 1.5 ± 0.5 (Fig. 5, Fig. 6). Moreover, the dominance ratio was modified with the eastern mosquitofish as the dominant species at adult and juvenile stages (4.81 ± 1.72 CPUE), followed by few individuals of the (D) European eel at juvenile stage and other (FW) species.

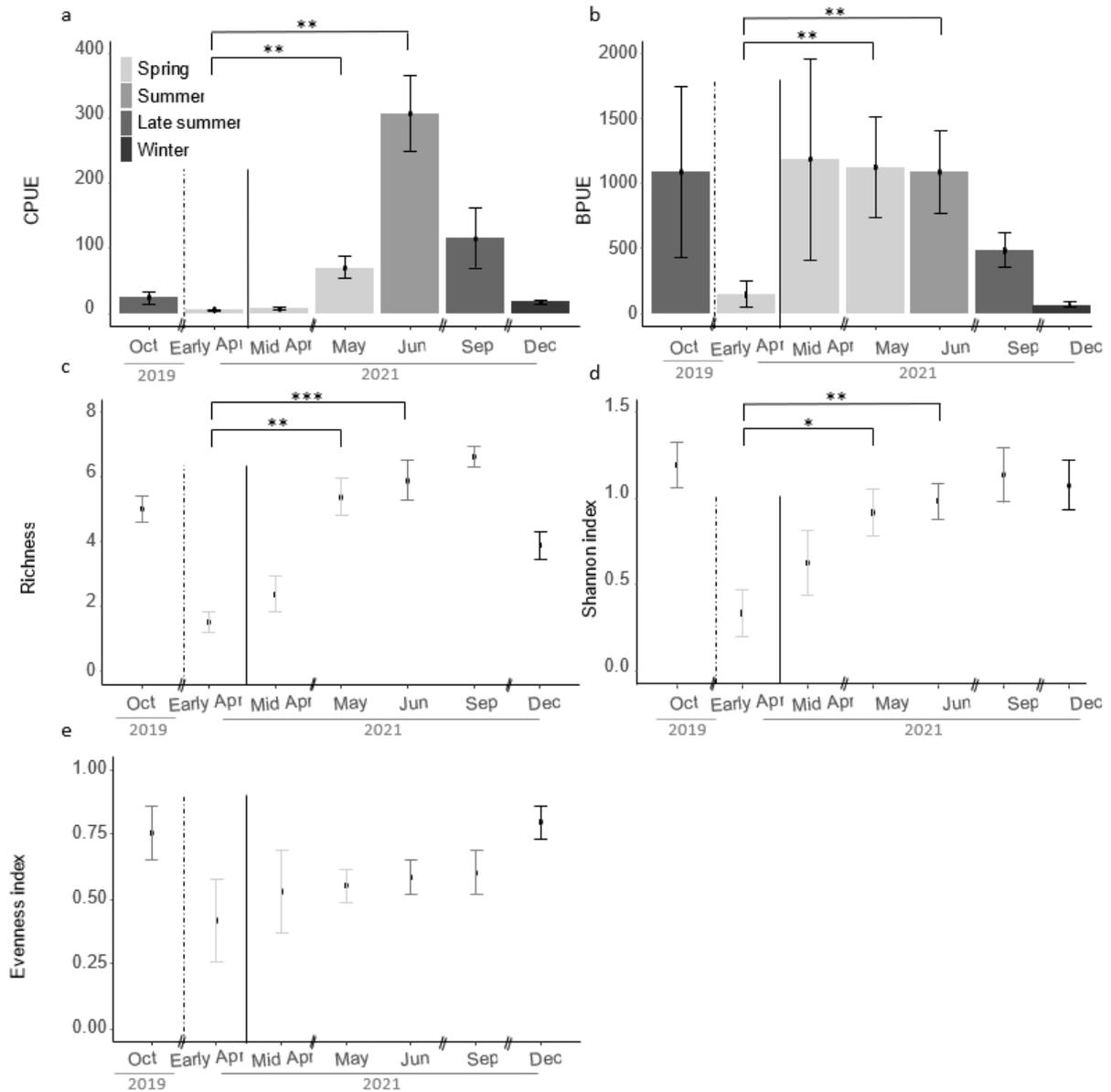


Fig.5 West-Station - Temporal variation of the taxonomic diversity before and after works (the end of works is indicated by the vertical dotted arrow) and reconnection to marine-waters (the first reconnection is indicated by the vertical solid arrow). Mean \pm SD of four nets in 2019 and 8 nets in 2021 of abundance (a; CPUE: Catch Per Unit Effort; number of individuals. $24h^{-1} \cdot net^{-1}$), biomass (b; BPUE: Biomass Per Unit Effort, g. $24h^{-1} \cdot net^{-1}$), richness (c), Shannon diversity index (d) and Evenness index (e). Significance values: $p \leq 0.001$ (**); $0.001 < p \leq 0.01$ (**); $0.01 < p \leq 0.05$ (*)

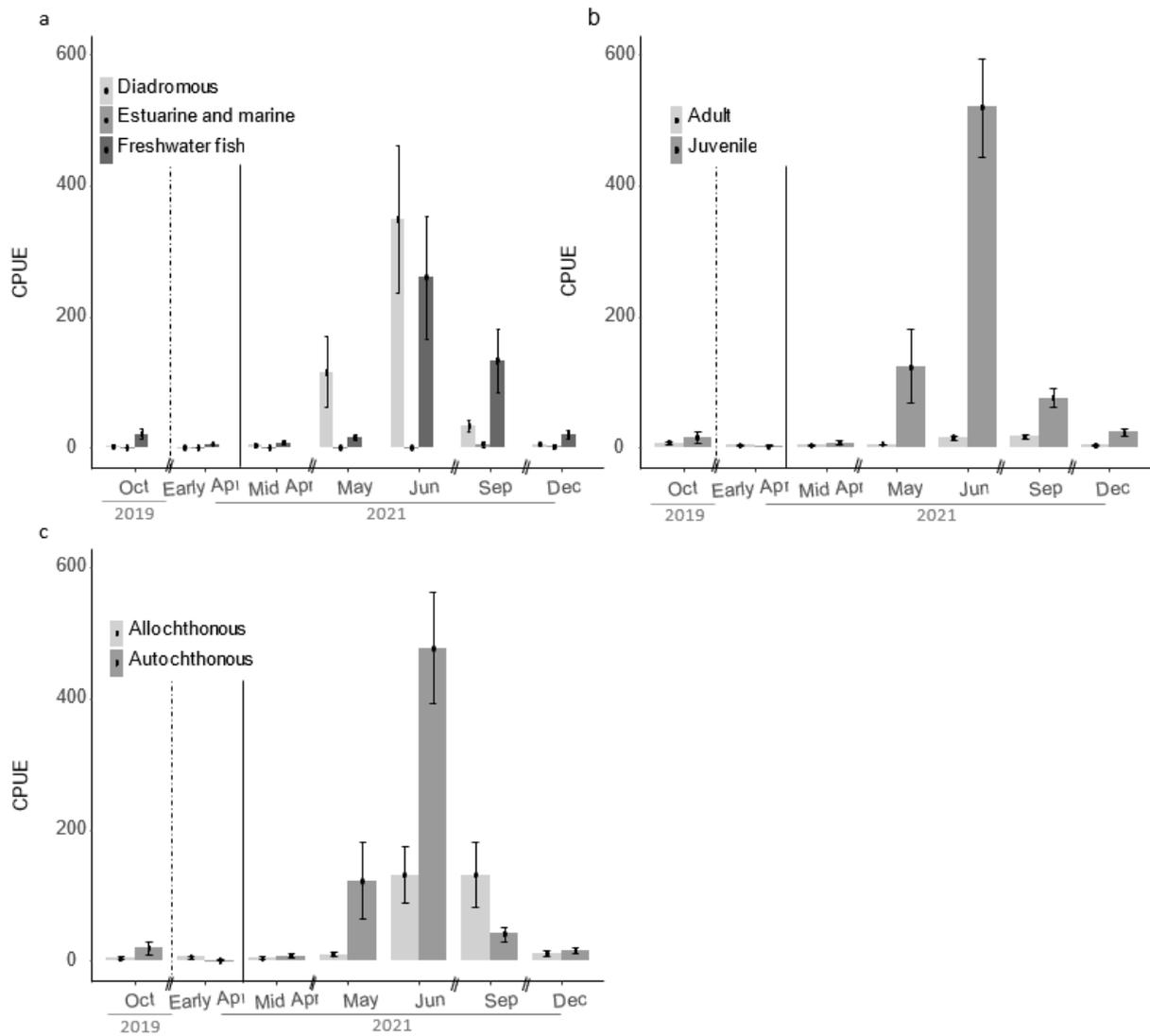


Fig.6 West-Station - Temporal variations of the functional guilds before and after works (the end of works is indicated by the vertical dotted arrow) and reconnection to marine-waters (the first reconnection is indicated by the vertical solid arrow). Mean \pm SD of four nets in 2019 and 8 nets in 2021 of guilds' abundance (number of individuals. 24h⁻¹. net⁻¹) for three life-history traits: (a) ecological trait (diadromous (white), estuarine & marine (grey), freshwater fish (dark grey)); (b) ontogeny trait (adult (white) and juvenile (light grey)); (c) biogeographical origin trait (allochthonous (white) and autochthonous (light grey))

Taxonomic and functional diversity before and after cumulated works and first reconnection

After the first connection maneuver of mid-April 2021, the mean species richness remained similar as to early-April 2021 with 2.37 ± 0.88 species per net (Fig.5). A total of eight species were observed, four of which were already present in early-April, while one new (D) species arrived, the three-spined stickleback. However, the (FW-AU) roach and (ALL) Prussian carp were no longer recorded, while the invasive common carp and the (AU) common bream were recorded again. Accordingly, a high dissimilarity was indicated by the Jaccard's dissimilarity index (0.72 ± 0.08) with a high rate of species replacement, i.e., 60% of turnover species since early-April (turnover index: 0.60 ± 0.14). In this new assemblage, (FW) fishes still predominant, but the abundance of (D) species was about 3-times higher (Fig. 6). The European eel and the (FW) bleak became dominant (Table 2). In the meantime, Shannon index and evenness remained similar (Fig.5).

One month after the first reconnection (i.e., in May 2021) and after a total of three reconnections, all taxonomic indicators increased significantly compared to early-April, except evenness (Table 1 and Fig.5). Mean richness increased up to 5.37 ± 0.53 per net for a total of eleven species recorded over the WS. Beta diversity also continued indicating high rates of dissimilarity (Jaccard dissimilarity 0.75 ± 0.04), due to both replacement (turnover value of 0.37 ± 0.14) and nestedness (0.39 ± 0.11). This suggests the community formed in May has mainly gained new species and has also been modified. Indeed, among the eleven species composing the fish community in May 2021, the (FW) guild was enriched by the tench (*Tinca tinca*), the roach and the (ALL) Prussian carp, while the (ALL) eastern mosquitofish, the invasive pumpkinseed and the common carp were maintained (Table 2). Moreover, the (D) three-spined stickleback was the most abundant species and one (EM) species was newly recorded mullet (*Chelon spp.*), both at the juvenile stage. Consequently, the dominant ecological guild changed radically from (FW) (16.64 ± 2.94 CPUE) to (D) (116.50 ± 37.99 CPUE, Fig.6 and Table S6), with the presence of both anadromous and catadromous species.

In summer 2021, all taxonomic indicators differed significantly from early-April, but remained similar to May, except for total abundance, which increased 4-fold due to a drastic increase of (D) and (FW) juveniles (Fig.5, Table S7). Then, total abundances and biomass decreased continuously until December 2021 (Fig. 5). Although 8, 11 and 10 different species were recorded in June, September and December, respectively, the species richness remained between 5.87 ± 1.27 and 6.62 ± 0.33 in June and September before decreasing to 3.87 ± 0.78 per net in winter. In contrast, Shannon and evenness diversity indices seem to be maintained from May to December 2021 (Fig.5), indicating works and

reconnection helped to maintain diversity and a better balance between species distribution during the year in WS.

However, the summer fish community continues changing as (D) was found as the main guild, with a high abundance of three-spined stickleback at the juvenile stage (338.54 ± 76.19 CPUE), while European eels increased slightly compared to May (9.77 ± 2.88 vs. 5.90 ± 2.32 CPUE, respectively). Mulletts were also observed to be less numerous (Table 2). Then, the abundances of (D) species, especially the stickleback, decreased until winter, making the (D) as a minority guild compared to (FW).

Regarding the (FW) guild, the roach x bream hybrid, the tench, and the invasive common carp were not observed in the fish censuses since May. Overall, this guild was dominated by the (AU) common bream and the (ALL) mosquitofish. The abundance of common bream (123.95 ± 46.55 CPUE) increased in June with more juveniles than adults before decreasing since September. The mosquitofish found in both ontogenic stages maintained their abundance from June to September, making the (ALL) guild dominant for the first time (Fig 6, Table 2). In winter, the (AU) species slightly overtook the (ALL) species in abundance (16.51 ± 2.21 vs. 12.57 ± 3.05 CPUE, respectively), due to the presence of the (AU) roach and common bream, stickleback and mullet, and the (AU-EM) species colonizing since late-summer and maintaining their low abundance (Table S6).

Compared to the pre-restoration October 2019, the total fish abundance, the number of species (eleven instead of nine), and the mean richness (6.62 ± 0.33 vs. 5.00 ± 0.40) increased in September 2021 after the restructuring works and reconnection. In contrast, the total biomass tended being lower (1087.25 ± 654.95 in 2019 and 487.55 ± 273.14 , Fig. 5). Beta diversity changed accordingly (Jaccard dissimilarity index of 0.70 ± 0.04), mainly due to species replacement (turnover of 0.63 ± 0.05). Thus, the (FW-AU) white bream and European perch (*Perca fluviatilis*) were replaced by the rudd (*Scardinius erythrophthalmus*), the (D) three-spined stickleback and the (D) mullet (Table 2). However, the dominant (FW) guild increased drastically (133.53 ± 34.38 CPUE) and was mainly represented by the (FW-ALL) eastern mosquitofish, which will dominate the assemblage until the end of the monitoring. Hence, the dominant origin guild changed from (AU) to (ALL) (41.27 ± 7.73 vs. 131.98 ± 34.47 CPUE; Fig.6). Remarkably, few individuals belonging to the (EM) ecological guilds were recorded, represented by the sand smelt and the common goby, which maintained their abundance until the end of the monitoring period.

Discussion

As documented in the literature on freshwater stream ecosystems, fish species can display variations in abundance and size from the juvenile to adult stages and express seasonal patterns of habitat use related to their life cycle, migrating between spawning, feeding and overwintering habitats (Schlosser 1991; Grift et al. 2001). The present study showed that the restructuring works have changed the initial pattern of habitat use by the fish community.

Before the restructuring works performed in 2019, both ES and WS stations similarly characterized by low and stable salinity values common to freshwater marshes ($S < 0.50$ ‰; Więski et al. 2010). Water levels, temperature and DO_2 varied according to seasons, including rainfall regime. During the works period, the annual closure and the restructuring of the marsh temporarily altered water levels and quality, as well as former (i.e., before works) microhabitats such as submerged vegetation, which are known to provide spawning and nursery habitats for several species inventoried before works (Balon 1975; Ward-Campbell et al. 2017). These changes, combined with seasonal variations, have contributed to modify the fish community.

Shortly after the works were completed, the freshwater marshes were reconnected to the seawater, and both stations quickly experienced short-lasting but acute abiotic changes combined with the arrival of new species, some belonging to a new ecological guild. The hydraulics of the two stations were then managed differently. WS alternated between a freshwater and a brackish state (Więski et al. 2010), with water levels maintained throughout the seasons either by periodic marine water intrusion, or by rainfall and river water regime. This allowed the habitat remaining accessible to fish species, but with changing environmental constraints (Silver et al. 2017; Whiterod et al. 2021). On the contrary, ES showed unstable water levels, becoming a brackish system with low water levels prone to drought in late-summer, drastically interrupting its nursery and feeding habitat functions (Hampel, Cattrijsse, et Vincx 2003; Więski et al. 2010).

Thus, the cumulative effects of works, reconnection and contrasted water level management led to divergent ecological trajectories between the two stations. In both cases, the changes of the habitat and of its associated functions acted as filters in terms of abiotic conditions, dispersal potential, and biotic interactions (Laughlin 2014), and then structured the “post-restoration” pioneer communities composed of the best adapted species to remain in or recolonize the marsh (Silver et al. 2017; Lechêne, Boët, et al. 2018). Those filters structuring the fish assemblage have a differentiated effect over the species related to their ecology guild.

Our study showed that taxonomic diversity did not decline after the restructuring works, but the works did change the community composition, with a shift of the initial (FW) assemblage, whose specific abundances decreased. Prior to the works, the community in WS was dominated by (AU) (i.e., roach, common bream) and (ALL) species (pumpkinseed and eastern mosquitofish), known as being opportunistic and defined as small-bodied, early maturing and low juvenile survival, associated with frequently disturbed habitat (Winemiller 2005) such as turbid and nutrient-enriched lakes (M. R. Perrow et al. 1999). Following the works, the habitat structure and vegetation were temporarily altered, reducing abundance of (AU) species which may not have been able to persist in these new habitats, and promoted (ALL) species. Most of the (AU) species (i.e., roach, white bream, European perch, northern pike) whose presence is usually correlated with the presence of submerged macrophyte (M. R. Perrow et al. 1999) became less abundant or were not recorded anymore.

Regarding response of the fish community to reconnection, the first changes in taxonomic diversity were observed one month after the first reconnection. Marine water supply induced increasing water and salinity levels, and significant increases in fish abundance, biomass, and diversity. Previous studies reported a significant increase in abundance and species diversity or richness after an hydrological restoration (Silver et al. 2017; Whiterod et al. 2021). However, substantial changes also occurred within the (FW) guild, with only some species being able to stay after works and reconnection: the (AU) common bream, followed by (ALL) species (i.e., Prussian carp, eastern mosquitofish, pumpkinseed). Also, a higher abundance of juveniles compared to adults with a wide range of individual lengths was recorded after works and reconnection until the end of our survey period at WS, indicating an effective recruitment and a potential growth stage. Suggesting an uninterrupted functional habitat for those (FW) species that still complete their life cycle in the station. Thus, only those left (FW) opportunistic species were able to take advantage of changing environment due to their short-time generation. Winemiller (2005) considered short-time generation as a colonization strategy that should maximize their fitness over other species with a longer generation time and later maturation, and thus enable them to occupy the entire carrying capacity of the station.

In our study, 5 out of the 19 species recorded were (AU) (i.e., the Prussian carp, the eastern mosquitofish, the pumpkinseed, the pike-perch, and the common carp). Among this species the pumpkinseed, the pike-perch and the common carp are also classified as invasive at national levels. The mosquitofish started establishing and thriving after reconnection. The challenging environmental

conditions observed in late-summer (increased salinity, low water levels in ES), i.e., after several reconnections to marine-waters, induced a reversal in the dominance of (ALL) over (AU) fish, which persisted until the end of our study period. Suggesting that, on short temporal window, restoration programs of freshwater marsh could promote (ALL) and invasive fish species, while they often target non-native species regulation or native species conservation (Silver et al. 2017; Romanach et al. 2019).

This abundance increase of (ALL) species consequently to restoration of coastal wetlands has already been recorded in other studies (Grimaldo et al. 2012; Silver et al. 2017; Whiterod et al. 2021; Williamshen et al. 2021). In a similar environment in Australia, i.e., in a freshwater marsh with shallow waters and higher water temperatures (Whiterod et al. 2021), the authors attributed the (ALL) increase to the persistence of shallow waters, creating highly constrained habitat only suitable for highly resilient species such as the eastern mosquitofish, which is considered as a noxious and invasive species (Gomon et al. 2008). This same species was introduced widely in France in the 1930s' to regulate mosquito populations. Although it is not considered invasive in French metropolitan territories (INPN, 2023), it is considered invasive at the European scale (European Union IAS list ; European Union (2014)) and is a real concern in many studies (Romañach et al. 2019; Cruz et al. 2020; Whiterod et al. 2021). This species may be better able to cope with the perturbations associated with restoration works than the other species (Macdonald et al. 2012), and may still be able to use these habitats as essential ones (Kraufvelin et al. 2018). Thus, our study shows that (ALL) species can benefit from restoration and even dominate the fish assemblage (Grimaldo et al. 2012; Williamshen et al. 2021), at least on the short term (Whiterod et al. 2021).

Nevertheless, the total abundance of (AU) fish, regardless of the life cycle trait, increased after restoration due to the arrival of new species (D and EM), following reconnection to marine-waters. This raises the question of possible interactions or competition between restoration fostered (ALL) and the newly arrived (AU) species. Precisely, an understanding of the trophic use of the restored habitats by these species is needed to inform on their respective dynamics use and potential impacts on the ecosystem (Copp et al. 2017).

Conversely, the (D) species responded differently to works and reconnection than (FW) species. Their abundance initially decreased after works, but reconnection largely promoted this guild. As suggested by Whiterod et al. 2021, the disturbances associated with the closure of the artificial outlet during work could have negatively affected the pre-established contingent, probably causing emigration before closure and mortality afterwards. It may also have prevented the recruitment and arrival of individuals (Sheaves et al. 2015). Thus, the closure and works have temporarily affected the habitat

function for this guild too. However, the abundance of (D) species increased rapidly thereafter, probably mainly due to both the restoration of access and its improvement with the new sea connection (Whiterod et al. 2021). This illustrates how improved connectivity in marsh complexes can rapidly influence population and communities' dynamics by facilitating species dispersal (Verheijen, Varner, et Haukos 2018; Whiterod et al. 2021). Furthermore, this rapid immigration was also massive in the summer of 2021, especially in WS, with a drastic increase of the abundance of three-spined stickleback juveniles. As a result, the (D) guild was favored over the previously dominant (FW) guild. As the post-restoration habitat was modulated by a seasonal marine water supply, the former freshwater habitat equilibrium and niches (Lechêne, Boët, et al. 2018) was altered. As a result, the (D) guild was favored over the previously dominant (FW) guild, while (D) species can tolerate well temperature and salinity fluctuations and occasional low depth (Silver et al. 2017), and find suitability in a strongly modified and reconnected habitat.

Among those (D) species, the European eel is a major component of coastal marshes ecosystems (Laffaille et al. 2004) and is recognized as an umbrella species highly dependent on the ecological continuity from land to sea (Feunteun 2002). Anguillid eels can also durably settle in coastal marshes habitats for food or refuge purposes before or during the migration of reproduction (Tsukamoto, Aoyama, et Miller 2009; Lechêne, Boët, et al. 2018). In this study, this species, which was recorded before the restoration program, was still observed afterwards. It even became more abundant after reconnection with the highest abundances recorded in spring-summer. Thus, reconnection may have enabled eels from marine-waters to colonize the station in spring, as supported by preliminary results on carbon and nitrogen stable isotopes signatures (Kohler et al., in prep). Also, eel abundances decreased from September onwards. This can be explained by the eels entering to dormancy in response to the decreasing photoperiod and marsh temperature (Rohtla et al. 2022), thereby reducing their catchability (Lazzari, Sherman, et Kanwit 2003). The reconnection also appears to allow eels to escape the marsh in autumn, during the spawning migration of silvering eels (van Ginneken et Maes 2005). In view of these observations, the reconnection appears to enhance the marsh functionality for this species.

In addition to eels, two anadromous species newly colonized the habitat after reconnection. Documented as abundant coastal species (Lechêne 2017), the three-spined stickleback and the mullet were, like eels, mostly recorded in spring-summer, and then represented by only a few individuals in fall. This indicates a seasonal use of the habitat (Lazzari, Sherman, et Kanwit 2003). The three-spined stickleback was observed only in juvenile stages of one size class (20 to 30 mm total length, G0 young of the year), suggesting schools of individuals searching for nurseries, i.e., large water bodies where

they can feed, grow and find shelter during the summer (Freyhof et Kottelat 2007). A longer-term study would be needed to investigate their use of the marsh as a spawning habitat (Arai et al. 2020), as no mature adults were recorded in this first year after restoration.

Concerning mullets, three juvenile's size classes (G0, young of the year, G1, 1 year old and G2, two years old; Lebreton et al. 2011) were sporadically recorded after reconnection. This observation could indicate a more occasional use of the habitat, consistent with their opportunistic ecology, being able to feed on a wide variety of food items (Bakhshalizadeh et al. 2022). As G0 juveniles shift their diet from zooplankton to limno-benthophagous at G1, their main arrival in the marsh one month after reconnection, may indicate an attraction to marsh food resources (Lebreton et al. 2011). Few G2 were observed in the marsh as they prefer intertidal mudflats with higher biofilm densities (Stamp et al. 2023).

Finally, the (EM) guild was the latest observed in the marsh after the reconnection, with the first time recorded, sand smelt and common goby. Both species were present in few individuals, appearing lately (i.e. in late-summer) comparing to the other migratory species, and still recorded at the end of the survey in December. Sand smelt were only recorded in the juvenile stage during their vagrant schooling phase. Conversely, the estuarine resident common goby individuals were all adults that likely moved upstream as the salinity front shifted, expanding their distribution.

These two species are known to inhabit coastal habitats such as salt marshes, estuaries and even brackish water (Pihl et al. 2002; Nicolas et al. 2010; B. C. Green et al. 2012; Lechêne, Boët, et al. 2018), and may seek benefits from the reconnection of Tasdon marsh. This newly accessible habitat could indeed provide an opportunity to find food resources and shelter (Pihl et al. 2002).

However, because there is no marine water intrusion during the wet season at WS, the lack of salinity stability may hinder the use of the marsh by these species, particularly the common goby which may seek new settlement areas to complete its life cycle. In addition, the intermittent connection to marine-waters and its interruption during the wet season (i.e., when the flap nozzle to the sea is closed) could trap individuals in the station to death as the abiotic parameters shift back toward a freshwater habitat.

Conclusions

This study highlights the short-term responses of fish assemblages to the habitat restructuring and marine reconnection. Restoration had induced habitat changes that altered the composition and the stability of fish assemblages. While taxonomic diversity was maintained, the functional diversity approach allowed changes in fish community trajectories to be assessed. This demonstrated that considering both functional and taxonomic diversity as complementary is mandatory to assess the changes in fish community trajectories and provide a more comprehensive profile of fish assemblage dynamics over time. Restoration had promoted resident (ALL) species that dominated the (FW) fish assemblage after works and reconnection. It also supported access to new (D) and saltwater (AU) species, but with questionable benefits regarding the intermittent connectivity to marine-waters. In fact, the intermittent connectivity prevents the free movement and/or settlement of (D) and (EM) species, especially during wet season. However, long term monitoring must be maintained during the following years post-restoration to assess the new ecological trajectory of the marsh. This restoration program was designed to promote shorebird habitat functions, especially through water level management. It was not designed for fish, whose benefits were not initially anticipated and are disputable. This study provides insight into the management objectives for the ecological functions of the habitats being considered for restoration.

Acknowledgments

The authors would like to thank Vanessa Becquet, Lauriane Bergeon, Armelle Combaud, Thibault Coulombier, Gabriel Devique, Thierry Guyot, Valérie Huet, Jérôme Jourde, Nicolas Lachaussée, Pascaline Ory, Anaïs Perdrau, Philippe Pineau, Gauthier Poirier and all the people that help during field sessions. Thanks to Johan Klein fishing guard from the Gardon Rochelais (AAPPMA), to ensure the site access and for the help.

Funding

The PhD grant was supported by La Rochelle Université and by the Communauté d'Agglomération de La Rochelle. The study was funded by the Agence Nationale de la Recherche, PAMPAS (ANR-18-CE32-0006).

References

- Arai T, Ueno D, Kitamura T, Goto A (2020) Habitat preference and diverse migration in threespine sticklebacks, *Gasterosteus aculeatus* and *G. nipponicus*. *Scientific Reports* 10:1–15
- Bakhshalizadeh S, Abbasi K, Rostamzadeh Liafuie A, et al (2022) Morphometric Analyses of Phenotypic Plasticity in Habitat Use in Two Caspian Sea Mulletts. *Journal of Marine Science and Engineering* 10:1398
- Balon EK (1975) Reproductive guilds of fishes: a proposal and definition. *Journal of the Fisheries Board of Canada* 32:821–864
- Baselga A (2010) Partitioning the turnover and nestedness components of beta diversity. *Global ecology and biogeography* 19:134–143
- Baselga A, Orme CDL (2012) betapart: an R package for the study of beta diversity. *Methods in ecology and evolution* 3:808–812
- Batzer DP, Sharitz RR (2014) *Ecology of freshwater and estuarine wetlands*. Univ of California Press
- Copp GH (1997) Importance of marinas and off-channel water bodies as refuges for young fishes in a regulated lowland river. *Regulated Rivers: Research & Management: An International Journal Devoted to River Research and Management* 13:303–307
- Copp GH, Britton JR, Guo Z, et al (2017) Trophic consequences of non-native pumpkinseed *Lepomis gibbosus* for native pond fishes. *Biological Invasions* 19:25–41
- Costanza R, d'Arge R, De Groot R, et al (1997) The value of the world's ecosystem services and natural capital. *nature* 387:253–260
- Courtenay Jr WR, Meffe GK (1989) Small fishes in strange places: a review of introduced poeciliids. *Ecology and evolution of livebearing fishes (Poeciliidae)* 319–331
- Cruz DO, Kingsford RT, Suthers IM, et al (2020) Connectivity but not recruitment: Response of the fish community to a large-scale flood on a heavily regulated floodplain. *Ecohydrology* 13:e2194. <https://doi.org/10.1002/eco.2194>
- Davidson NC (2014) How much wetland has the world lost? Long-term and recent trends in global wetland area. *Marine and Freshwater Research* 65:934–941
- Davidson NC, Van Dam AA, Finlayson CM, McInnes RJ (2019) Worth of wetlands: revised global monetary values of coastal and inland wetland ecosystem services. *Marine and Freshwater Research* 70:1189–1194
- De Groot RS, Blijnaut J, Van Der Ploeg S, et al (2013) Benefits of investing in ecosystem restoration. *Conservation Biology* 27:1286–1293
- Elliott M, Dewailly F (1995) The structure and components of European estuarine fish assemblages. *Netherland Journal of Aquatic Ecology* 29:397–417
- European Union (2014) European Union (2014). Regulation (EU) No 1143/2014 of the European Parliament and of the Council of 22 October 2014 on the prevention and management of the introduction and spread of invasive alien species. *Official Journal of the European Union*, 57, 35
- Feunteun E (2002) Management and restoration of European eel population (*Anguilla anguilla*): an impossible bargain. *Ecological engineering* 18:575–591
- Freyhof J, Kottelat M (2007) *Handbook of European freshwater fishes*
- Froese R, Pauly D (2010) *FishBase*. Fisheries Centre, University of British Columbia Vancouver, BC
- Gomon MF, Bray DJ, Kuitert RH *Fishes of Australia's Southern Coast*, New Holland Publishers, 2008
- Green BC, Smith DJ, Grey J, Underwood GJ (2012) High site fidelity and low site connectivity in temperate salt marsh fish populations: a stable isotope approach. *Oecologia* 168:245–255
- Grimaldo L, Miller RE, Peregrin CM, Hymanson Z (2012) Fish assemblages in reference and restored tidal freshwater marshes of the San Francisco estuary. *San Francisco Estuary and Watershed Science* 10:. <https://doi.org/10.15447/sfew.2012v10iss1art2>
- Hampel H, Cattrijsse A, Vincx M (2003) Habitat value of a developing estuarine brackish marsh for fish and macrocrustaceans. *ICES Journal of Marine Science* 60:278–289

- Harrison-Day V, Prahalad V, Kirkpatrick JB, McHenry M (2020) A systematic review of methods used to study fish in saltmarsh flats. *Marine and Freshwater Research* 72:149–162
- Kassambara A (2020) Package 'rstatix.' R topics documented
- Keith P, Persat H, Feunteun É, Allardi J (2011) Les poissons d'eau douce de France. Biotope
- Kraufvelin P, Pekcan-Hekim Z, Bergström U, et al (2018) Essential coastal habitats for fish in the Baltic Sea. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 204:14–30. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2018.02.014>
- Laffaille P, Baisez A, Rigaud C, Feunteun E (2004) Habitat preferences of different European eel size classes in a reclaimed marsh: a contribution to species and ecosystem conservation. *Wetlands* 24:642–651
- Laughlin DC (2014) Applying trait-based models to achieve functional targets for theory-driven ecological restoration. *Ecology letters* 17:771–784
- Lazzari MA, Sherman S, Kanwit JK (2003) Nursery use of shallow habitats by epibenthic fishes in Maine nearshore waters. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 56:73–84
- Lebreton B, Richard P, Parlier EP, et al (2011) Trophic ecology of mullets during their spring migration in a European saltmarsh: a stable isotope study. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 91:502–510
- Lechêne A (2017) Trajectoire de restauration des marais intertidaux: réponse du necton à la dépollution dans l'estuaire de la Gironde. Université de Bordeaux, doctorat Sciences et environnements, spécialité ...
- Lechêne A, Boët P, Laffaille P, Lobry J (2018) Nekton communities of tidally restored marshes: A whole-estuary approach. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 207:368–382. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2017.08.038>
- Macdonald JI, Tonkin ZD, Ramsey DS, et al (2012) Do invasive eastern gambusia (*Gambusia holbrooki*) shape wetland fish assemblage structure in south-eastern Australia? *Marine and Freshwater Research* 63:659–671
- Mahoney RD, Beal JL, Lewis DM, Cook GS (2021) Quantifying the Response of an Estuarine Nekton Community to Coastal Wetland Habitat Restoration. *Sustainability* 13:13299
- Mitsch WJ, Bernal B, Nahlik AM, et al (2013) Wetlands, carbon, and climate change. *Landscape Ecology* 28:583–597
- MNHN & OFB [Ed]. 2003-2023 Inventaire national du patrimoine naturel (INPN), Site web : <https://inpn.mnhn.fr> Le Fiche de *Gambusia holbrooki* Girard [ex Agassiz], 1859. Le 27 juin 2023
- Moreno-Mateos D, Meli P, Vara-Rodríguez MI, Aronson J (2015) Ecosystem response to interventions: lessons from restored and created wetland ecosystems. *Journal of Applied Ecology* 52:1528–1537
- Myers GS (1965) *Gambusia*, the fish destroyer. *Tropical Fish Hobbyist* 13:31–32
- Newton A, Icely J, Cristina S, et al (2020) Anthropogenic, direct pressures on coastal wetlands. *Frontiers in Ecology and Evolution* 8:144
- Nicolas D, Lobry J, Le Pape O, Boët P (2010) Functional diversity in European estuaries: Relating the composition of fish assemblages to the abiotic environment. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 88:329–338
- Oksanen J, Blanchet FG, Kindt R, et al (2013) Package 'vegan.' Community ecology package, version 2:1–295
- Perillo G, Wolanski E, Cahoon DR, Hopkinson CS (2018) Coastal wetlands: an integrated ecosystem approach. Elsevier
- Perrow MR, Jowitt AJD, Leigh SAC, et al (1999) The stability of fish communities in shallow lakes undergoing restoration: expectations and experiences from the Norfolk Broads (UK). *Shallow Lakes' 98: Trophic Interactions in Shallow Freshwater and Brackish Waterbodies* 85–100
- Pihl L, Cattrijsse A, Codling I, et al (2002) Habitat use by fishes in estuaries and other brackish areas. *Fishes in estuaries* 10–53
- Potter IC, Tweedley JR, Elliott M, Whitfield AK (2015) The ways in which fish use estuaries: a refinement and expansion of the guild approach. *Fish and Fisheries* 16:230–239

- Riede K (2004) Global register of migratory species: from global to regional scales: final report of the R&D-Projekt 808 05 081. Federal Agency for Nature Conservation
- Rohtla M, Moland E, Skiftesvik AB, et al (2022) Overwintering behaviour of yellow-stage European eel (*Anguilla anguilla*) in a natural marine fjord system. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 276:108016
- Romañach SS, Beerens JM, Patton BA, et al (2019) Impacts of saltwater intrusion on wetland prey production and composition in a historically freshwater marsh. *Estuaries and Coasts* 42:1600–1611. <https://doi.org/10.1007/s12237-019-00572-8>
- Schlösser IJ (1991) Stream fish ecology: a landscape perspective. *BioScience* 41:704–712
- Sheaves M, Baker R, Nagelkerken I, Connolly RM (2015) True value of estuarine and coastal nurseries for fish: incorporating complexity and dynamics. *Estuaries and Coasts* 38:401–414
- Silver BP, Hudson JM, Lohr SC, Whitesel TA (2017) Short-term response of a coastal wetland fish assemblage to tidal regime restoration in Oregon. *Journal of Fish and Wildlife Management* 8:193–208
- Simenstad C, Reed D, Ford M (2006) When is restoration not?: Incorporating landscape-scale processes to restore self-sustaining ecosystems in coastal wetland restoration. *Ecological Engineering* 26:27–39
- Stamp T, West E, Colclough S, et al (2023) Suitability of compensatory saltmarsh habitat for feeding and diet of multiple estuarine fish species. *Fisheries Management and Ecology* 30:44–55
- Tsukamoto K, Aoyama J, Miller MJ (2009) Present status of the Japanese eel: resources and recent research. In: *Eels at the edge: American Fisheries Society, symposium*. American Fisheries Society Bethesda, MD, pp 21–35
- van Ginneken VJ, Maes GE (2005) The European eel (*Anguilla anguilla*, Linnaeus), its lifecycle, evolution and reproduction: a literature review. *Reviews in Fish Biology and Fisheries* 15:367–398
- Verheijen BH, Varner DM, Haukos DA (2018) Effects of large-scale wetland loss on network connectivity of the Rainwater Basin, Nebraska. *Landscape Ecology* 33:1939–1951
- Villéger S, Brosse S, Mouchet M, et al (2017) Functional ecology of fish: current approaches and future challenges. *Aquatic Sciences* 79:783–801
- Violle C, Navas M-L, Vile D, et al (2007) Let the concept of trait be functional! *Oikos* 116:882–892
- Wang J, Zhou Q, Wu W, et al (2019) Managed marshes can be good alternatives to natural marshes as breeding habitats for birds. *Ecological Engineering* 139:105584
- Whiterod NS, Brown L, Bachmann M, et al (2021) Long and lasting: spatial patterns and temporal trends in a fish community responding to landscape-scale hydrological restoration of a coastal freshwater wetland complex. *Landscape Ecology* 36:1511–1532
- Więski K, Guo H, Craft CB, Pennings SC (2010) Ecosystem functions of tidal fresh, brackish, and salt marshes on the Georgia coast. *Estuaries and Coasts* 33:161–169
- Williamshen BO, O’Rear TA, Riley MK, et al (2021) Tidal restoration of a managed wetland in California favors non-native fishes. *Restoration Ecology* 29:e13392. <https://doi.org/10.1111/rec.13392>
- Winemiller KO (2005) Life history strategies, population regulation, and implications for fisheries management. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 62:872–885
- Wu W, Zhou Y, Tian B (2017) Coastal wetlands facing climate change and anthropogenic activities: A remote sensing analysis and modelling application. *Ocean & Coastal Management* 138:1–10
- Wu Y, Zhang G, Rousseau AN (2020) Quantitative assessment on basin-scale hydrological services of wetlands. *Science China Earth Sciences* 63:279–291
- Zedler JB, Callaway JC, Sullivan G (2001) Declining Biodiversity: Why Species Matter and How Their Functions Might Be Restored in Californian Tidal Marshes: Biodiversity was declining before our eyes, but it took regional censuses to recognize the problem, long-term monitoring to identify the causes, and experimental plantings to show why the loss of species matters and which restoration strategies might reestablish species. *BioScience* 51:1005–1017
- Zeug SC, Winemiller KO (2008) Relationships between hydrology, spatial heterogeneity, and fish recruitment dynamics in a temperate floodplain river. *River Research and Applications* 24:90–102

Appendices

Supplementary materials table 1 East Station -Temporal variations of environmental parameters, before and after works (the end of works is indicated by the dotted line) and reconnection to marine waters (the first reconnection is indicated by the horizontal thick line). Mean \pm sd of air temperature ($^{\circ}\text{C}$), dissolved oxygen (mg. L^{-1}) and salinity (‰) measured at the three sampling points. Parameters were not measured in April after the first reconnection (grey shading)

Year	Month	Season	Air T $^{\circ}\text{C}$	Water T $^{\circ}\text{C}$	Dissolved oxygen mg. L $^{-1}$	Salinity ‰	Water depth m
2019	Sept.	Late summer	16.86 \pm 0.77	17.20 \pm 1.27	5.45 \pm 0.99	0.35 \pm 0.05	0.70 \pm 0.10
	Oct.	Autumn	15.31 \pm 1.05	16.78 \pm 1.06	5.99 \pm 0.57	0.33 \pm 0.15	0.71 \pm 0.14
2020	May	Spring	9.00 \pm 0.20	12.96 \pm 0.36	10.03 \pm 0.33	0.30 \pm 0.10	0.54 \pm 0.13
2021	07-08 April		10.66 \pm 1.15	12.26 \pm 1.11	10.60 \pm 1.26	0.20 \pm 0.10	0.35 \pm 0.11
	14-15 April	Spring					
	May		11.60 \pm 0.20	14.80 \pm 0.20	6.00 \pm 0.05	0.30 \pm 0.10	0.65 \pm 0.14
	June	Summer	17.00 \pm 0.20	18.50 \pm 0.49	9.31 \pm 1.44	1.86 \pm 0.31	0.80 \pm 0.10
	Sept.	Late summer	19.70 \pm 0.20	12.10 \pm 0.20	4.11 \pm 1.31	3.00 \pm 0.10	0.30 \pm 0.10
	Dec.	Winter	4.40 \pm 0.20	4.93 \pm 0.05	12.42 \pm 0.40	1.16 \pm 0.05	0.50 \pm 0.10

Supplementary materials table 2 West-Station - Temporal variations of environmental parameters, before and after works (the end of works is indicated by the dotted line) and reconnection to marine waters (the first reconnection is indicated by the horizontal thick line). Mean \pm sd of air temperature ($^{\circ}\text{C}$), dissolved oxygen (mg. L^{-1}) and salinity (‰) measured at the four sampling points (except in September 2021, with only 2 points). Parameters were not measured (grey shading) due to the partial dewatering and redesign of the stations before and during works

Year	Month	Season	Air T $^{\circ}\text{C}$	Water T $^{\circ}\text{C}$	Dissolved oxygen mg. L $^{-1}$	Salinity ‰	Water depth m
2019	Sept.	Late summer					
	Oct.	Autumn	16.35 \pm 1.47	16.77 \pm 0.69	4.80 \pm 0.48	0.15 \pm 0.09	0.36 \pm 0.04
2020	May	Spring					
2021	07-08 April		4.62 \pm 1.61	8.75 \pm 0.86	8.14 \pm 1.30	1.06 \pm 0.10	0.46 \pm 0.15
	14-15 April	Spring	3.50 \pm 0.53	9.36 \pm 2.35	9.96 \pm 1.23	2.73 \pm 2.60	0.52 \pm 0.29
	May		13.62 \pm 1.06	16.52 \pm 0.74	7.93 \pm 0.90	1.96 \pm 0.16	0.46 \pm 0.13
	June	Summer	16.82 \pm 1.47	20.65 \pm 1.16	6.23 \pm 1.75	1.67 \pm 0.15	0.51 \pm 0.18
	Sept.	Late summer	16.62 \pm 0.91	17.05 \pm 0.47	8.36 \pm 2.10	3.05 \pm 0.05	0.44 \pm 0.12
	Dec.	Winter	2.65 \pm 0.92	6.45 \pm 0.21	9.23 \pm 1.67	2.75 \pm 0.05	0.41 \pm 0.12

Supplementary materials table S3 Temporal variations of environmental parameters of West Station (WS), before and after works (the end of works is indicated by the dotted line) and reconnection to marine waters (the first reconnection is indicated by the solid line). Air temperature (°C), dissolved oxygen (mg. L⁻¹) and salinity (‰) measured at the four sampling points in WS

Years	Months	Season	Points	Air T°C	Water T°C	Dissolved oxygen mg. L ⁻¹	Salinity ‰	Water depth m
2019	October <u>before</u> works, reconnection	Late summer	01	16.00	16.40	5.23	0.30	0.36
			02	14.50	17.90	5.29	0.10	0.30
			03	17.50	16.50	4.53	0.10	0.40
			04	17.50	16.30	4.20	0.10	0.40
2021	07-08 April <u>after</u> works, <u>before</u> reconnection		01	7.10	10.20	10.05	0.95	0.70
			02	4.50	8.00	8.09	1.00	0.40
			03	3.80	8.00	7.84	1.20	0.45
			04	3.10	9.00	6.59	1.10	0.30
	14-15 April <u>after</u> works, reconnection	Spring	01	4.00	9.10	11.22	6.65	1.00
			02	4.00	8.90	10.87	1.40	0.38
			03	3.00	9.30	8.94	1.50	0.40
			04	3.00	7.20	8.84	1.40	0.30
	May <u>after</u> works, reconnection		01	13.90	17.00	7.88	2.00	0.65
			02	13.90	17.10	8.95	1.70	0.45
			03	12.00	15.60	6.95	2.05	0.40
			04	14.70	16.40	7.97	2.10	0.33
	June <u>after</u> works, reconnection	Summer	01	18.00	21.30	4.28	1.50	0.80
			02	18.30	22.00	5.64	1.70	0.35
			03	15.00	19.00	6.06	1.60	0.50
			04	16.00	20.30	8.95	1.90	0.40
September <u>after</u> works, reconnection	Late summer	01	16.62	16.50	6.88	3.00	0.65	
		02	18.00	16.70	9.85	3.00	0.40	
		03	16.00	17.50		3.10	0.36	
		04	16.00	17.50		3.10	0.35	
December <u>after</u> works, reconnection	Winter	01	3.70	6.60	11.96	2.70	0.60	
		02	3.30	6.20	8.86	2.80	0.40	
		03	1.80	6.50	7.80	2.80	0.35	
		04	1.80	6.50	8.32	2.70	0.30	

Supplementary materials table S4 Order, family, species and their associated literature references for guild affiliation regarding ontogeny, biogeographical origin and ecology traits. For the ontogeny, length at maturity in cm has been considered as a threshold for adult stage. *Allochthonous species (INPN 2023); **Allochthonous invasive species (INPN 2023)

Order	Family	Species	Ontogeny (Length maturity cm)	Source	Origin		Ecology	Source
					MNHN and OFB ed. 2003-2022	Autochthonous		
Anguilliformes	Anguillidae	<i>Anguilla anguilla</i>	55.00 cm	Cattrijse and Hampel, 2000	Autochthonous	Autochthonous	Diadromous (Catadromous) Freshwater	Nicolas et al. 2010, Elliot and Dewailly 1995, Potter et al. 2013, Riede 2004 Nicolas et al. 2010, Elliot and Dewailly 1995, Riede 2004
Cypriniformes	Cyprinidae	<i>Abramis brama</i>	19.60 cm	Volta et al.2013	Autochthonous	Autochthonous	Freshwater	Nicolas et al. 2010, Elliot and Dewailly 1995, Riede 2004
		<i>Alburnus alburnus</i> <i>Blicca bjoerkna</i>	9.90 cm 8.50 cm	Politou, 1993 Domagala et al.2013	Autochthonous Autochthonous	Autochthonous Autochthonous	Freshwater Freshwater	Nicolas et al. 2010, Elliot and Dewailly 1995, Riede 2004
Cyprinodontiformes	Poeciliidae	* <i>Carassius gibelio</i> ** <i>Cyprinus carpio</i>	10.30 cm 25.10 cm	Balik et al.2004 He and Stewart, 2001	Allochthonous Allochthonous*	Allochthonous Allochthonous*	Freshwater Freshwater	Elliot and Dewailly 1995, Riede 2004 Nicolas et al. 2010, Elliot and Dewailly 1995, Riede 2004
		Hybrid <i>R. rutilus</i> x <i>A. brama</i> <i>Rutilus rutilus</i>		Froese and Pauly, 2017 He and Stewart, 2001	Autochthonous Autochthonous	Autochthonous Autochthonous	Freshwater Freshwater	Cowx 1983 Elliot and Dewailly 1995, Potter et al. 2013, Riede 2004
		<i>Scardinius erythrophthalmus</i> <i>Tinca tinca</i> * <i>Gambusia holbrooki</i> <i>Esox lucius</i>	8.10 cm 25.00 cm 3.00 cm 38.80 cm	Froese and Pauly, 2017 Freyhof and Kottelat, 2007 Fernandez Delgado et al.1989 Froese and Pauly, 2017	Autochthonous Autochthonous Allochthonous Autochthonous	Autochthonous Autochthonous Allochthonous Autochthonous	Freshwater Freshwater Freshwater Freshwater	Elliot and Dewailly 1995, Riede 2004 Elliot and Dewailly 1995, Riede 2004 Elliot and Dewailly 1995, Riede 2004 Elliot and Dewailly 1995, Potter et al. 2013
Gasterosteiformes	Gasterosteidae	<i>Gasterosteus aculeatus aculeatus</i> <i>Chelon spp.</i>	5.50 cm 27.00 cm	Froese and Pauly, 2017 Rochard and Elie, 1994	Autochthonous Autochthonous	Autochthonous Autochthonous	Diadromous (Anadromous) Diadromous (Catadromous)	Riede 2004 Nicolas et al. 2010, Elliot and Dewailly 1995, Riede 2004
Perciformes	Atherinidae	<i>Atherina spp.</i>	4.50 cm	Froese and Pauly, 2017	Autochthonous	Autochthonous	Marine	Nicolas et al. 2010, Elliot and Dewailly 1995, Riede 2004
Mugiliformes	Centrarchidae Gobiidae	** <i>Lepomis gibbosus</i> <i>Pomatoschistus spp.</i>	60.00 cm 3.00 cm	Cucherrouset et al.2009 Bouchereau et al.1989	Allochthonous* Autochthonous	Allochthonous* Autochthonous	Freshwater Estuarine and Marine	Nicolas et al. 2010, Riede 2004 Nicolas et al. 2010, Elliot and Dewailly 1995, Potter et al. 2013
		<i>Perca fluviatilis</i> ** <i>Sander lucioperca</i>	16.50 cm 37.20 cm	Gillet et al. 1995 Froese and Pauly, 2017	Autochthonous Allochthonous*	Autochthonous Allochthonous*	Freshwater Freshwater	Nicolas et al. 2010, Elliot and Dewailly 1995 Nicolas et al. 2010, Riede 2004

Supplementary materials table S5 East Station – Statistics of temporal comparisons of taxonomic abundance (CPUE, ind.24h⁻¹.net⁻¹), biomass (BPUE, g.24h⁻¹.net⁻¹), richness (R), Shannon’s index (H) and evenness (E) per net. T-test was used for parametric data and Wilcoxon test was applied for non-parametric data. For the comparison 2020 and 2021, the 3 nets deployed, except for May 2021 (n=2). Significance values: $p \leq 0.001$ (***) ; $0.001 < p \leq 0.01$ (**); $0.01 < p \leq 0.05$ (*)

Season	Index	Statistic test	N Before	N After	Statistic	P value
<i>Spring</i>	CPUE	T test	May 2020 (n=3)	Apr 2021 (n=3)	0.91	0.43
	BPUE	T test	May 2020 (n=3)	Apr 2021 (n=3)	0.42	0.70
	R	T test	May 2020 (n=3)	Apr 2021 (n=3)	1.58	0.20
	H	T test	May 2020 (n=3)	Apr 2021 (n=3)	2.32	0.09
	E	T test	May 2020 (n=3)	Apr 2021 (n=3)	2.39	0.08
<i>Spring</i>	CPUE	T test	May 2020 (n=3)	May 2021 (n=2)	0.21	0.85
	BPUE	T test	May 2020 (n=3)	May 2021 (n=2)	-0.57	0.63
	R	T test	May 2020 (n=3)	May 2021 (n=2)	0.93	0.49
	H	T test	May 2020 (n=3)	May 2021 (n=2)	2.10	0.20
	E	T test	May 2020 (n=3)	May 2021 (n=2)	2.86	0.06
<i>Spring/ Summer</i>	CPUE	T test	May 2020 (n=3)	Jun 2021 (n=3)	3.84	0.01*
	BPUE	T test	May 2020 (n=3)	Jun 2021 (n=3)	-0.63	0.56
	R	T test	May 2020 (n=3)	Jun 2021 (n=3)	-6.50	0.006**
	H	T test	May 2020 (n=3)	Jun 2021 (n=3)	5.47	0.007**
	E	T test	May 2020 (n=3)	Jun 2021 (n=3)	2.29	0.12
<i>Spring/ Summer</i>	CPUE	T test	Apr 2021 (n=3)	Jun 2021 (n=3)	1.59	0.20
	BPUE	Wilcox test	Apr 2021 (n=3)	Jun 2021 (n=3)	4.00	1.00
	R	T test	Apr 2021 (n=3)	Jun 2021 (n=3)	2.83	0.07
	H	T test	Apr 2021 (n=3)	Jun 2021 (n=3)	2.84	0.24
	E	T test	Apr 2021 (n=3)	Jun 2021 (n=3)	-0.51	0.63

Supplementary materials table S6 - Temporal variations of the functional guilds CPUE (mean ind.24h⁻¹.net1 ± sd) at East and West stations before and after works (the ends of works are indicated by the dotted line) and reconnection to marine waters (the first reconnection is indicated by the heavy solid line). Mean ± sd of three nets (except on May 2021 with 2 nets and September 2021 with one net) in ES and of four and eight nets in WS for three life-history traits: ecological trait (diadromous, estuarine and marine, freshwater fish); ontogeny trait (adult and juvenile); biogeographical origin trait (allochthonous and autochthonous). Parameters were not measured before and during works in WS due to partial dewatering and redesign of the stations and after the first reconnection in ES (grey shading)

	Ecology			Ontogeny			Origin		
	Diadromous	Estuarine and marine	Freshwater	Adults	Juveniles	Autochthonous	Allochthonous		
Fast station	2019	9	0.94 ± 0.54	NO	6.70 ± 0.52	3.18 ± 0.61	4.47 ± 0.28	3.83 ± 0.05	3.81 ± 0.93
		10	0.65 ± 0.33	NO	1.64 ± 0.86	0.66 ± 0.33	1.64 ± 0.65	1.63 ± 0.65	0.65 ± 0.33
	2020	5	7.46 ± 2.35	NO	1.01 ± 0.59	2.06 ± 0.60	6.42 ± 2.76	8.48 ± 2.93	NO
		2021	4	1.24 ± 0.62	NO	15.23 ± 7.79	2.42 ± 1.50	14.05 ± 8.53	12.82 ± 8.07
	Fast station	4							
		5	0.49 ± 0.49	NO	10.81 ± 6.96	0.97 ± 0.01	10.33 ± 7.44	9.85 ± 7.93	1.46 ± 0.47
		6	3.52 ± 1.36	NO	20.22 ± 4.16	5.69 ± 2.49	17.22 ± 4.87	13.41 ± 5.44	10.34 ± 3.49
		9	1.64	8.21	24.62	3.28	31.19	24.62	9.85
		12	0.64 ± 0.32	5.09 ± 1.17	NO	2.55 ± 1.16	3.18 ± 0.84	5.73 ± 1.48	NO
		2019	9						
	West station	10	2.48 ± 1.64	NO	21.90 ± 8.19	8.24 ± 2.18	16.13 ± 8.32	19.86 ± 9.85	4.51 ± 1.35
		2020	5						
2021		4	1.42 ± 0.43	NO	6.02 ± 1.65	3.86 ± 1.48	3.59 ± 0.64	1.66 ± 0.31	5.78 ± 1.77
4		4.58 ± 1.70	NO	9.14 ± 2.23	4.78 ± 1.57	8.93 ± 2.62	8.77 ± 3.14	4.95 ± 1.59	
5		116.50 ± 38.00	NO	16.64 ± 2.94	6.31 ± 0.69	124.42 ± 39.68	122.62 ± 40.64	10.52 ± 2.76	
6	349.33 ± 79.37	5.98 ± 3.21	260.33 ± 65.37	15.57 ± 2.45	519.34 ± 53.08	477.56 ± 60.31	132.10 ± 30.11		
9	33.74 ± 7.07	2.40 ± 1.70	133.53 ± 34.38	18.60 ± 2.32	77.84 ± 10.67	41.27 ± 7.73	131.98 ± 34.47		
12	5.66 ± 1.74	NO	21.07 ± 5.10	4.33 ± 0.93	24.58 ± 3.81	16.51 ± 2.21	12.57 ± 3.05		

Supplementary materials table S7 West-Station – Statistics of temporal comparisons of taxonomic abundance (CPUE, ind.24h⁻¹.net⁻¹), biomass (BPUE, g.24h⁻¹.net⁻¹), richness(R), Shannon’s index (H) and evenness (E) per net. T-test was used for parametric data and Wilcoxon test was applied for non-parametric data. For the comparison 2019 and 2021, the 8 nets deployed in 2021 were averaged by pair (n = 4 pairs). Significance values: p ≤ 0.001 (***); 0.001 < p ≤ 0.01 (**); 0.01 < p ≤ 0.05 (*)

Season	index	Statistic test paired	N Before	N After	Statistic	P value
<i>Early Autumn/</i>	CPUE	Wilcox test	Oct 2019 (n=4)	Sep 2021 (n=4)	9.00	0.25
	BPUE	Wilcox test	Oct 2019 (n=4)	Sep 2021 (n=4)	1.00	0.62
<i>Late summer</i>	R	T test	Oct 2019 (n=4)	Sep 2021 (n=4)	2.93	0.06
	H	T test	Oct 2019 (n=4)	Sep 2021 (n=4)	-0.36	0.83
	E	T test	Oct 2019 (n=4)	Sep 2021 (n=4)	-1.01	0.38
<i>Spring</i>	CPUE	T test	Apr before 2021 (n=8)	Apr After 2021 (n=8)	1.32	0.23
	BPUE	Wilcox test	Apr before 2021 (n=8)	Apr After 2021 (n=8)	25.00	0.38
	R	T test	Apr before 2021 (n=8)	Apr After 2021 (n=8)	1.05	0.32
	H	Wilcox test	Apr before 2021 (n=8)	Apr After 2021 (n=8)	26.00	0.31
	E	Wilcox test	Apr before 2021 (n=8)	Apr After 2021 (n=8)	21.00	0.74
<i>Spring</i>	CPUE	Wilcox test	Apr before 2021 (n=8)	May 2021 (n=8)	36.00	0.007**
	BPUE	Wilcox test	Apr before 2021 (n=8)	May 2021 (n=8)	36.00	0.007**
	R	T test	Apr before 2021 (n=8)	May 2021 (n=8)	4.78	0.002**
	H	T test	Apr before 2021 (n=8)	May 2021 (n=8)	2.42	0.046*
	E	Wilcox test	Apr before 2021 (n=8)	May 2021 (n=8)	24.00	0.46
<i>Spring /Summer</i>	CPUE	Wilcox test	Apr before 2021 (n=8)	Jun 2021 (n=8)	36.00	0.007**
	BPUE	Wilcox test	Apr before 2021 (n=8)	Jun 2021 (n=8)	36.00	0.007**
	R	T test	Apr before 2021 (n=8)	Jun 2021 (n=8)	7.34	0.0001***
	H	T test	Apr before 2021 (n=8)	Jun 2021 (n=8)	4.70	0.002**
	E	T test	Apr before 2021 (n=8)	Jun 2021 (n=8)	34.00	0.87

Dans le but d'enrichir la réflexion sur les effets de l'aménagement hydraulique et de la reconnexion sur les communautés de poissons et les changements de fonctionnalité de l'habitat, il est nécessaire d'appréhender les changements de la fonctionnalité trophique du marais, grâce à l'approche des réseaux trophiques. Cette approche est complémentaire à l'étude des communautés et permet de caractériser les changements d'interactions entre différents compartiments et nous renseigne aussi, au niveau spécifique, sur les préférences de zones d'alimentation des différentes espèces (Persic, Roche, et Ramade 2004; Llewellyn et La Peyre 2011; Loch, Walters, et Cook 2020).

3. Effets des travaux et de la reconnexion aux eaux côtières sur la fonctionnalité trophique du marais de Tasdon

Les travaux et la reconnexion aux eaux côtières ont révélé des changements au sein de la communauté de poissons (Chapitre 2, partie 1). Dans le but d'approfondir les effets des travaux d'aménagement hydraulique et de la reconnexion sur la fonctionnalité du marais, dans cette partie, le potentiel changement de rôle trophique du marais, c'est-à-dire la capacité de soutien des interactions alimentaires et la disponibilité de ressources au sein de l'écosystème, a été éprouver. Le but était de tester l'impact des modifications de la gestion et de la reconnexion à la mer sur le réseau trophique du marais. Les réseaux trophiques de la station WS ont été comparés avant et après restauration (travaux et reconnexion) en utilisant les isotopes stables de carbone $\delta^{13}\text{C}$ et d'azote $\delta^{15}\text{N}$. Cette étude s'appuie sur le travail réalisé par Jeanne Latreille de Lavarde dans le cadre de son stage M1, intitulé « Impact des travaux et de reconnexion à la mer sur la structure des réseaux trophiques aquatiques du marais de Tasdon » que j'ai co-encadrée en 2022.

3.1. Introduction

Les projets de restauration tendent à se concentrer sur certaines espèces pour un taxon¹¹ précis (e.g. plantes, oiseaux, Loch et al. 2020) sans pouvoir tenir compte de tous les enjeux ou de l'ensemble des compartiments biologiques, ce qui représente un défi de taille d'un point de vue logistique et financier (Loch, Walters, et Cook 2020). Dans le cadre de la restauration, coupler l'analyse de la réponse des réseaux à celle des communautés permet de connaître les effets de la restauration de façon plus intégrée en considérant plusieurs taxons de l'écosystème (Falk, Palmer, et Zedler 2013; Loch, Walters, et Cook 2020). L'étude des réseaux trophiques se fait généralement par l'analyse en isotopes stables (carbone $\delta^{13}\text{C}$ et azote $\delta^{15}\text{N}$), qui permet de mettre en évidence les habitudes et les zones d'alimentation des différentes espèces, ce qui renseigne sur la fidélité au site sur des échelles de temps plus longues (Llewellyn et La Peyre 2011; B. C. Green et al. 2012). Des études ont montré que les habitats restaurés présentaient des améliorations du transfert trophique en fournissant davantage de ressources, et en permettant une amélioration de la fonction refuge (Palmer, Culley, et Claridge 1979; Loch, Walters, et Cook 2020). Cette approche permet de savoir comment les ressources sont intégrées au sein des réseaux et mettent en évidence les interactions entre espèces. Néanmoins, plusieurs questions se posent quant aux bénéfices de la restauration sur les taxons qui n'étaient pas directement visés par le programme de restauration. Dans le cas de ce travail, la restauration avait pour but de promouvoir la fonctionnalité de l'habitat pour les oiseaux de rivage, se nourrissant et nichant à cet endroit. Étudier l'effet de la restauration sur les réseaux trophiques permettra d'analyser la

¹¹ Taxon : Unité quelconque de la classification faunistique et floristique (famille, genre, espèce, etc.)(INPN 2023a)

fonctionnalité trophique de cet habitat pour les espèces d'eau douce résidentes et les espèces migratrices.

L'objectif de cette étude était d'analyser l'effet des travaux et de la reconnexion sur le fonctionnement des réseaux trophiques aquatiques du marais de Tasdon. Pour cela, les signatures isotopiques du carbone et de l'azote dans différents compartiments biotiques ont été utilisées pour déterminer les sources et les flux de matière organique. Il s'agit de décrire la structure du réseau trophique et d'identifier les modifications des interactions trophiques en son sein en réponse aux modifications du fonctionnement du milieu (Carlier et al. 2008; Escalas et al. 2015; McMahon et al. 2021).

3.2. Matériels et méthodes

Les réseaux trophiques aquatiques de Tasdon ont été analysés en comparant les réseaux avant (printemps et automne en 2019) et après les travaux et reconnexion aux eaux côtières (printemps et automne 2021). L'étude des réseaux trophiques permet de mettre en évidence les interactions alimentaires entre espèces d'un écosystème (voir Chapitre1). Afin d'analyser les réseaux trophiques, les isotopes stables sont utilisés comme des traceurs écologiques (bio)chimiques mesurés dans les tissus biologiques des organismes (e.g. muscle). Les valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ des consommateurs sont utilisées comme traceurs de la zone d'alimentation et/ou habitat préférentiel des consommateurs, puisque leur composition isotopique se rapproche de celle des producteurs primaires du réseau trophique auquel ils appartiennent (France 1995; Hobson 1999). Les valeurs de $\delta^{15}\text{N}$ indiquent la position trophique des organismes dans leur réseau trophique et permettent le calcul du niveau trophique des espèces (Hobson 1999; Le Loc'h, Hily, et Grall 2008). Chaque organisme a sa propre signature isotopique de $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$. Lorsqu'un consommateur (c'est-à-dire un prédateur) se nourrit d'une source (c'est-à-dire d'une proie), il va intégrer les signatures isotopiques de cette source. On parle alors de facteur d'enrichissement trophique. Dans la littérature, l'enrichissement du ^{13}C est en général de 1‰, tandis que celui du ^{15}N est de 3,4 ‰ (Post 2002).

Dans notre étude, cette analyse concerne les transferts de carbone $\delta^{13}\text{C}$ ($^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$) et d'azote $\delta^{15}\text{N}$ ($^{14}\text{N}/^{15}\text{N}$) au sein des compartiments biotiques de l'habitat qui sont les algues et les plantes aquatiques, la matière organique particulaire (POM), le zooplancton, la macrofaune benthique (0,5 à 10 mm), les crustacés et l'ichtyofaune (Tableau 2.2).

Tableau 2.2. Synthèse des données de poids et de taille par taxons échantillonnées. La moyenne \pm SD a été calculée en regroupant les réplicats (n) et les pools d'individus (p.) par année (2019 et 2021) et saison (printemps et automne). La matière organique particulière (POM) comprend la matière biotique et abiotique non minérale.

Saison et année	Espèces et type d'échantillon	n	Poids (g)		Taille (mm)	
			Moyenne \pm SD (min-max)	Moyenne \pm SD (min-max)		
Printemps 2019	<i>Anguilla anguilla</i>	10	170,58 \pm 89,86 (102,00-517,50)	435,1 \pm 59,16 (336-645)		
	<i>Lepomis gibbosus</i>	5	8,98 \pm 4,41 (7,55-10,01)	75,6 \pm 2,57 (73-78)		
	POM	3				
Automne 2019	<i>Anguilla anguilla</i>	10	243,22 \pm 185,16 (11,00-694,50)	443,8 \pm 117,43 (336-645)		
	<i>Gambusia holbrooki</i>	5	0,16 \pm 0,08 (0,08-0,23)	22,4 \pm 3,23 (20-26)		
	<i>Lepomis gibbosus</i>	5	12,25 \pm 6,84 (5,08-18,40)	86,00 \pm 17,53 (63-98)		
	<i>Procambarus clarkii</i>	4	2,29 \pm 5,14 (0,44-7,12)	20,25 \pm 15,39 (13-34)		
	<i>Palaemonetes varians</i>	5	0,35 \pm 0,08 (0,24-0,41)			
	<i>Thermocyclops oithonoïdes</i>	1 p.				
Printemps 2021	POM	3				
	<i>Anguilla anguilla</i>	10	152,49 \pm 102,43 (43,50-539,00)	369,10 \pm 69,63 (160-489)		
	<i>Chelon spp.</i>	9	4,62 \pm 3,29 (0,99-12,82)	71,77 \pm 19,41 (41-111)		
	<i>Gambusia holbrooki</i>	5	0,39 \pm 0,12 (0,30-0,54)	25,80 \pm 1,03 (25-27)		
	<i>Gasterosteus aculeatus aculeatus</i>	5	0,23 \pm 0,05 (0,18-0,29)	30,00 \pm 0,87 (29-31)		
	<i>Lepomis gibbosus</i>	5	15,53 \pm 4,19 (10,64-18,76)	87,40 \pm 8,17 (78-95)		
	<i>Procambarus clarkii</i>	5	7,55 \pm 14,25 (1,46-28,01)	31,40 \pm 18,98 (21-58)		
	<i>Palaemonetes varians</i>	5	0,83 \pm 0,53 (0,31-1,39)			
	<i>Chironomidae chironomines</i>	5 p.				
	<i>Melitidae spp.</i>	5 p.				
	<i>Notonectidae spp.</i>	5 p.				
	<i>Oligochaeta spp.</i>	1 p.				
	<i>Physidae spp.</i>	5 p.				
	<i>Tanypodinae spp.</i>	1 p.				
	<i>Daphnia magna</i>	1 p.				
	<i>Ostracoda spp.</i>	1 p.				
	<i>Scapholeberis mucronata</i>	1 p.				
<i>Thermacyclops oithonoïdes</i>	1 p.					
<i>Zygnemataceae</i>	5 p.					
Débris végétaux	5 p.					
POM	3					
Automne 2021	<i>Anguilla anguilla</i>	10	151,92 \pm 76,17 (53,70-358,20)	433,80 \pm 82,94 (311-689)		
	<i>Chelon spp.</i>	4	119,52 \pm 56,96 (71,80-148,50)	215,00 \pm 41,75 (177-233)		
	<i>Gambusia holbrooki</i>	5	0,60 \pm 0,34 (0,27-0,92)	31,00 \pm 5,89 (25-36)		
	<i>Gasterosteus aculeatus aculeatus</i>	5	0,18 \pm 0,07 (0,11-0,24)	29,40 \pm 2,99 (26-32)		
	<i>Lepomis gibbosus</i>	5	2,30 \pm 0,34 (1,99-2,58)	48,75 \pm 2,75 (46-51)		
	<i>Procambarus clarkii</i>	14	21,62 \pm 8,58 (3,80-58,20)	44,50 \pm 5,44 (28-65)		
	<i>Palaemonetes varians</i>	5	0,53 \pm 0,23 (0,28-0,76)			
	<i>Chironomidae chironomines</i>	5 p.				
	<i>Polypogon spp.</i>	5 p.				
	<i>Ruppia spp.</i>	5 p.				
Débris végétaux	5 p.					

3.2.1. Protocole d'échantillonnage et traitement des échantillons

Les échantillonnages ont été réalisés en automne et au printemps des années 2019 (en octobre et mai, avant restauration) et 2021 (en fin septembre et mai, après travaux d'aménagement et reconnexion à la mer), à l'exception de la macrofaune benthique et des végétaux aquatiques qui n'ont été échantillonnés qu'en 2021. Afin de tenir compte des temps d'assimilation des isotopes stables entre les différents niveaux trophiques (de quelques semaines à un mois ; Buchheister and Latour 2010; Busst et al. 2018), les campagnes de collecte des niveaux trophiques inférieurs (matière organique particulaire (POM), zooplancton, macrofaune benthique, végétaux aquatiques et terrestres, sédiments) ont été organisées en amont des collectes des poissons, qui en sont les consommateurs.

L'échantillonnage des compartiments de producteurs primaires s'est déroulé de la façon suivante : La POM (matière organique particulaire) présente dans l'eau du site a été prélevée puis filtrée en laboratoire sur un filtre GF/F (de 0,7 μ m). Les végétaux (plantes et algues) ont été ramassés le long des berges et dans les bassins. Pour l'échantillonnage des compartiments consommateurs, le zooplancton a été prélevé par trait de filet à plancton (maille de 200 μ m) sur plusieurs dizaines de mètres, et le contenu du collecteur a été récupéré dans un flacon pour l'analyse isotopique. La macrofaune benthique a été prélevée à chaque point de la station, avec une Benne Van Veen puis a été tamisée dans le but de séparer les différents organismes (colonne de tamis : 10, 5, 2, 1, 0,5 mm de mailles). L'ichtyofaune et les crustacés ont été échantillonnés par pêche passive de 24h avec des verveux doubles (4 mm de maille). Les individus ont été identifiés et triés par espèce puis mesurés (mm) et pesés (g). Tous les échantillons à l'exception de la POM ont ensuite été conservés à -20°C pour des analyses ultérieures en laboratoire.

3.2.2. Traitement des échantillons compartiments biologiques

Au laboratoire, l'ichtyofaune a été identifié jusqu'à l'espèce lorsque cela était possible, avant de réaliser les mesures individuelles puis les dissections. Un échantillon de muscle a été prélevé pour les analyses isotopiques. Après des tests préliminaires, certains échantillons ont dû subir une décarbonatation et/ou une délipidation, pour éviter une surestimation du carbone associé aux structures squelettiques ou aux réserves lipidiques respectivement (Post 2002). Pour ceci, les échantillons concernant les petites espèces (e.g., gambusie et épinouche) avec une forte teneur d'arêtes ont été décarbonatés à l'acide chlorhydrique (0,1 mol). Et les échantillons gras (e.g., anguilles) ont été délipidés à froid avec du cyclohexane (4 ml).

- La macrofaune benthique a été identifiée à l'espèce ou au rang taxonomique le plus proche (e.g., Physidae et les amphipodes). Les échantillons ont été regroupés par pools de même espèce pour avoir assez de matière à analyser.
- Les végétaux ont été identifiés jusqu'à l'espèce et des réplicats ont été réalisés, pour prendre en compte la variabilité individuelle. Les échantillons de sédiments ont été décarbonatés à l'acide chlorhydrique (0,1 mol).
- Pour le métazooplancton (entre 0,2 et 2 mm), les individus ont été triés et identifiés jusqu'à l'espèce (Amoros 1984; Dussart, Defaye, et Dumont 1995).
- Enfin, pour les échantillons de POM, 3 poinçons ont été réalisés sur chaque filtre. Les échantillons ont été déshydratés grâce à la lyophilisation. Ensuite, à l'exception des filtres de POM et du zooplancton, les échantillons ont été broyés au broyeur à billes.

Après la collecte et le traitement (délipidation et décarbonatation), les échantillons de tous les compartiments obtenus ont été lyophilisés à froid, réduits en poudre et encapsulés. Les analyses ont été réalisées par spectrométrie de masse de rapport isotopique (IRMS) Delta V Plus (Thermo Scientific, Brême, Allemagne) couplé à un analyseur élémentaire Flash EA 1112 (Thermo Scientific, Milan, Italie). La composition isotopique (ratio des isotopes) a été exprimée en notation δ , et compare le ratio de l'échantillon à celui du standard de référence exprimé en parties par millier (‰) selon l'équation suivante :

$$X(\text{‰}) = [(R_{\text{échantillon}}/R_{\text{standard}}) - 1] \times 1000$$

Où X est le ^{13}C ou le ^{15}N et R le rapport correspondant $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ ou $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$. Les valeurs de l'étalon R étaient basées sur le standard de Vienna Pee Dee Belemnite (PDB) pour le ^{13}C et sur le N_2 atmosphérique pour le ^{15}N .

Le niveaux trophiques a été calculé à l'aide de l'équation de Post (2002):

$$\text{Position trophique (PT)} = \lambda + \frac{\delta^{15}\text{N}_{\text{consommateurs}} - \delta^{15}\text{N}_{\text{base}}}{\Delta_n}$$

Où λ est la position trophique de la source utilisée pour estimer $\delta^{15}\text{N}$ base, Δ_n est l'enrichissement en $\delta^{15}\text{N}$ par niveau trophique, et $\delta^{15}\text{N}_{\text{consommateur}}$ est la signature $\delta^{15}\text{N}$ de l'espèce. Les positions trophiques des différentes espèces et de la base du réseau trophique ont été calculées en appliquant la moyenne théorique du facteur d'enrichissement de 3,4‰ en azote (Post 2002). Les mesures répétées des étalons de laboratoire indiquent des erreurs de mesure de 0,2‰ pour les mesures carbone et 0,3 ‰ pour l'azote.

3.2.3. Traitement de données

Afin de décrire les données, les individus de chaque espèce ont été regroupés par année et saison pour le calcul des valeurs moyennes et écarts-types des signatures isotopiques du $\delta^{13}\text{C}$ et du $\delta^{15}\text{N}$. Ces moyennes et écart-types des signatures isotopiques du $\delta^{13}\text{C}$ et du $\delta^{15}\text{N}$ constituent la niche isotopique de chaque espèce (Newsome et al. 2007). Les résultats ont été analysés suivant deux saisons (printemps et automne) et deux années (2019, avant les travaux et reconnexion, puis 2021 au printemps, c'est-à-dire après travaux et 1 mois après la première reconnexion, et automne, c'est-à-dire 7 mois après de multiples reconnexions). Les changements de réseaux trophiques ont été testés grâce au test non-paramétrique de Kruskal Wallis en comparant les moyennes des signatures isotopiques selon les saisons et les années. Pour l'ensemble des tests, les variations ont été considérées comme significatives pour une valeur de p inférieure à 0,05. Les statistiques ont été réalisées avec le package `rstatix` (Kassambara 2020b) dans le logiciel R (RCoreTeam, 2022).

3.3. Principaux résultats

3.3.1. Effet des travaux et de la reconnexion aux eaux côtières sur le réseau trophique de Tasdon

Toutes années et saisons confondues, les signatures isotopiques se sont inscrites dans une gamme de valeurs comprises entre $-31,40\text{‰}$ et $-16,53\text{‰}$ pour le $\delta^{13}\text{C}$ et entre $4,93\text{‰}$ et $19,69\text{‰}$ pour le $\delta^{15}\text{N}$ (Fig. 3.3). En considérant la position trophique du prédateur apical, le réseau trophique de Tasdon a révélé un fort effet saisonnier, passant de $1,83 \pm 0,36$ niveaux au printemps 2019 à $3,11 \pm 0,25$ niveaux en automne 2019, en considérant la POM comme base du réseau et la perche soleil comme prédateur apical. Après la reconnexion, le réseau trophique a atteint $3,97 \pm 0,12$ niveaux trophiques au printemps 2021, séparant le sédiment comme base du réseau et de l'épinoche comme prédateur apical (voir Annexe 1.S1).

La reconnexion a modifié les réseaux trophiques en raison de l'arrivée de nouvelles espèces comme l'épinoche, qui présentait la position trophique la plus élevée au printemps 2021 (Fig. 2.3). De plus, les espèces allochtones d'eau douce, comme la gambusie, révèlent des niveaux trophiques plus élevés passant de $2,44 \pm 0,51$ en automne 2019 à $3,40 \pm 0,26$ au printemps 2021. De façon générale, les consommateurs secondaires présents en 2019 et 2021 semblent présenter des valeurs de niches isotopiques beaucoup plus larges qu'en 2019, tant en $\delta^{13}\text{C}$ qu'en $\delta^{15}\text{N}$ (Fig. 2.3; Annexe 1.S1).

Les niches isotopiques de certains consommateurs secondaires, comme l'anguille Européenne et la perche soleil, se chevauchent en automne 2019, ce qui pourrait indiquer des interactions de

compétition pour la ressource. Après les travaux et la reconnexion, au printemps 2021, l'anguille Européenne présentait de plus larges écarts-types, témoignant d'une niche isotopique plus large en comparaison au printemps 2019 (test de Kruskal-Wallis, $n=20$, $p=0,0006$; Fig. 2.3). De plus, la niche isotopique de la perche soleil se superposait à celle d'autres espèces allochtones comme la gambusie et l'écrevisse de Louisiane (*Procambarus clarkii*).

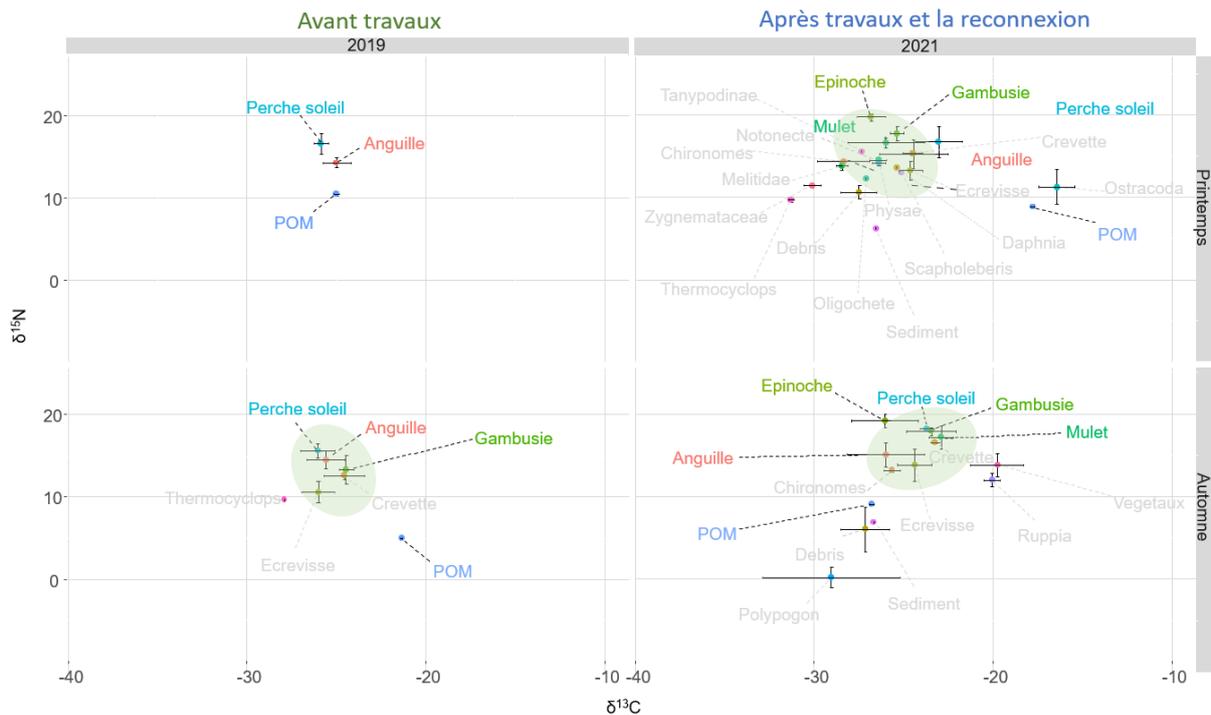


Figure 2.3. Projection des signatures isotopiques par espèce : moyenne et écart-type de $\delta^{13}\text{C}$ en abscisse et $\delta^{15}\text{N}$ en ordonnée. L'ellipse représente la guilda trophique des espèces présentes avant et après les travaux (en vert les consommateurs secondaires) avec un seuil alpha de 90%. La base des réseaux trophiques est représentée par la matière organique particulaire (POM, en bleu).

3.3.2. Effet des travaux et de la reconnexion aux eaux côtières sur les niches isotopiques des espèces diadromes

Dans cette partie, l'analyse des espèces diadromes est présentée séparément dans le but de comprendre spécifiquement leurs utilisations trophiques de cet habitat.

La niche isotopique de l'anguille européenne s'est révélée être saisonnièrement plus large en automne qu'au printemps 2019 et 2021. En automne, à la suite de l'aménagement hydraulique et de la reconnexion, les valeurs isotopiques de cette espèce sont passées de $-25,68 \pm 1,06$ à $-26,12 \pm 2,17$ en $\delta^{13}\text{C}$ et de $14,43 \pm 1,11$ à $15,05 \pm 1,41$ en $\delta^{15}\text{N}$, témoignant d'une niche plus large après 7 mois de

reconnexion intermittente. Au niveau intraspécifique, des fortes variations étaient observées, allant de -23 ‰ à -31 ‰ en $\delta^{13}\text{C}$ et de 13 ‰ à 20 ‰ (Annexe 1.S2).

En ce qui concerne les espèces anadromes¹², comme l'épinoche, les résultats révèlent que leurs niches isotopiques n'ont pas changé entre le printemps et l'automne 2021, passant de $-26,91 \pm 0,80$ à $-26,16 \pm 1,87$ en $\delta^{13}\text{C}$ et de $19,14 \pm 0,79$ à $19,69 \pm 0,41$ en $\delta^{15}\text{N}$ (test de Kruskal-Wallis, $n=10$, $p > 0,05$). Au printemps 2021, la signature isotopique de cette espèce allait de -27 ‰ à -26 ‰ en $\delta^{13}\text{C}$ et de 19,25 ‰ à 20 ‰ $\delta^{15}\text{N}$ et est passée à -28 ‰ à -23 ‰ en $\delta^{13}\text{C}$ et 17,5 ‰ à 19,75 ‰ $\delta^{15}\text{N}$ à l'automne 2021.

Contrairement à l'épinoche, le mulot présente une niche isotopique plus large au moment de la colonisation de ce nouvel habitat au printemps 2021 avec des signatures isotopiques allant de $-27,64 \pm 1,09$ à $-23,01 \pm 0,68$ en $\delta^{13}\text{C}$ (test de Kruskal-Wallis, $n=13$, $p=0,01$; Fig. 2.3), pourtant la signature isotope de l'azote, allant de $16,11 \pm 0,10$ à $17,13 \pm 1,41$ en $\delta^{15}\text{N}$, ne varie pas de façon significative (test de Kruskal-Wallis, $n=13$, $p=0,06$). Les signatures isotopiques de cette espèce passent alors de -28 ‰ à -23 ‰ en $\delta^{13}\text{C}$ et de 16 ‰ à 17,5 ‰ en $\delta^{15}\text{N}$ au printemps à -23 ‰ à -22 ‰ en $\delta^{13}\text{C}$ et de 15,5 ‰ à 19 ‰ en $\delta^{15}\text{N}$ à l'automne 2021.

3.4. Discussion

Les travaux et la reconnexion aux eaux côtières ont entraîné des modifications abiotiques et physiques de l'environnement, modifiant aussi l'assemblage des communautés (chapitre 2 partie 1). Les données recueillies mettent en avant le maintien de la fonctionnalité trophique dans la station à la suite des travaux et à la reconnexion. De plus, la reconnexion a facilité l'arrivée de nouvelles espèces de poissons (e.g. l'épinoche et le mulot), de plancton marin, de macrofaune benthique et d'algues, ce qui a entraîné des changements dans la composition des communautés du marais et par conséquent, dans le réseau trophique (Persic, Roche, et Ramade 2004).

Il est généralement considéré que les réseaux trophiques des écosystèmes aquatiques ne dépassent pas 6 niveaux trophiques (Christensen et Pauly 1993). Dans cette étude, le réseau est passé de $3,11 \pm 0,25$ niveaux en 2019 à $3,97 \pm 0,12$ niveaux trophiques en 2021 après les travaux et la reconnexion aux eaux côtières. Grâce à l'arrivée de nouvelles espèces, le réseau trophique du marais de Tasdon semble peu à peu ce complexifié en s'allongeant, ce qui pourrait augmenter sa résilience face à des perturbations (Mason et al. 2005). En comparaison avec d'autres études concernant les écosystèmes

¹² Anadrome : Espèces dont l'essentiel de la croissance se fait en mer avant la migration vers en eau douce pour frayer (Potter et al. 2015).

littoraux saumâtres, notre cas d'étude se situe à un degré de complexité intermédiaire, avec, par exemple, plus de niveaux trophiques que les marais tidaux du Delaware, Etats unis ($2,7 \pm 0,3$ et $2,8 \pm 0,5$, Wainright et al. 2000) ; et moins de niveaux que la lagune du Vaccarès ($4,37 \pm 0,32$ niveaux), située sur le littoral méditerranéen Français (Persic, Roche, et Ramade 2004).

En 2019, la perche soleil occupait la position de prédateur apical, alors qu'au printemps 2021, c'est l'épinoche qui se place au plus haut du réseau trophique. La gambusie qui dominait dans les assemblages des communautés en automne (Chapitre 2 partie 1), apparaissait au deuxième niveau trophique ($2,44 \pm 0,26$) dans le réseau trophique en automne 2019 puis devient le deuxième prédateur apical ($3,40 \pm 0,26$) au printemps 2021 (i.e. après les travaux et la reconnexion). Cette ascension témoigne de sa grande plasticité trophique et adaptative, ce qui représente une menace réelle pour les espèces autochtones qui avec qui cette espèce est en compétition directe (e.g. consommation d'œuf) ou qui partagent les mêmes ressources (Andolina et al. 2022).

La variation saisonnière est très marquée dans les réseaux trophiques de Tasdon avec un réseau moins complexe au début du printemps qu'en automne. Ces changements sont associés aux effets d'autres variations environnementales (augmentation de l'abondance de la nourriture, variations saisonnières et de salinité ; Persic et al. 2004). Ces variations sont d'autant plus accentuées avec les travaux et la reconnexion du marais de Tasdon comme le montre la niche isotopique plus petite observée au printemps 2021, à l'inverse de celle d'automne 2019. Cependant, le manque de données pour les réseaux de 2019 empêche de statuer sur cet effet.

Au niveau intraspécifique, l'anguille Européenne a présenté un élargissement de sa niche isotopique après la reconnexion. En effet, au printemps 2021, cette espèce présente des signatures isotopiques représentatives d'un habitat saumâtre allant de -25‰ à -23‰ en $\delta^{13}\text{C}$ (Parzanini et al. 2021). En automne 2021 après les travaux et la reconnexion aux eaux côtières les signatures isotopiques en $\delta^{13}\text{C}$ devient plus hétérogènes. En automne 2021, les signatures isotopiques en $\delta^{13}\text{C}$ de l'anguille Européenne affichent de plus grandes variations allant de -30‰ à -23‰ , représentatif de deux habitats différents eau douce et saumâtre (Parzanini et al. 2021). En relation avec nos précédentes observations (Chapitre 2 partie 1), cette espèce est devenue plus abondante à la suite de la reconnexion, présentant donc des individus présents au sein du marais, ainsi que de nouveaux individus colonisant ce nouvel habitat. De plus, les stades vie des individus présentant des signatures en $\delta^{13}\text{C}$ représentatives de l'eau douce correspondent selon la littérature à des femelles en voie d'argenture ($n=3$; taille = 360 à 689 mm ; Lafaille et al. 2004) indiquant un possible départ de migration vers les eaux marines.

L'épinoche quant à elle n'a pas changé de niche isotopique, ce qui pourrait indiquer que ce nouvel habitat convient à ses besoins alimentaires. Les données isotopiques en $\delta^{13}\text{C}$ (allant de $-26,91 \pm 0,80\text{‰}$

à $-26,16 \pm 1,87\%$) corroborent le choix de classement en guildes anadrome, puisqu'il s'agit de juvéniles dont l'habitat à ce stade de vie est l'eau douce (Rubenstein et Hobson 2004 ; Herzka 2005). L'absence de stade de vie adulte laisse à penser que la reproduction n'a pas encore lieu au sein de la station.

L'anguille Européenne et l'épinoche semblent donc avoir bénéficié de la reconnexion du marais de Tasdon. Cependant, l'intermittence de l'ouverture et notamment l'absence de reconnexion lorsqu'il y a une forte pluviométrie (c.-à-d. octobre à avril) contraint fortement le déplacement des espèces migratrices. Il s'agit en effet de la période de dévalaison des anguilles Européennes (Aarestrup et al. 2009; Righton et al. 2016), ainsi que l'arrivée d'adultes d'épinoche pour la reproduction (Bergström et al. 2015).

Parmi les espèces migratrices, le mulot présentait au moment de l'arrivée dans la station avec une niche écologique plus large au printemps qu'en automne. Le rétrécissement de leurs niches isotopiques pourrait indiquer que les individus restant dans la station présentent une diminution de l'aire alimentaire sur le gradient terre-mer accompagnée ou non d'une spécialisation alimentaire en réponse à l'accessibilité des ressources (Chapitre 2, partie 1 ; Lebreton et al. 2011; Bakhshalizadeh et al. 2022; Stamp et al. 2023).

À la suite de la reconnexion marine de Tasdon, la fonction trophique de la station s'est maintenue et l'arrivée de nouvelles espèces pourrait à plus long terme modifier le réseau trophique initial du marais. L'étude de cette restauration témoigne des effets potentiels, à court terme, de la reconnexion aux eaux côtières et de la salinisation sur les écosystèmes côtiers d'eau douce et leurs réseaux trophiques.

Les entrées d'eau marine et la salinisation des zones humides tendent à s'accroître en raison du changement climatique global (montée du niveau marin, tempêtes, submersion) et impactent la biodiversité et la stabilité des habitats de marais côtiers (Doney et al. 2012; Herbert et al. 2015; Kulp et Strauss 2019). Dans ce contexte, cette partie a pour but de présenter, par approche expérimentale, les effets d'un événement climatique extrême de type submersion, sur les paramètres environnementaux et la fonctionnalité trophique d'un milieu côtier caractéristique des marais des Pertuis Charentais, les marais salés.

Partie 2. Réponses d'un réseau trophique simplifié d'un marais côtier salé à l'aléa submersion marine

1. Un événement climatique type submersion peut-il entraîner des modifications rapides dans les réseaux trophiques ?

Cette étude s'appuie sur une expérimentation en mésocosme semi-naturel qui a été menée en 2022, avec l'aide et contribution de Lauriane Bergeon dans le cadre de l'analyse de l'effet de la submersion sur les communautés planctoniques dans sa thèse intitulée « Structure et fonctionnement planctonique des marais des Pertuis-Charentais : effet de l'aléa submersion sur leurs fonctions écologiques ». Ainsi que de Jérémy Mayen dans le cadre de sa thèse intitulée « Échanges de CO₂ atmosphérique dans les marais Charentais : processus, dynamique et facteurs de contrôle associés ».

1.1. Introduction

Dans un contexte de changement climatique global, la fréquence et l'intensité des événements climatiques extrêmes, comme les tempêtes et les submersions marines¹³, ont tendance à augmenter (GIEC 2014; Kulp et Strauss 2019). Ces événements extrêmes sont un sujet à fort enjeu sociétal et économique (Garnier 2010; Lumbroso et Vinet 2011). Dans la mesure où l'intensité et la fréquence de ces événements augmentent, les marais côtiers présentent un véritable atout pour lutter contre ces événements (Temmerman, De Vries, et Bouma 2012; Fairchild et al. 2021). En effet, la capacité de ces milieux à agir comme des zones de rétention permettant l'atténuation de la houle et la rétention d'eau figure parmi les services écosystémiques reconnus qu'ils fournissent (Costanza et al. 1997; Temmerman, De Vries, et Bouma 2012; Fairchild et al. 2021). Cependant, peu de littérature analyse les effets des submersions sur ces écosystèmes. Sur la côte atlantique française, on estime que 46 événements de tempêtes générant des submersions ont eu lieu ces cinq derniers siècles, avec une nette augmentation depuis le XIX^e siècle (Breilh et al. 2014). Parmi ces submersions, 6 événements présentent des caractéristiques extrêmes (niveau d'eau maximum, vent fort), la plus récente est la tempête Xynthia en 2010 (Breilh et al. 2014). Dans les Pertuis Charentais, ces phénomènes apparaissent particulièrement en période hivernale (de novembre à février) et impactent davantage

¹³ Submersion marine : inondation temporaire et épisodique de zone côtière, venant de l'océan, lors d'événements météorologiques (tempête, forte dépression et vent de mer) ou océanographiques (houle, marée, tsunami) d'ampleur inhabituelle.

les zones insulaires comme l'île de Ré (29 événements submersifs pendant les derniers 500 ans) en raison de leur exposition (Breilh et al. 2014).

La diversité d'habitats au sein des marais des Pertuis charentais est très diversifiée (Chapitre 1), présentant à la fois des marais d'eau douce exploités (e.g. marais de Tasdon à la Rochelle et marais de Moëze Oléron à Rochefort) et des marais salés (e.g. marais de Lilleau des Niges à l'île de Ré). Ces marais côtiers sont vulnérables aux tempêtes générant des submersions mettant en péril les activités économiques et les populations locales (Rivaud et Cazals 2012; Chaumillon et al. 2017). Au cours d'une submersion, ces écosystèmes subissent des perturbations qui modifient plus au moins l'environnement physique et les paramètres abiotiques selon l'état initial du système (Battisti et al. 2016). Les changements induits par les entrées d'eau marine modifient de multiples composantes de l'écosystème sur plusieurs échelles de temps : les paramètres abiotiques (augmentation de la température, diminution de l'oxygène dissous, fluctuation des matières en suspension (MES) ; David et al. 2020) sont modifiés pendant l'événement ; les paramètres physico-chimiques (e.g. Na^+ , Cl^- , Mg^{2+} , Ca^{2+} et SO_4^{2-}) sont modifiés pendant quelques jours ; les paramètres biogéochimiques (e.g. élément cycliques carbone, azote) sont modifiés en quelques semaines ; et les communautés d'espèces le sont en un mois (Herbert et al. 2015). Le changement de ces paramètres peut entraîner des changements des fonctions écologiques et la diversité d'espèces, ce qui modifie les réseaux trophiques et potentiellement les services écosystémiques fournis (Doney et al. 2012; Ledger et al. 2013 ; Herbert et al. 2015; Battisti et al. 2016).

Dans le but d'améliorer la compréhension du devenir des écosystèmes côtiers et d'anticiper leurs réponses à la submersion, l'objectif de cette étude était de tester, par une approche expérimentale et sur une échelle de deux mois, les effets d'une submersion marine provoquée sur (i) l'évolution des paramètres abiotiques environnementaux (dioxigène dissous (DO_2 , mg.L^{-1}), température de l'eau ($^{\circ}\text{C}$), salinité et turbidité (NTU)) et (ii) des changements d'interactions dans les réseaux trophiques modifiant le fonctionnement trophique d'un marais salé endigué. Pour cela, la réponse d'un réseau trophique des marais a été suivie temporellement avant et après la submersion marine, et spatialement en comparant trois bassins impactés et trois bassins contrôles d'un marais expérimental, selon la méthode BACI (Before, After, Control, Impact ; Green 1979; Underwood 1991). Le réseau trophique choisi était représentatif des communautés hivernales, constituer d'espèces résidentes, qui composent les marais côtiers des Pertuis Charentais.

Différentes hypothèses ont été posées. (i) La première est que la submersion va entraîner des changements significatifs de salinité et de température, ainsi qu'une augmentation de la turbidité par rapport aux conditions de pré-submersion (Herbert et al. 2015). (ii) Ces changements pourraient

entraîner par la suite des perturbations dans les interactions trophiques au sein des réseaux. D'une part, les espèces résidentes du marais salé adaptées à des conditions spécifiques rencontreront des difficultés à s'adapter aux variations environnementales ayant des répercussions sur la production primaire ainsi que sur la survie des espèces et fonctionnement écologique (Smith et al. 1999 ; Tortajada, 2011). De plus, les perturbations induites par la submersion pourraient entraîner un appauvrissement de la disponibilité des ressources alimentaires, affectant ainsi les espèces prédatrices (Reustle et al. 2020).

1.2. Matériels et méthodes

1.2.1. Site d'étude et stratégie expérimentale

L'expérience a été réalisée au sein du marais expérimental de L'Houmeau (UMR LIENSs, Charente-Maritime) de fin janvier à début avril 2022. La submersion des bassins a eu lieu deux fois (les 02 et 03 février), correspondant à la période la plus propice à la submersion marine (Bertin et al. 2012; Breilh et al. 2014). Ce marais salé, endigué et connecté à la mer par un chenal est alimenté en eau de mer par ouverture manuelle d'une écluse. Les niveaux d'eau du marais sont gérés de façon à avoir un niveau d'eau stable, en renouvelant ou vidant l'excès d'eau selon la saison (voir Chapitre 1). La gestion de ce marais est représentative de la gestion des marais salés des Pertuis Charentais, avec un assec par an et des renouvellements d'eau réalisés pendant les périodes de forts coefficients de marées (supérieurs à 90).

En amont de l'expérimentation, six bassins (de 200 m² chacun) ont été mis à sec pendant trois semaines avant d'être remis en eau simultanément par ouverture des écluses au travers d'un filet de maille 3mm (Fig. 2.4). Cela a permis une homogénéisation inter-bassins de la base du réseau trophique (algues, plancton et macrofaune benthique) et des paramètres environnementaux avant l'expérimentation de submersion.



Figure 2.4. Carte des marais de l’Houmeau représentant les bassins contrôlés (en bleu ; CR1, CR2 et CR3) et les bassins submergés (en rouge ; IR1, IR2 et IR3), la position de l’écluse (en jaune) ainsi que le chenal d’alimentation de tous les bassins.

Huit jours après la remise en eau des bassins, les six bassins ont été ensemencés avec trois espèces représentatives de la communauté hivernale des marais côtiers (obs. terrain PAMPAS, marais de Lilleau des Niges) qui ont été capturées dans d’autres bassins du marais de l’Houmeau: des gobies *Pomatoschistus microps*, des crevettes *Palaemonetes varians* et des crabes verts *Carcinus maenas*. Les individus de chaque espèce ont été répartis de façon équitable entre les bassins un mois avant la submersion.

Les 02 et 03 février 2022, à 17h et 5h respectivement, deux submersions marines par débordement¹⁴ ont été provoquées. Les deux submersions expérimentales ont induit une augmentation du niveau d’eau de 0,30 m en 45 min (temps d’immersion complète des bassins impactés) et la vitesse d’écoulement a été de $2 \text{ m}^3 \cdot \text{min}^{-1}$. Ce type d’événement est beaucoup moins intense et de courte durée par rapport à une submersion marine extrême, comme celle provoquée par la tempête Xynthia qui a sévèrement impacté la côte Atlantique française en 2010 (Bertin et al. 2012). Lors de cette tempête, une surcote¹⁵ de 1,5 m, a été enregistrée au marégraphe de La Pallice (La Rochelle) (Bertin et al. 2012).

Les submersions expérimentales ont été volontairement provoquées par ouverture des écluses pendant deux grandes marées consécutives (coeff. 110) submergeant trois des six bassins (bassins IR1, IR2 et IR3, Fig. 2.4). Trois autres bassins, qui n’ont pas été submergés en raison d’une hauteur de berge

¹⁴ Submersion marine par débordement : type de submersion où la masse d’eau marine franchit la barrière sédimentaire naturelle (e.g. berge).

¹⁵ Surcote : surélévation temporaire du niveau de la mer, liée à des perturbations d’origine météo-océaniques comme les tempêtes.

plus élevée et la fermeture de l'entrée d'eau des bassins ont été utilisés comme bassins contrôles (bassins CR1, CR2, CR3, Fig. 2.4). La submersion des bassins a entraîné l'immersion et le lessivage des berges (Fig. 2.5). Les bassins impactés sont passés de 0,2 m d'eau à 0,5 m pendant la période d'immersion qui a duré trois jours, ce qui est représentatif de la durée d'une tempête et de la durée d'essuyage (évacuation de l'eau) (Breilh et al. 2014; Hoggart et al. 2014). Après ces trois jours, les bassins impactés ont été mis à niveau avec les bassins contrôles. Afin d'éviter la perte ou l'intrusion d'individus (poissons, macrofaune benthique), tous les bassins étaient équipés de filet de maille (3mm) au niveau des buses de connexion au chenal.



Figure 2.5. Photos prise pendant la première submersion le 02 février aux marais de l'Houmeau. A droite le chenal submergé reliant les bassins à l'océan et à gauche le bassin IR2 étant submergé par débordement du chenal.

1.2.2. Collecte des échantillons

Les paramètres physico-chimiques, c.-à-d. oxygène dissous (DO_2 , mg/L), température de l'eau ($T^\circ C$), salinité et turbidité (NTU) ont été mesurés en continu 7 jours avant, pendant, et durant 2 mois après la submersion avec des sondes multiparamétriques YSI 6600 V² pour les bassins IR2 impactés et CR1-CR3 pour les contrôles. Le DO_2 , la salinité et la température ont été enregistrés dans les autres bassins (tous les bassins à l'exception de IR1) avec des sondes HOBO (U26-001). Des capteurs NKE ont permis de mesurer la hauteur d'eau des bassins contrôle CR3 et impact IR2.

Les compartiments trophiques : les poissons, les crustacés, la macrofaune benthique, le zooplancton, la POM, la flore des berges et les sédiments ont été échantillonnés dans l'ensemble de 6 bassins (Fig. 2.6). Un décalage d'un mois entre l'échantillonnage de la base trophique et l'échantillonnage des consommateurs secondaires (poissons) a été respecté pour tenir compte du temps d'assimilation (plusieurs semaines à un mois), appelé « turn-over isotopique », de la signature isotopique en $\delta^{13}C$ et $\delta^{15}N$ de leurs muscles (Rubenstein et Hobson 2004; Herzka 2005; Buccheister et Latour 2010). Des pêches, réalisées avant la submersion, puis un et deux mois après la submersion nous ont permis de collecter les échantillons de consommateurs secondaires (c.-à-d. poissons et crustacés). Un mois avant chaque pêche, des prélèvements de macrofaune benthique, zooplancton, POM et végétaux ont été réalisés. Les compartiments trophiques ont été classés selon la temporalité de l'expérience. Le réseau trophique (t) n'est représenté que par les consommateurs introduits dans les bassins. Le réseau trophique (T0) est représentatif des signatures isotopiques avant la submersion et le réseau trophique (T1) est représentatif des signatures isotopiques post submersion.

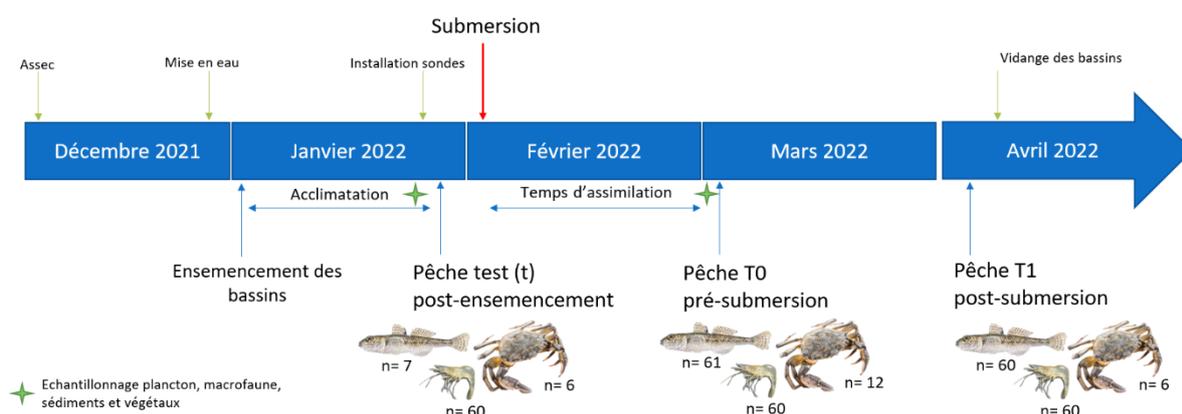


Figure 2.6. Plan d'échantillonnage et principales interventions pendant l'expérimentation de submersion. L'assec des bassins (c.-à-d. vidange totale) a permis l'homogénéisation des bassins. L'acclimatation représente le temps d'adaptation physiologique des différentes espèces introduites dans les bassins à leurs nouveaux environnements.

1.2.3. Traitement de données

Les heures et dates d'enregistrement des paramètres environnementaux mesurés dans les 6 bassins ont été homogénéisées sous format UTC dans le but de comparer les données de plusieurs sondes placées dans les bassins différents.

Par la suite, une comparaison des moyennes journalières (02 février et 03 février) des paramètres abiotiques (T°C, salinité, turbidité et oxygène dissous), des bassins impactés et contrôle a été réalisée grâce à un test de Khi2. Une analyse en composante principale (ACP, package FactoMineR et ade4; Lê et al. 2008; Dray and Siberchicot 2017) a été réalisée pour voir la distribution des moyennes journalières des variables environnementales par bassin (Température (T°C), Salinité, Turbidité (NTU) et oxygène dissous (mg. L⁻¹)) selon plusieurs regroupements de temporalité (t, T0 et T1), de modalité (contrôle et impact) ou des bassins (CR1, CR2, CR3 et IR1, IR2, IR3).

Pour les paramètres biotiques, l'ensemble des valeurs isotopiques individuelles a servi à calculer des moyennes \pm écarts-types des valeurs $\delta^{13}\text{C}$ et du $\delta^{15}\text{N}$ par espèce selon le bassin, la modalité et la temporalité (Fig.3.6). Un graphique bivarié présentant les moyennes des valeurs isotopiques $\delta^{13}\text{C}$ et du $\delta^{15}\text{N}$ par espèces et par bassin regroupées par temporalité et modalité a permis de visualiser la distribution des réseaux trophiques. Les distributions des signatures isotopiques $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$ ont été testées grâce au test non-paramétrique de Kruskal Wallis et au test par paires de Wilcoxon en regroupant les données selon les modalités (contrôle et impact), la temporalité (t, T0 et T1) et les espèces par rapport aux signatures $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$. Pour l'ensemble des tests, les variations ont été considérées comme significatives pour une valeur de p inférieure à 0,05. Les statistiques ont été réalisées avec le package rstatix dans le logiciel R (RCoreTeam, 2022).

1.3. Résultats

Dans cette étude, le niveau trophique le plus bas est constitué de la matière organique particulaire POM, les débris végétaux et plantes terrestres. Les consommateurs primaires sont constitués du zooplancton, de la macrofaune benthique (*Hediste diversicolore*, *Corophium spp.*, *Cnidaria spp.*, *Abra tenuis*) et des crustacés (*Palaemonetes varians*). Le groupe trophique de consommateurs secondaires est constitué de crustacés (*Carcinus maenas*) et de poissons (*Pomatoschistus microps*) (Tableau 2.5).

Tableau 2.5. Synthèse des signatures isotopiques $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$ par espèce échantillonnée. Les moyennes \pm SD ont été calculées par espèces ((n)= nombre de mesures), par modalité (contrôle (C, en bleu) et impacté (I, rouge) et par temporalité (t) réseau des consommateurs secondaires avant la submersion, (T0) avant la submersion du 2 et 3 février 2022, et (T1) un mois après submersion. La taille (mm) totale, minimale et maximale des poissons (*Pomatoschistus microps*) sont indiquées.

T	Jour et mois	Mod.	Phylum	Espèces	n	$\delta^{13}\text{C}$ (‰)	$\delta^{15}\text{N}$ (‰)	Taille (mm)
t	28 Janv.	C	Chordata	<i>Pomatoschistus microps</i>	2	-16,68 \pm 3,03	16,89 \pm 0,57	23-44
			Arthropoda	<i>Carcinus maenas</i>	4	-13,95 \pm 0,43	15,54 \pm 0,18	
			Arthropoda	<i>Palaemonetes varians</i>	13	-12,56 \pm 1,76	11,74 \pm 2,39	
		I	Chordata	<i>Pomatoschistus microps</i>	4	-15,94 \pm 1,17	16,92 \pm 0,40	
			Arthropoda	<i>Palaemonetes varians</i>	31	-12,85 \pm 2,02	11,54 \pm 2,42	
			Arthropoda	<i>Carcinus maenas</i>	1	-11,99	14,16	
T0	03 Mars	C	Chordata	<i>Pomatoschistus microps</i>	30	-15,28 \pm 1,27	16,41 \pm 0,68	27-50
			Arthropoda	<i>Palaemonetes varians</i>	28	-13,17 \pm 1,67	12,09 \pm 1,91	
			Arthropoda	<i>Carcinus maenas</i>	8	-13,18 \pm 1,03	14,58 \pm 0,86	
	Arthropoda		<i>Hediste diversicolor</i>	9	-12,39 \pm 0,98	10,93 \pm 1,41		
	Arthropoda		<i>Corophium spp.</i>	3	-15,64 \pm 1,17	9,52 \pm 0,95		
	Arthropoda		Zooplankton	3	-24,33 \pm 0,56	9,94 \pm 0,53		
	28 Janv.	C	Débris végétaux	5	-28,11 \pm 2,58	3,49 \pm 2,98		
			POM	8	-20,60 \pm 1,07	3,19 \pm 1,22		
			I	Chordata	<i>Pomatoschistus microps</i>	30	-15,28 \pm 1,27	16,41 \pm 0,68
		Arthropoda		<i>Palaemonetes varians</i>	28	-13,17 \pm 1,67	12,09 \pm 1,91	
		Arthropoda		<i>Carcinus maenas</i>	8	-13,18 \pm 1,03	14,58 \pm 0,86	
		Arthropoda		<i>Hediste diversicolor</i>	8	-12,98 \pm 1,41	11,68 \pm 0,68	
		Cnidaria		<i>Cnidaria spp.</i>	3	-12,11 \pm 4,55	11,31 \pm 0,25	
		Mollusca		<i>Abra tenuis</i>	3	-12,36 \pm 1,84	12,36 \pm 0,74	
		I	Arthropoda	<i>Corophium spp.</i>	3	-14,76 \pm 1,50	10,69 \pm 0,46	
Arthropoda	Zooplankton		3	-24,57 \pm 0,28	10,99 \pm 1,07			
Débris végétaux	7		-28,04 \pm 1,17	3,11 \pm 2,24				
POM	9		-21,15 \pm 0,94	3,32 \pm 2,33				
Tracheophyta	<i>Limonium vulgare</i>		2	-28,75 \pm 0,10	5,94 \pm 0,08			
Tracheophyta	<i>Halimione spp.</i>		3	-28,20 \pm 3,15	9,83 \pm 0,46			
T1	05 Avril	C	Tracheophyta	<i>Plantae spp.</i>	3	-29,02 \pm 0,14	8,57 \pm 0,37	
			Tracheophyta	<i>Poaceae spp.</i>	3	-28,35 \pm 1,40	6,94 \pm 0,38	
			Chordata	<i>Pomatoschistus microps</i>	34	-16,13 \pm 1,07	16,28 \pm 0,40	
	Arthropoda		<i>Palaemonetes varians</i>	30	-13,55 \pm 0,97	12,86 \pm 1,02		
	Arthropoda		<i>Carcinus maenas</i>	2	-14,72 \pm 3,71	14,94 \pm 0,81		
	Arthropoda		<i>Hediste diversicolor</i>	9	-14,52 \pm 2,34	12,15 \pm 0,61		
	03 Mars	C	Mollusca	<i>Abra tenuis</i>	3	-17,49 \pm 0,96	11,37 \pm 0,32	
			Arthropoda	<i>Corophium spp.</i>	3	-14,90 \pm 1,06	9,38 \pm 0,14	
			Arthropoda	Zooplankton	12	-27,03 \pm 3,64	10,03 \pm 1,66	
	28 Févr.	C	Débris végétaux	9	-27,20 \pm 0,59	4,31 \pm 1,09		
			POM	2	-25,91 \pm 2,52	5,80 \pm 1,41		
			I	Chordata	<i>Pomatoschistus microps</i>	33	-16,46 \pm 2,32	16,16 \pm 0,49
	Arthropoda	<i>Palaemonetes varians</i>		30	-13,59 \pm 1,47	13,22 \pm 1,48		
	Arthropoda	<i>Carcinus maenas</i>		4	-13,21 \pm 1,58	13,46 \pm 2,93		
	Arthropoda	<i>Hediste diversicolor</i>		9	-15,36 \pm 4,40	11,64 \pm 0,51		
Cnidaria	<i>Cnidaria spp.</i>	3		-17,76 \pm 1,28	11,71 \pm 2,83			
Mollusca	<i>Abra tenuis</i>	3		-18,43 \pm 0,55	13,79 \pm 0,38			
28 Févr.	I	Arthropoda	<i>Corophium spp.</i>	3	-16,59 \pm 2,51	11,33 \pm 0,52		
		Arthropoda	Zooplankton	11	-27,88 \pm 2,69	10,35 \pm 1,37		
		Débris végétaux	9	-27,02 \pm 1,15	4,44 \pm 1,13			
		POM	3	-23,16 \pm 1,66	5,75 \pm 1,94			
		POM	3	-23,16 \pm 1,66	5,75 \pm 1,94			
		POM	<i>Poaceae spp.</i>	3	-31,10 \pm 1,14	3,28 \pm 1,21		

1.3.1. Changements abiotiques pendant la submersion

Le bassin impacté (IR2) a présenté des hauteurs d'eau deux fois plus importantes que le bassin contrôle (CR3) à la suite de la submersion, et pendant les trois jours pendant lesquels le bassin (IR2) était immergé, avant la mise à niveau des bassins (Fig. 2.7). Une différence entre bassin impacté (IR2) et contrôle (CR3) est aussi observé en avril.

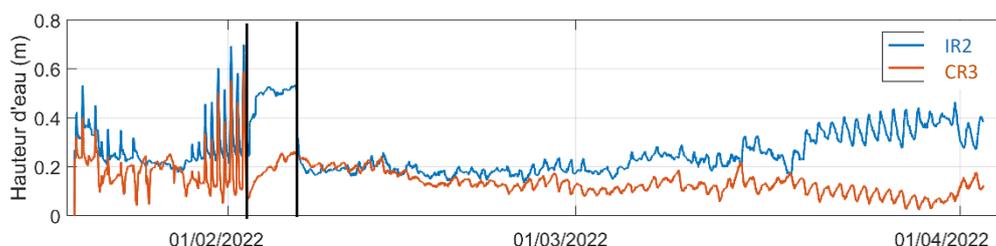


Figure 2.7. Mesure continue des paramètres environnementaux : Hauteur d'eau (m) enregistrée avec un capteur NKE dans deux bassins contrôle (CR3, orange) et impacté (IR2, bleu) par la submersion expérimentale. Les traits noirs indiquent le début et la fin de la submersion et de la période d'inondation qui ont eu lieu du 02/02/2022 au 05/02/2022.

À la suite de la première submersion qui a eu lieu le 02 février 2023, certains paramètres environnementaux ont varié entre les bassins contrôles et les bassins impactés. D'une part, la turbidité a augmenté significativement de 30 à 70 NTU dans le bassin impacté (IR2) en comparaison avec les bassins contrôles (CR2 et CR3) qui sont restés entre 10 et 30 NTU (test de khi2, p-value= 0,02 et 0,05, respectivement). D'autre part, la salinité, la température et l'oxygène n'ont pas varié significativement, même si on a observé une légère diminution de salinité et des valeurs plus hautes de température et DO^2 après la submersion du bassin IR2 (Fig. 3.7). Pendant la deuxième submersion qui a eu lieu le 03 février 2023, un nouveau pic de turbidité de plus faible amplitude (de 30 à 45 NTU) a été enregistré dans le bassin impacté (IR2). Cette fois, la température de l'eau et l'oxygène ont légèrement diminué alors que la salinité n'a pas augmenté significativement pour ce même bassin (Fig. 2.8).

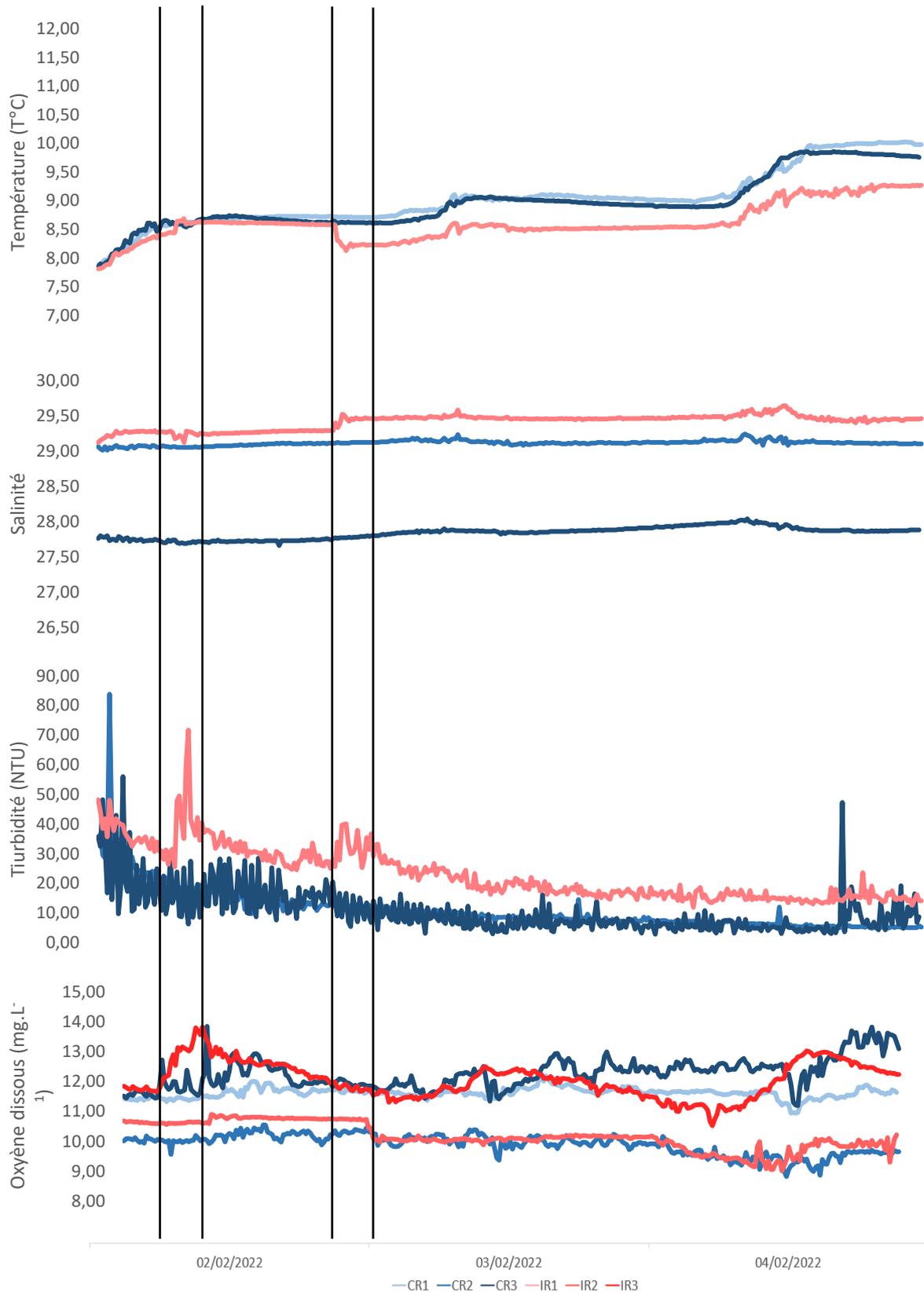


Figure 2.8. Mesure continue des paramètres environnementaux : Température (T°C ; sonde YSI), Salinité (sonde YSI), Turbidité (NTU, sonde YSI) et oxygène dissous (mg.L⁻¹ ; sonde HOBO) dans trois bassins contrôle (CR1, CR2 et CR3, en bleu) et trois bassins impactés par la submersion expérimentale (IR1, IR2 et IR3, en rouge). Les traits noirs indiquent le début et la fin des deux submersions qui ont eu lieu le 02/02/2022 et 03/02/2022 à 12h d'intervalle.

1.3.2. Paramètres structurant les réseaux trophiques

L'ACP présentant la discrimination des paramètres physico-chimiques (oxygène dissous DO_2 , mg/L), température de l'eau ($T^{\circ}C$), salinité et turbidité (NTU) par bassins, selon la temporalité avant submersion (t), un mois pendant et après la submersion (T0), et deux mois après submersion (T1), pour les bassins contrôles et impactés, est présentée en Figure 2.9. Les résultats indiquent que les quatre paramètres environnementaux (température, salinité, oxygène dissous et turbidité) expliquent à eux seuls 72% de la variance du nuage de points. Les moyennes journalières des variables environnementales par bassins expliquent 38,8% de la variance par le premier axe désignant l'oxygène dissous et la turbidité, et à 33.4 % par le second axe sur lequel désignant la salinité et la température (Fig. 2.9a). Les ellipses des 6 bassins se chevauchent, montrant peu de variation entre chaque bassin, mais certains bassins (IR3 et CR3) semblent être anti-corrélés par la salinité (axe 2 ; Fig. 2.9b). Cependant, l'analyse ne révèle pas de variations entre les modalités contrôle et impacté, qui présentent des ellipses très rapprochées (Fig. 2.9c). En termes de temporalité, les paramètres environnementaux des 6 bassins se chevauchent, mais semblent indiquer des différences entre t et T1 discriminés par l'oxygène dissous et la turbidité (axe1 ; Fig. 2.9d).

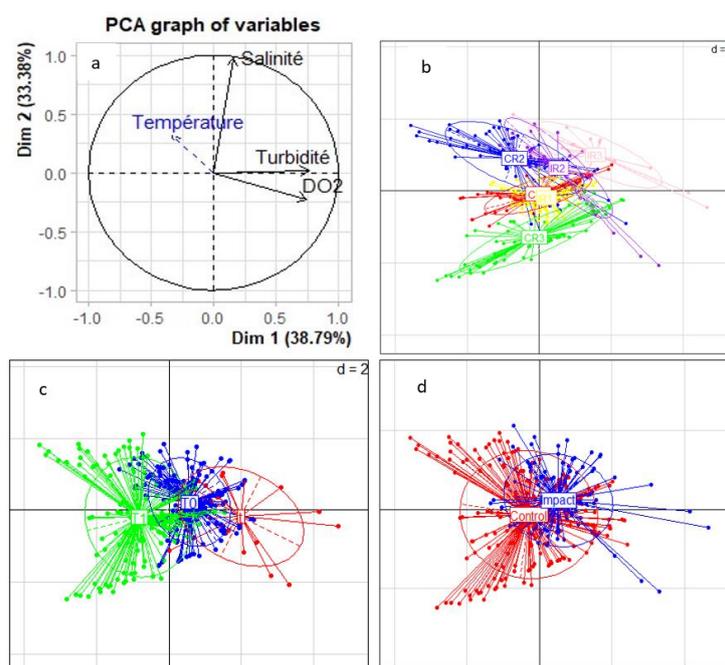


Figure 2.9. Projection de la moyenne journalière des variables abiotiques par bassins, température ($T^{\circ}C$), salinité, turbidité (NTU) et dioxygène dissous ($mg.L^{-1}$): a) axe horizontal : composante 1 (38.79 % de variabilité expliqué par l'axe), axe vertical : (33,38 % de variabilité expliqué par l'axe). b) Regroupement des variables abiotiques par bassins (CR1, CR2, CR3, IR1, IR2, IR3). c) Regroupement des variables abiotiques par modalité (contrôle et impacté). (d) Regroupement des variables abiotiques avant submersion (t ; fin janvier 2022), un mois pendant et après la submersion (T0 ; février 2022) et un mois après submersion (T1 ; mars et début avril 2022). Les ellipses de confiance sont tracées au tour de la moyenne des catégories de regroupement.

1.3.3. Changements de réseaux trophiques avant et après submersion

Les analyses statistiques ont montré l'absence de différence significative entre les signatures isotopiques $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$ des bassins contrôles et impactés ($n=498$, test de Kruskal-Wallis, $p=0,17$ et $p=0,61$, respectivement). Au niveau spécifique, malgré de légères différences de variance en $\delta^{15}\text{N}$ entre les différentes signatures isotopiques à T0 et T1, pour la POM, le zooplancton et les consommateurs secondaires (*Pomatoschistus microps* et *Carcinus maenas*), aucune différence significative n'a été mise en évidence (test de Wilcoxon, $p > 0,09$; Annexe 1.S3).

En termes de temporalité, aucune différence significative n'a été mise en évidence entre les réseaux trophiques de t, T0 et T1 ($n=55$, $n=200$ et $n=243$, test de Wilcoxon, $p > 0,8$). Aussi, le réseau trophique à T1 ne présente pas de différence significative par rapport au réseau trophique initial à T0. A T0 comme à T1, les signatures isotopiques des différents compartiments trophiques se recouvrent entre bassins contrôles et bassins impactés. La submersion, selon les modalités appliquées, semble ne pas avoir eu d'effet significatif sur les sources de matière organique injectées dans le réseau ni sur les interactions trophiques des niveaux supérieurs (Fig. 2.10).

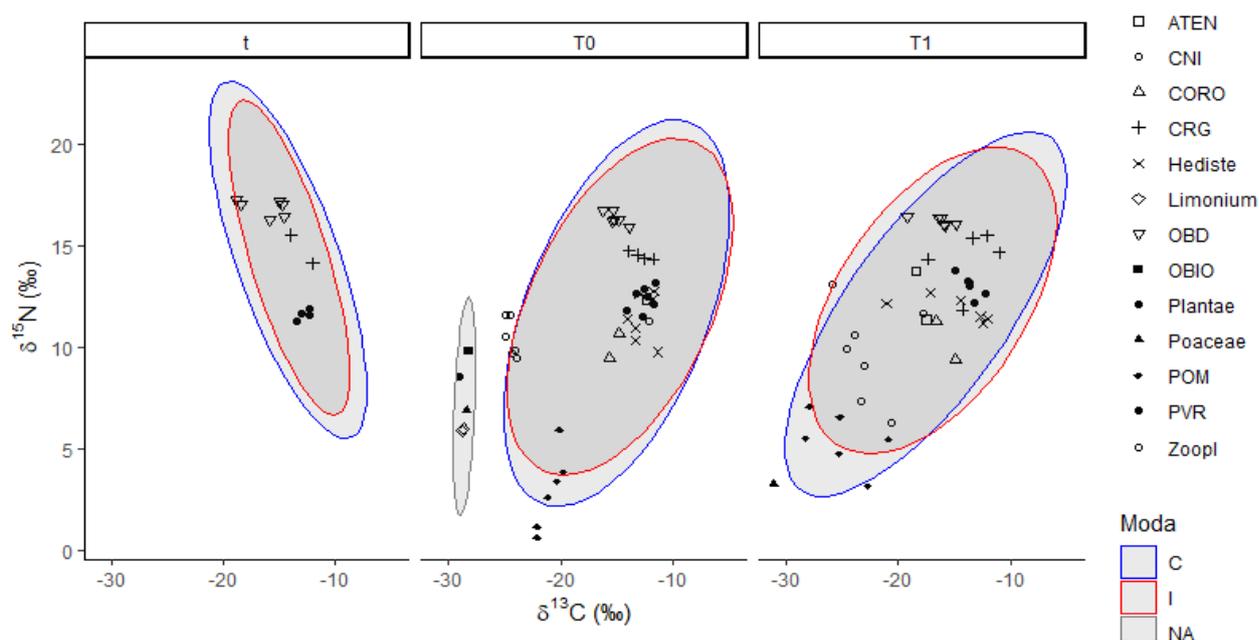


Figure 2.10. Projection de la moyenne des signatures isotopiques $\delta^{13}\text{C}$ en abscisse et $\delta^{15}\text{N}$ par bassin en ordonnée pour la POM, les végétaux (OBIO ; Plantae, Poacea), le zooplancton (Zoopl), la macrofaune benthique (CNI, CORO), les crevettes (PVR) et crabes verts (CRG) et les gobies (OBD), selon le type de modalité : contrôle (C, en bleu), impacté (I, en rouge), et commun aux deux modalités selon le temps t (avant submersion), T0 (un mois pendant et après la submersion) et T1 (deux mois après la submersion). Les ellipses entourent les données regroupées à 95% d'intervalle de confiance selon la distribution t. En T0, la modalité « NA » concerne les végétaux de berge communs aux bassins contrôle et impacté.

1.4. Discussion

Cette étude visait à reproduire une submersion par débordement, d'intensité modérée (Hoggart et al. 2014), dans le but d'apporter des éléments de compréhension sur les effets d'un aléa sur la structure et le fonctionnement trophique des marais. Cette étude visait à reproduire une submersion par débordement, d'intensité modérée (Hoggart et al. 2014), dans le but d'apporter des éléments de compréhension sur les effets d'un aléa sur la structure et le fonctionnement trophique des marais. La submersion a entraîné des changements significatifs des hauteurs d'eau deux fois plus importantes ont été enregistrées dans le bassin impacté. De plus, la turbidité a elle aussi augmenté significativement. Ces variations ne semblent cependant pas avoir impacté la disponibilité des ressources pour les consommateurs. En effet, les analyses statistiques n'ont pas révélé de différences significatives entre les signatures $\delta^{13}C$ et $\delta^{15}N$ des bassins contrôle et impact, ni en termes de temporalité (t, T0 et T1). Ces résultats suggèrent que la submersion, dans les conditions expérimentales appliquées, n'a pas eu d'effet significatif sur les interactions trophiques des niveaux supérieurs.

Cela suggère que les espèces représentatives des communautés hivernales dans les marais salés côtiers pourraient ne pas être impactées par ce type d'aléa de submersion modéré. Sous ces modalités, l'aléa de submersion ne modifierait donc pas la fonctionnalité trophique des marais. Toutefois, des études à plus long terme et à différentes intensités semblent nécessaires pour confirmer ces observations et la résilience des réseaux trophiques à travers le temps.

L'expérimentation en mésocosme semi-naturels a l'avantage d'être représentatif de la complexité d'un écosystème naturel par rapport à l'expérimentation en milieux contrôlés (David et al. 2019). Cependant, il est important de noter que les variations des paramètres abiotiques peuvent être hétérogènes entre les bassins, ce qui pourrait masquer les différences entre les modalités d'impact et de contrôle. Considérer les bassins comme des pseudo-répliques permet de nuancer ces effets. De même, ce type d'expérimentation implique d'être exposé aux variations saisonnières de température et de salinité. Ces aspects doivent être pris en compte dans les futures expérimentations.

Peu de littérature existe sur les réponses des communautés et des réseaux trophiques à la submersion marine. Cependant, une hypothèse à considérer est l'intensité de l'aléa de submersion. En considérant que les événements d'inondation se rapprochent des phénomènes de submersion modérée, des études ont montré que certaines inondations peuvent même être bénéfiques pour les espèces, par exemple pour la connectivité entre les habitats (Cucherousset, Carpentier, et Paillisson 2007). Dans ce cas-là, l'inondation crée une connexion temporaire permettant aux poissons de migrer vers des habitats plus adaptés (Cucherousset, Carpentier, et Paillisson 2007; Sheaves et Johnston 2008; Nodo et al. 2017). Toutefois, des événements plus intenses peuvent causer des changements dans la

disponibilité de la nourriture et entraîner la perte de fonctionnalité des habitats (Tortajada 2011; Hoggart et al. 2014; Herbert et al. 2015). Il faut noter que, bien que l'intensité de l'aléa semble être un facteur déterminant de l'effet de la submersion sur le fonctionnement de l'écosystème, d'autres auteurs montrent que même si les modifications physico-chimiques du milieu ne semblent pas être fortement altérées par un aléa faible ou modéré, ils peuvent quand même impacter la physiologie, à plus ou moins long terme, des individus, en causant plusieurs dommages au niveau des mécanismes d'osmorégulation dû aux fortes variations de salinité et températures, voire en provoquant une hypoxie chez les poissons (Adams et al. 2003). De plus, il a été mis en évidence qu'une augmentation de la turbidité peut affecter indirectement les réseaux alimentaires en réduisant la capacité de recherche alimentaire et la prédation chez les poissons et les crabes (Reustle et al. 2020).

Dans certains cas spécifiques d'inondations importantes, et en raison du faible débit d'évacuation des eaux, le retour aux conditions initiales peut être exceptionnellement lent (Pamlico Sound ; Adams et al. 2003). Toutefois, la résilience des écosystèmes dépend non seulement de l'intensité de l'aléa et des changements qu'il occasionne (Adams et al. 2003; Cucherousset, Carpentier, et Paillisson 2007; Hoggart et al. 2014), mais aussi du compartiment trophique impacté répondant selon sa capacité de résilience (Adams et al. 2003; Herbert et al. 2015; David et al. 2020). Cette capacité de résilience représente une préoccupation majeure au regard de l'augmentation de la fréquence de ces événements (Adams et al. 2003; Trenberth, Fasullo, et Shepherd 2015; Schaller et al. 2016). A la lumière des conséquences causées par ces aléas, il paraît indispensable de mieux comprendre leurs effets sur les écosystèmes pour adapter leurs modes de gestion (Tortajada 2011; David et al. 2020).

Ce deuxième chapitre a permis d'appréhender les changements de l'assemblage des communautés et de mettre en lumière la fonctionnalité écologique des habitats. Ces habitats, les marais côtiers du Pertuis Charentais, sont reconnus pour leurs forts enjeux écologiques, économiques et sociaux dont dépendent les populations locales. Ces écosystèmes essentiels hébergent une large diversité de composantes biotiques dont la présence est plus au moins visible socialement. Pouvoir appréhender les mécanismes de perception liée aux valeurs de ces composantes et identifier de quelle façon elles s'intègrent dans des processus de patrimonialisation de la nature représentent un enjeu majeur pour la conservation de ces milieux. Le chapitre suivant a pour objectif de lier les domaines des sciences humaines et sociales à ceux de l'écologie pour comprendre de quelle façon une composante biotique peu à non-perçue, l'ichtyofaune, s'inscrit dans le patrimoine naturel d'un marais des Pertuis Charentais.

Chapitre 3

Étude des perceptions des usagers sur l'ichtyofaune et la fonctionnalité de son habitat

1. Introduction

1.1. Patrimoine naturel : bref historique et contexte

Au Moyen Âge, le patrimoine relève d'abord du fait religieux et du fait monarchique. Il vise à la sauvegarde et à la protection d'objets de valeurs (Babelon et Chastel 1994). Ce patrimoine privé est réservé à la seule élite. La notion de patrimoine connaît un tournant lors de la Révolution française alors que l'art (e.g., peinture, sculpture, gravure) est inventorié. Cet inventaire est ensuite élargi au cours du temps à la suite de l'intérêt croissant pour ce patrimoine et de l'élargissement continu de son périmètre. Cependant, en 1970 l'histoire de la notion de patrimoine intègre le rôle du public. Initialement hésitants, l'ensemble des citoyens français, cette fois-ci, en dehors des élites qui s'en préoccupaient déjà, commencent à contribuer à la définition du patrimoine, auparavant monopolisée par les institutions culturelles centralisées. À partir des années 1980, un transfert d'autorité s'opère entre l'élite éclairée et le public, passant du patrimoine privé au patrimoine collectif. Au même moment, le ministère de la Culture invite désormais le public à enrichir les collections et les listes patrimoniales par ses suggestions (Le Hégarat 2015). Le patrimoine passe alors d'un symbole de l'unité de la Nation à une ressource de développement du territoire (Landel et Senil 2009).

Le patrimoine et sa définition sont en constante évolution selon l'histoire, l'évolution des valeurs et des changements sociaux. L'évolution de sa définition rend cette notion complexe, dans son sens et son application (Le Hégarat 2015). Les premières définitions se restreignent à la culture matérielle (Babelon et Chastel 1994) puis s'élargissent au cours du temps avec la reconnaissance de l'environnement, de l'architecture industrielle et des œuvres de toute nature (Choay 2019). En 1989, Ollagnon définit le patrimoine comme « l'ensemble des éléments matériels et immatériels qui concourent à maintenir et à développer l'identité et l'autonomie de son titulaire dans le temps et dans l'espace par l'adaptation au milieu évolutif » (Ollagon, 1989).

L'intégration des éléments « naturels » dans le patrimoine n'est donc pas une évidence (Bouisset et Degrémont 2013). Ce n'est qu'en 1967, en France, que le décret définissant les parcs Naturels

Régionaux déclare qu'un territoire peut être classé dans cette catégorie en raison de « *la qualité de son patrimoine naturel et culturel* » (Lefevre 1990). La mondialisation de la notion de patrimoine naturel a lieu en 1972, grâce à la convention de l'UNESCO liée à la protection du patrimoine mondial, culturel et naturel. À la suite de l'engouement suscité par le mouvement mondial, l'administration française propose une première définition : « *le patrimoine naturel se comprend d'abord en énonçant simplement ses principales composantes, les eaux continentales et marines, le sol, l'air, les matières premières et énergétiques, les espèces animales et végétales* » (Commission interministérielle des comptes du patrimoine naturel 1986). L'association des termes « patrimoine » et « naturel » fait ici appel à la protection et à la considération de la nature en tant qu'élément du patrimoine historique et culturel (Portal 2010). L'inventaire national du patrimoine naturel (INPN, 2023), le définit comme étant « *Notion double de patrimonialité qui évoque une notion de valeur intrinsèque et notion de besoin de conservation, voire de gestion de restauration. Le patrimoine naturel concerne la biodiversité et le patrimoine géologique* »¹⁶. De ce fait, la nature modifiée « non sauvage » n'a pas été négligée, car elle constitue également une source de patrimonialisation. En effet, les villes se sont développées en s'appuyant sur ces éléments naturels faisant partie de leur histoire et de leur culture (Ministère de la Culture et de la Communication 2014). Cette évolution de la notion de patrimoine passe ainsi de la volonté de retenir ce qui appartient au passé à un nouveau regard sur le patrimoine, « *marqué par l'obsession de ce que l'humanité devait léguer* » (Héritier et Mottin 2009). Dès lors, il devient donc essentiel de prendre en charge la gestion des milieux naturels afin de préserver leurs qualités environnementales pour pouvoir les léguer aux générations futures.

Deux disciplines s'occupent de conférer le statut patrimonial à un objet naturel. D'une part les sciences humaines et sociales, pour lesquelles le statut patrimonial met l'accent sur les processus sociaux liés aux caractères hérités, transmissibles, culturels ou identitaires des objets naturels ou au travers des modifications des paysages façonnés par l'homme, de diversité variétale ou savoir locaux liés à la nature (Micoud 2004). D'autre part, le domaine de l'écologie considère rarement le patrimoine naturel en tant qu'objet de recherche à part entière, ce qui rend ce concept un peu flou dans cette discipline (Maître d'Hôtel et Pelegrin 2012). Cependant, le statut patrimonial est généralement lié à la rareté, à la vulnérabilité, à l'endémisme¹⁷ des espèces ou à des habitats spécifiques. Ces critères sont souvent liés au caractère « emblématique » ou « remarquable » de ces éléments, pour un territoire, créant ainsi un premier lien avec sa dimension culturelle (Bouisset et Degrémont 2013).

¹⁶ INPN. 2023a. « Glossaire de l'inventaire national du Patrimoine Naturel ». <https://inpn.mnhn.fr/informations/glossaire/liste>

¹⁷ Espèces endémiques : Espèce ayant une localisation géographique très limitée à l'échelle d'un pays ou d'une île (INPN 2023a)

Pour conférer son statut patrimonial à un objet naturel, un processus de patrimonialisation débute par l'appropriation de cet objet naturel par un individu ou groupe social constitué d'acteurs locaux (c.à.d., gestionnaires et experts en environnement ; les autorités gouvernementales ; les organisations de conservation ; les propriétaires fonciers ; scientifiques ; citoyens), appelé groupe patrimonial, qui apporte un sens à cet objet et qui s'identifie à travers lui (Leniaud 1992). La volonté de patrimonialiser un objet commence par sa sélection qui, dans le cas du patrimoine naturel, passe généralement à travers une expertise écologique permettant au groupe patrimonial de justifier la valeur patrimoniale de l'espace ou de l'élément. Les expertises consistent à faire un recensement et une justification patrimoniale de certains éléments naturels considérés comme significatifs, qui accompagnent et justifient la création d'espaces protégés visant à conserver ces éléments naturels (Depraz 2008). Après la sélection des éléments à conserver ou de l'espace patrimonial, le groupe patrimonial devient généralement le titulaire et le gestionnaire de celui-ci. Ainsi, il s'engage à la conservation, à l'exposition et la valorisation de son identité pour la transmettre aux générations futures (Ramat 2018; Di Méo 2007). Les critères de sélection sont variés passant de l'espèce emblématique, historique et culturelle à l'espèce suivant des caractéristiques fondées sur la richesse et la rareté d'espèces faunistiques et floristiques, à l'ensemble des écosystèmes, ainsi qu'à leurs vulnérabilités et statuts de protection face à l'ampleur des menaces qui les affectent (Godet 2010; Bouisset et Degremont 2013). A travers cette expertise, l'habitat ou l'espèce, témoigne donc de sa valeur patrimoniale et peut donc être protégé régionalement par classement, selon différents critères, par exemple par la création de zones naturel d'intérêt floristique et faunistique (ZNIEFF) ou encore classer en tant que zone natura 2000. Ces classements établis par le groupe patrimonial, en l'occurrence les acteurs naturalistes locaux et sont validés par les conseils scientifiques régionaux du patrimoine naturel. Une fois que l'objet naturel est désigné comme étant patrimonial, le groupe patrimonial s'assure de sa valorisation et d'en conserver la qualité biologique et les dynamiques naturelles.

Initialement, le concept de patrimoine est principalement associé aux espèces plutôt qu'aux écosystèmes en eux-mêmes (Sacca et Cubizolle 2008). Plutôt que de considérer les objets naturels un à un, Sacca et Cubizolle 2008 proposent de considérer l'ensemble de l'écosystème et de son fonctionnement en tant que patrimoine. Ceci mène aussi à considérer les interactions entre les composants biotiques et abiotiques qui maintiennent l'équilibre dans le milieu (Demangeot 2014). En considérant les écosystèmes dans leur ensemble, examiner les fonctions assurées par ces systèmes relève de l'évidence.

1.2. Valeurs patrimoniales rattachées aux marais côtiers et à l'ichtyofaune

L'appropriation de la Nature par l'Homme l'amène à la considérer comme une ressource qui apporte des fonctions qui nécessitent d'être protégées et conservées, ce qui implique un coût. En effet, la perte de la biodiversité, qui résulterait d'une pollution par exemple, peut entraîner la perte d'une fonction. L'attribution d'une valeur monétaire à la nature permettrait d'estimer de manière chiffrée les pertes subies par l'écosystème. Elle aurait pour objectif d'obtenir une évaluation des coûts et des bénéfices résultant de la protection de la biodiversité (Gautier 1998). En 2012, la Fondation pour la Recherche sur la Biodiversité¹⁸ propose de qualifier et d'évaluer les valeurs de la biodiversité (Maître d'Hôtel et Pelegrin 2012). Les bénéfices apportés par l'écosystème, appelé services écosystémiques, font référence à la valeur instrumentale de la nature. Ceci renvoie à la valeur économique de biodiversité, laquelle fournit des ressources et des services utiles ou indispensables au fonctionnement des sociétés humaines (Maître d'Hôtel et Pelegrin 2012). Ce concept est vite débattu par un point de vue éthique jugé anthropocentriste, qui reflète la prévalence de l'homme sur la nature dans la pensée occidentale, pour laquelle il existe une séparation radicale entre l'homme et la nature (Maître d'Hôtel et Pelegrin 2012). Cependant, le concept de « biodiversité » en lui-même place l'espèce humaine au même rang que le reste du monde du vivant. Attribuer un prix à la biodiversité et, plus largement, à l'écosystème qui les abrite permet de lier des concepts écologiques et socio-économiques. La recherche s'attèle rapidement à ce concept du fait de l'ampleur monétaire qu'impliquent les conséquences de sa perte (voir chapitre 1 ; Costanza et al. 2014; Moreno-Mateos et al. 2015).

Les services rendus par les zones humides représentent un large pourcentage des services fournis par l'ensemble des biomes aux hommes, à l'échelle de la planète (Costanza et al. 1997). Les marais côtiers fournissent de nombreux services écosystémiques (Costanza et al. 2014; Barbier 2013; Nichols et al. 2008; Purcell et al. 2020) dont voici quelques exemples non exhaustifs : ce type de milieu naturel est essentiel à la protection contre les submersions et l'élévation du niveau de la mer. D'une part, car leur végétation permet l'atténuation l'énergie des vagues et limite les phénomènes d'érosion et de sédimentation (Pethick 2002; Fairchild et al. 2021; Temmerman, De Vries, et Bouma 2012; Costanza et al. 1997). Lors de phénomènes climatiques extrêmes, leur superficie permet de servir de zone d'expansion, limitant l'élévation des niveaux d'eau sur le milieu terrestre (Åhlén et al. 2022). D'autre

¹⁸ Biodiversité : « tissu vivant de la planète », soutien fonctionnel des écosystèmes (et par conséquent des sociétés humaines). Il doit être envisagé comme un système dynamique, sa valeur totale dépassant largement la simple somme de ses composantes individuelles (Maître d'Hôtel, 2012).

part, les marais jouent un rôle déterminant dans la régulation et l'atténuation du changement climatique (Valiela, Rutecki, et Fox 2004; Mitsch et al. 2013; Howard et al. 2017; Y. Wu, Zhang, et Rousseau 2020).

La notion de valeur écologique renvoie quant à elle à l'importance de la biodiversité dans la dynamique, le fonctionnement et la résilience¹⁹ des écosystèmes. Cette valeur fait référence au fonctionnement et la stabilité de l'écosystème à long terme. Contrairement aux services écosystémiques, les valeurs écologiques liées à la fonctionnalité des habitats sont hors marché. En effet, il est difficile d'estimer leur valeur économique, car ces fonctions ne sont pas directement liées à un service rendu à la société. Sous ce principe, la valeur écologique de la biodiversité n'est donc pas dotée d'un indicateur visible de valeur (Point 2010). Ce manque de reconnaissance participe à la sous-estimation de la valeur des écosystèmes (Xu et al. 2019). Toutefois, la valeur écologique ne peut pas être restreinte uniquement aux êtres humains (Maître d'Hôtel et Pelegrin 2012). Il s'agit du domaine de l'écologie fonctionnelle où l'on utilise la notion de fonction écologique dans le but de tenir compte de la complexité des interactions liées au fonctionnement naturel des écosystèmes sans développer la multitude d'approches d'espèce à espèce plus complexe a intégré en termes de gestion et compréhension des systèmes et par conséquent une démarche plus intégrative que le fait de s'intéresser uniquement d'un point de vue utilitaire pour les usages comme le sont les services écosystémiques. Par exemple, les zones humides côtières assurent des fonctions écologiques essentielles en tant qu'habitat d'intérêt pour une grande variété d'espèces et d'organismes incluant les invertébrés, les poissons ou encore les oiseaux (Teal 1962; Kneib 1997; Rosenberg, Noon, et Meslow 1997). Pour les poissons, les marais côtiers, qu'ils soient doux ou salés, favorisent l'accomplissement des cycles de vie de l'ichtyofaune (Copp 1997; Zeug et Winemiller 2008). Les zones humides assurent la fonction de refuge (Laffaille, Feunteun, et Lefeuvre 2000), de ressource trophique (c.à.d., alimentaires ;Kneib 1997), d'habitat essentiel pour la reproduction (Able et al. 2008) et de nourricerie (c.à.d., croissance et développement des poissons juvéniles ; Beck et al. 2001; Cattrijsse et Hampel 2006). Ces fonctions sont plus largement détaillées dans le chapitre 1. En retour, par leur simple présence dans l'écosystème, les poissons jouent un rôle profitable au marais (Holmlund et Hammer 1999; Cattrijsse et Hampel 2006; Wilson et al. 2009). Tout d'abord, les poissons participent à l'équilibre et à la dynamique des réseaux trophiques entre proies et prédateurs. De plus, ils ont une fonction de régulation : par exemple en contribuant à la transformation, à la vectorisation et à l'excrétion de carbone ou d'autres éléments biochimiques (Holmlund et Hammer 1999; Valiela, Rutecki, et Fox 2004; Wilson et al. 2009). Certaines espèces participent activement à la redistribution

¹⁹ Résilience écologique : capacité d'un écosystème à retrouver un fonctionnement normal après avoir traversé des perturbations importantes (Holling, 1973).

des substrats et aux processus sédimentaires (Field-Dodgson 1987; Flecker 1992). Les poissons favorisent l'épuration des habitats en exportant les matières organiques, d'une part grâce aux espèces migratrices et augmentant les charges en nutriments (en particulier l'azote) d'autre part, ce qui participe à augmenter la productivité du phytoplancton et stimule la croissance de macrophytes, augmentant ainsi la capacité épuratrice du milieu (Norkko 1998; Nixon 2003; Valiela, Rutecki, et Fox 2004). En outre, ils contribuent au maintien de la biodiversité génétique des espèces et des écosystèmes (Piorski et al. 2008).

D'autres valeurs sont aussi identifiées, comme la valeur intrinsèque, c'est-à-dire la valeur de la biodiversité en elle-même et pour elle-même, sans considérer son usage éventuel. Cette valeur implique un devoir moral de respect envers la biodiversité qui doit être préservée (Maître d'Hôtel et Pelegrin 2012). Ce concept fait référence à la valeur non instrumentale de la biodiversité, indépendante de l'Homme et de son utilité pour lui (culturelle, sociale ou économique ; Maris 2007). Par exemple, selon cette valeur intrinsèque, les marais côtiers ainsi que la biodiversité qu'ils hébergent sont considérés et valorisés pour leur simple existence.

Les valeurs de la biodiversité identifiées par la fondation pour la recherche sur la Biodiversité relèvent aussi du domaine des sciences humaines et sociales. Ainsi, la valeur patrimoniale correspond à la valeur culturelle, identitaire et historique de la biodiversité. Cette valeur patrimoniale procure à des éléments de la biodiversité ou à des processus écologiques, un statut de patrimoine à conserver, pour le présent et pour les générations futures (Maître d'Hôtel et Pelegrin 2012). Ainsi, les notions de valeur patrimoniale et de patrimoine naturel se font écho, et ce, notamment dans le cadre d'analyses pluridisciplinaires (Maître d'Hôtel et Pelegrin 2012). Le patrimoine des marais peut concerner plusieurs domaines culturels, paysagers ou naturels. Le patrimoine culturel est lié par exemple au marais par les éléments de production de celui-ci (e.g., saliculture, ostréiculture) ainsi qu'aux éléments architecturaux qui le composent. Le domaine du patrimoine paysager est quant à lui lié à l'esthétisme, la structure ou au cadre de vie qu'offrent les marais. Enfin, le domaine du patrimoine naturel concerne la biodiversité (e.g., faune et flore) et les différentes mosaïques d'habitats présentes dans cet écosystème.

Afin d'identifier quels éléments naturels à vocation patrimoniale présentent les marais, le groupe patrimonial s'approprie l'objet ou l'espace naturel qu'il conçoit comme étant patrimonialisable au travers de valeurs et de fonctions, comme celles présentées ci-dessus, mais aussi au travers de sa perception liée à l'affect et à la relation qu'il entretient avec cet espace naturel. En effet, les valeurs sont déterminantes, car « *chaque individu possède sa propre liste de ce qu'il entend par patrimoine, va projeter ses propres valeurs et finalement construire le patrimoine* » (Bouisset et Degremont 2013).

Néanmoins, ces valeurs reposent sur le vécu de chaque individu et sur sa perception de son environnement.

1.3. Appréhender la façon dont l'ichtyofaune s'intègre dans l'identité patrimoniale du marais

En géographie, l'approche comportementale permet de s'intéresser à la perception qu'ont les personnes de leurs environnements et à la prise de décision des acteurs publics (Gumuchian, Marois, et Fèvre 2000). La perception est propre à chaque individu, elle est liée à la relation de l'individu avec son environnement, dont les espèces qui le constituent. « *De manière générale, la perception se définit comme la fonction par laquelle l'esprit, le sujet, se représente, pose devant lui les objets* » (Dupré 2006). Cette approche cherchant à étudier les liens entre l'homme et l'animal fait appel au sens propre de chaque individu. « *Le terme perception renvoie aux mécanismes perceptifs et aux phénomènes cognitifs qui rendent possible l'élaboration d'images* » (Gumuchian 1991), et cette perception est constitutive de la représentation que l'individu se fait de son environnement (Lemesle 2022). De cette façon, chaque perception est complexe et est construite individuellement, liée par exemple à l'affect²⁰ pour certaines espèces (Driscoll 1995; Duffaut 2019) ou à des facteurs sociaux suivant la culture et l'histoire (e.g., emblèmes nationaux ; Kellert 1985).

Dans le cadre de cette thèse, nous proposons de s'intéresser à l'ichtyofaune des marais, comme décrit précédemment, un compartiment trophique clé de la biodiversité et du fonctionnement de l'écosystème à l'origine de nombreux services écosystémiques (pêche, tourisme, flux et séquestration de carbone; Holmlund et Hammer 1999; Cattrijsse et Hampel 2006; Wilson et al. 2009; Valiela, Rutecki, et Fox 2004). Des études antérieures ont exploré la perception patrimoniale de divers éléments patrimoniaux, mais aucune ne se concentre sur l'ichtyofaune (Ramat 2018; Gelot 2019; Bergossi 2019). Selon un précédent rapport (Ramat 2018), l'ichtyofaune « relève davantage de ce que l'on peut qualifier de non-visible ». Le terme « non-visible » désigne, ici, les éléments naturels qu'une personne ne voit pas sans chercher explicitement à les voir (Lemesle 2022). A la différence des oiseaux que l'on voit et entend, les poissons sont moins visibles, ce qui rend leur perception plus complexe. Cette réflexion mérite d'être approfondie pour déterminer sa véracité, mais aussi pour comprendre quels sont les facteurs limitants la perception de ce compartiment biologique.

²⁰ Affect : Sentiment ou émotion personnelle entraînant des réactions affectives

Afin d'appréhender la façon dont l'ichtyofaune s'intègre dans l'identité patrimoniale du marais nous allons caractériser la perception des usagers du marais de Tasdon.

Notre site d'étude, le marais de Tasdon, est situé en périphérie des communes de La Rochelle et Aytré, sur le littoral Atlantique en Charente-Maritime. Ce marais, situé en arrière-côte, est un espace protégé où les usagers bénéficient d'activités de loisirs, telles que la pêche, la promenade, l'observation d'oiseaux de rivage. Ce marais d'eau douce inscrit en tant que Zone Naturelle d'Intérêt Écologique, Faunistique et Floristique (ZNIEFF) de type 1, a connu des changements importants à la suite de l'aménagement hydrologique et à la reconnexion aux eaux côtières qui avaient été interrompues pendant des décennies. Ce projet visait aussi à promouvoir « la nature en ville » en créant des aménagements d'espaces de promenades et de loisirs (e.g., passerelle en bois et mirador) pour accueillir davantage d'usagers au sein du marais (Fig. 3.1).



Figure 3.1. Carte schématique du marais de Tasdon et localisation des différents aménagements. Crédit : Thierry Guyot.

Dans le but d'étudier les perceptions des usagers vis-à-vis des poissons et des processus écologiques liés à leur habitat, nous avons mis en place des entretiens semi-directifs dans le but de mettre en place un questionnaire. Dans un premier temps et de façon exploratoire, des entretiens semi-directifs avec un petit échantillon (n=7) ont été effectués à partir d'un guide d'entretiens construit selon les objectifs de l'étude, ici détaillé plus bas, puis grâce à la littérature. Dans un deuxième temps, un questionnaire a été administré sur un échantillon plus large. De cette façon le guide d'entretiens a permis de mieux définir les questions administrées lors du questionnaire et d'adapter le vocabulaire utilisé dans un objectif pédagogique. Les facteurs de perception des usagers ont été étudiés via les prismes des espèces, des valeurs et des fonctions écologiques du marais et de l'ichtyofaune.

La littérature révèle que la perception des usagers peut être influencée par plusieurs caractéristiques (Duffaut 2019). Tout d'abord, elle est liée à des caractéristiques individuelles comme le genre, l'âge, ou la profession (Williams, Ericsson, et Heberlein 2002; Bjerke et Østdahl 2004; Cailly Arnulphi, Lambertucci, et Borghi 2017). Les caractéristiques liées aux espèces animales ont aussi une influence sur la perception de l'individu, elle peut être liée à l'esthétique ou au comportement, et suscitent subjectivement différentes appréciations ou dépréciation des espèces (Kellert 1985; Bennett-Levy et Marteau 1984).

Il peut aussi s'agir d'une perception plus collective liée aux espèces emblématiques, historique ou symbolique (Kellert 1985), ce qui participe au sentiment d'attachement et plus largement d'affect pour l'espèce (Duffaut 2019). D'autre part, des facteurs peuvent aussi être liés à la relation entre l'individu et l'espèce, leurs expériences vécues (Serpell 2004) ou encore de la fréquence des rencontres (Bjurlin et Cypher 2005). Par ailleurs, l'utilité peut aussi représenter un facteur influençant la perception (Driscoll 1995), liée par exemple aux valeurs instrumentales de l'espèce ou à ses services écosystémiques.

Ces travaux questionnent la perception des usagers des marais en regard de l'ichtyofaune et la fonctionnalité de son habitat. En effet, comme vu au chapitre 1, les fonctions des écosystèmes constituent un point d'entrée majeur pour appréhender les équilibres et les trajectoires de ces écosystèmes. En outre, les travaux en sciences sociales préalablement cités portent en grande partie sur la perception et l'appréhension par les usagers des éléments naturels, mais peu sur les processus ou les fonctions de ces écosystèmes.

En nous appuyant sur ces éléments de cadrage, nous avons pu formuler les hypothèses suivantes :

La première hypothèse est que le **type d'usagers** (âge, genre, métier, niveau d'étude) est un facteur déterminant qui influence la perception. D'autres études nous permettent d'anticiper cette influence (Williams, Ericsson, et Heberlein 2002; Cailly Arnulphi, Lambertucci, et Borghi 2017; Ramat 2018; Duffaut 2019). Pour ceci, chaque variable sera questionnée en mettant en avant les paramètres de perception liés à chaque **usager**.

La deuxième hypothèse concerne les caractéristiques de l'**espèce** pour les usagers ; certaines espèces seront considérées en raison de l'esthétique, de l'affect, de l'histoire et ou encore de la symbolique. Les différentes valeurs d'une espèce perçues par les usagers seront analysées. Pour aller plus loin, les facteurs comme la fréquence d'observation, la curiosité et la connaissance pour les poissons seront interrogés pour analyser leur influence sur la perception des usagers (Duffaut 2019; Riepe et al. 2021; Kochalski, Riepe, et Arlinghaus 2022).

La troisième hypothèse questionne la perception des usagers vis-à-vis de la fonctionnalité (c.-à-d. le rôle) des habitats de l'ichtyofaune, mais aussi de la fonction des **poissons** dans cet **habitat**. L'hypothèse est que l'utilisateur perçoit certaines fonctions écologiques essentielles à la survie de l'ichtyofaune, mais ne perçoit pas le rôle des poissons dans l'habitat. Par conséquent, un décalage entre la perception des usagers et celle des scientifiques est attendu.

2. Approche et méthodes d'investigation

Les entretiens ont été réalisés dans le cadre du stage de master 2 de Dorian Lemesle en 2022 effectué au laboratoire LIENSs, co-encadré avec Nicolas Becu, sur la « perception de l'ichtyofaune par les usagers des marais de Tasdon et du Fier d'Ars : des enjeux de protection environnementale et de cohésion territoriale ». L'analyse des résultats de ces entretiens sera détaillée et ne concerne que le site du marais de Tasdon dans ce manuscrit. Ci-dessous, sont présentés les différentes méthodes d'enquête, les résultats des entretiens semi-directifs et la construction du questionnaire ainsi que l'analyse des résultats. Cette démarche visait à formaliser les différentes perceptions des usagers et à mieux comprendre les représentations entre les usagers, les espèces et les fonctions écologiques des marais perçues ou non perçues (visibles ou invisibles ; Barthou et al. 2019) dans le but d'en analyser le caractère patrimonial (sauvegarde, transmission, identité, bienfaits ; Rivaud et Cazals 2012) ou à vocation patrimoniale de l'ichtyofaune.

2.1. Critère et sélection des usagers des marais

La population visée par notre méthode d'investigation est les usagers du marais de Tasdon. Dans cette étude, les usagers sont des personnes utilisant le marais en habitant proche du marais, pour leurs loisirs, et même pour certains de leurs métiers. De ce fait, les usagers sélectionnés entretiennent un lien direct et régulier avec le marais. Ce premier critère de sélection a amené à exclure les touristes de la population échantillonnée (Ramat 2018). De ce contexte, il est attendu que la personne interrogée présente une perception du marais plus complexe, comprenant différentes dimensions cognitives, affectives, symboliques ou identitaires, appelées sens du lieu ou « sens of place » (Stedman 2002; Jorgensen et Stedman 2006). L'échantillonnage réalisé comprend donc : les résidents habitant à proximité du marais, les personnes appartenant à des catégories socio-professionnelles ayant des activités liées au marais (e.g. pêcheurs et milieux associatifs) ainsi que les agents publics liés au marais.

La catégorie des résidents correspond à des personnes vivant à proximité immédiate du marais de Tasdon. Sans qu'il ne soit défini de délimitation géographique stricte, les secteurs proches du marais ont été privilégiés. Les résidents ont été sollicités par du porte-à-porte ou par leur rencontre aux abords et dans le marais. Cette démarche a permis d'avoir un échantillon plus large sollicitant des personnes en contact direct avec le marais et donc davantage susceptibles de se sentir comme appartenant géographiquement au marais.

Les usagers socio-professionnels correspondent à ceux dont le métier, ou leur loisir est en rapport avec le marais (e.g., association, sortie nature ; pêcheurs, chasseurs). Il s'agit des personnes ayant un usage professionnel et/ou récréatif du marais. Y sont notamment inclus l'association de pêcheurs avec la fédération de pêche (AAPPMA Gardon Rochelais), le relais nature ou le centre équestre qui est à proximité directe du marais.

Enfin, les acteurs publics se réfèrent aux gestionnaires publics du marais, et aux collectivités territoriales à travers leurs élus et leurs instances de gestion (Ville de La Rochelle, Office Français de la Biodiversité (OFB)). Ces derniers ont un engagement professionnel ou politique qui induit une action plus ou moins directe sur le marais de Tasdon. Ces instances valorisent les caractéristiques patrimoniales au travers d'une politique de promotion du territoire, d'aménagements et d'une aide financière.

Les personnes interrogées étaient parfois impliquées dans plusieurs rôles ou catégories d'acteurs (Gumuchian et al. 2003). Cela était souvent le cas lorsque des individus résidant proche du marais, y travaillent et y soient actifs au sein d'organisations associatives locales, et cumulent donc plusieurs fonctions au sein du marais. Afin de ne pas assigner arbitrairement ce type de profil complexe dans une seule catégorie, il a été convenu qu'une même personne pourrait être caractérisée au travers de plusieurs types d'acteurs (Latour 2006).

2.2. Enquête exploratoire

Des enquêtes exploratoires par entretiens ont été mises en place en mai et juin 2022 afin de collecter, sur un échantillon réduit d'usagers du marais de Tasdon, les perceptions dominantes de l'ichtyofaune et des fonctions écologiques du marais pour et par ce taxon. Cette phase exploratoire avait pour objectif de servir de base pour la construction d'un questionnaire, qui sera détaillé par la suite (paragraphe 2.3), cibler le choix des usagers du marais de Tasdon puis prendre contact avec eux pour faciliter les démarches de sollicitations par la suite. Étant une phase exploratoire, le traitement et l'analyse de ces données ne seront pas précisés dans ce manuscrit. Toutefois, nous présenterons brièvement la méthodologie de cette enquête et les enseignements retenus pour la réalisation de l'enquête par questionnaire.

Ces entretiens ont concerné un groupe restreint de 7 usagers du marais de Tasdon, dont 2 acteurs publics, 2 résidents et 3 usagers socio-professionnels. Le guide d'entretien est semi-directif, c'est-à-

dire que l'entretien consistait à recueillir le discours par thématiques dont l'ordre peut varier selon la réactivité de l'enquêté, contrairement à l'entretien libre où le discours est continu et que les questions ne sont pas préparées à l'avance ou l'entretien dirigé où l'enquêté répond précisément à des questions dans l'ordre (Imbert 2010). Cette méthode permet d'orienter les thématiques du discours tout en laissant un peu de liberté pour obtenir des informations vers le but poursuivi. Le guide d'entretien comporte 13 questions administrées une seule fois par enquêté individuellement (voir Annexe 2.S1), ce qui représente une durée d'entrevue de 15 à 40 min. Les trois premières questions permettent de présenter l'utilisateur (fonction, catégorie d'acteurs) et de connaître son rapport d'usage aux marais. Les questions 4,5,6, 7 et 8 sont destinées à évaluer la perception des usagers en rapport avec valeurs et connaissance des poissons. La question 9 vise à comprendre la perception entre les usagers et le marais dans le temps. Enfin, les 2 dernières questions se concentrent sur la perception de la façon dont l'ichtyofaune utilise le marais et les apports de l'ichtyofaune au marais. Les entretiens ont été effectués en utilisant une grille d'analyse qui permet des évaluations thématiques, catégoriques, puis transversales (Annexe 2.S1). Cette analyse a révélé des tendances dans les perceptions des usagers vis-à-vis du marais et des poissons (Annexe 2.S2).

Cette phase exploratoire a permis de commencer à répondre aux hypothèses. La première hypothèse semble être corroborée puisque les acteurs publics et les personnes ayant grandi près du marais témoignent d'une connaissance et d'une perception *a priori* plus complexe que les autres usagers. Concernant la deuxième hypothèse, une espèce se distingue : l'anguille est plus identifiée que les autres espèces, tandis que quatre enquêtés la décrivent comme ayant une vocation patrimoniale. De façon inductive, ces résultats préliminaires ont permis de formuler une nouvelle hypothèse : Pour les usagers, les poissons des marais et certaines espèces pourraient être perçus comme faisant partie intégrante du patrimoine par les usagers. Enfin, la dernière hypothèse concernant la perception des fonctions semble être validée pour la fonction trophique. Néanmoins, les autres fonctions ne semblent pas être perçues par l'intégralité des usagers. De la même façon, ces fonctions n'ont pas été reliées à une espèce en particulier. Même si certaines fonctions ont été citées par les usagers, certaines autres ne semblent pas être perçues par les usagers. Il semble que la complexité soit un facteur clé dans la perception ou la non-perception de ces fonctions. Toutefois, une autre fonction, qualifiée d'action, a été énoncée par les usagers : c'est le cas de « l'apport de vie » faisant référence à la valeur intrinsèque des poissons. D'une part, ces premières pistes ont permis d'améliorer le questionnaire et de l'adapter à une plus grande audience dans le cadre de l'enquête par questionnaire semi-directif. L'adaptation s'est faite dans un premier temps par la formulation. Des questions supplémentaires ont été posées à la suite de l'identification d'espèces perçues comme étant à vocation patrimoniale. Les entretiens ont conforté dans le choix d'échantillonnage et ont permis une première prise de contact avec les usagers.

D'autre part, ces entretiens ont permis d'affiner les futures questions concernant la perception par les usagers des fonctions écologiques des marais pour l'ichtyofaune en utilisant un vocabulaire proche de celui utilisé par les interroger, de façon à ne pas susciter l'incompréhension et de favoriser l'expression personnelle (De Singly 2016).

2.3. Enquête par questionnaire

Grâce à l'identification de profils de perception menée dans la phase exploratoire et à l'ajustement du questionnaire. Le questionnaire a été mis en place pour comprendre les différentes perceptions des usagers et identifier les éléments structurants de cette perception à partir d'un échantillon de plus grande taille. Cette technique vise à collecter des données quantitatives via la parole des enquêtés. Ces enquêtes permettent de 1) caractériser les usagers et les usages du marais au travers des profils des usagers (caractéristiques individuelles) et du type d'usage (métier, loisir ou niveau de fréquentation du marais : occasionnel ou régulier), et 2) de déterminer quels facteurs pourraient influencer les perceptions des usagers (connaissance du marais et des poissons, curiosité, affect ou profil de l'utilisateur). Cette méthode permet de collecter les données et de les analyser pour des échantillons plus larges tout en pouvant les comparer à d'autres sites d'étude ou quand l'échantillon est assez grand de généraliser à une population par exemple (Paillé et Mucchielli, 2021).

Au total, 76 usagers du marais de Tasdon ont répondu au questionnaire incluant : 33 résidents, vivant à proximité directe du marais, parmi lesquels la tranche d'âge de 60-74 et le genre féminin étaient surreprésentés par rapport à la population rochelaise (Insee); 25 usagers socio-professionnels appartenant à la fédération de pêche et milieux associatifs ; et 18 acteurs publics, dont le personnel de collectivités, les gestionnaires du marais et les élus (Tableau 3.1). Le questionnaire a été administré de juin à juillet 2022 et pendant approximativement 5 minutes, le formulaire étant rempli par l'enquêteur.

Tableau 3.1. Plan d'échantillonnage des usagers ayant répondu au questionnaire selon leur structure d'appartenance ou tranche d'âge. En gras, les tranches d'âge surreprésentées dans l'échantillon.

Structure d'appartenance		Tranche d'âge personnes majeures à La Rochelle en 2019 (Insee)		Tranches d'âge de l'échantillon enquêté	Genre	
Acteur public 18 usagers	Personnel de collectivité territoriale Gestionnaires et suivi de milieu Elus					
Socio-professionnel 25 usagers	Fédération de pêche (AAPPMA Gardon Rochelais) Relais nature Centre équestre	Résident 33 usagers	18-29 23,04% 30-44 19,32% 45-59 21,27% 60-74 22,24% ≥ 75 14,10%	6% 13% 21% 42% 18%	Homme	10
					Femme	23

Le guide du questionnaire a été élaboré en suivant la typologie de Gumuchian, Marois, et Fèvre (2000), en se basant sur les hypothèses issues des réponses du questionnaire exploratoire. De plus, la formulation des questions a suivi les principes encourageant l'expression personnelle, conformément aux règles énoncées par De Singly (2016). L'administration du questionnaire s'est déroulée uniquement en direct, ce qui a permis de minimiser le biais de connaissances acquises *a posteriori*, tout en facilitant la clarté des questions pour les usagers (par exemple, en fournissant des questions relance simplifiées ou en expliquant le vocabulaire).

Plusieurs types de questions ont été choisies : fermés, dichotomiques, de reconnaissance, à choix multiples, avec classement, ainsi que deux questions ouvertes (questionnaire disponible en Annexe 2.S3). Au total, le questionnaire comporte 15 questions réparties en cinq axes principaux. Le premier (questions 1 à 6) vise à caractériser la relation entre l'utilisateur, le marais et l'ichtyofaune (e.g. rapport d'usage, fréquence d'observation, valeurs des poissons pour l'utilisateur, connaissance des espèces). La curiosité de l'utilisateur et la perception qu'il a des poissons ont aussi fait l'objet de questions. Le deuxième axe (questions 7 à 8) concerne la perception par les usagers de la vocation patrimoniale de l'ichtyofaune. Le troisième axe (questions 9 à 11) fait référence aux perceptions des usagers sur les relations écologiques entre le marais et les poissons. Enfin, le quatrième axe (questions 12 à 15) est lié aux informations personnelles (e.g., activité professionnelle, tranche d'âge, genre).

2.4. Traitement et analyse des données du questionnaire semi-directif

Les données ont directement été saisies par l'opérateur au moment des échanges au travers du logiciel d'enquête Sphinx. L'analyse des données a été faite en deux étapes : (i) La première phase est un tri à plat permettant de présenter et de visualiser les données pour chaque variable, dans le but d'identifier les valeurs et intérêts attribués à l'ichtyofaune. Le classement de ces intérêts et valeurs est le résultat d'une moyenne pondérée. (ii) La deuxième phase est un tri croisé qui a permis d'établir des liens entre plusieurs variables.

Plusieurs graphiques illustrent ces données en pourcentage ou en effectif de réponse (diagramme circulaire, histogrammes, nuage de mots) ainsi que des tableaux montrant l'effectif de réponse par catégorie. Les données issues du tri croisé, concernant les variables nominales ont été testées statistiquement avec un test d'analyse des correspondances (khi-2 de conformité) directement sur le logiciel Sphinx.

Le test de khi-2 de conformité a été utilisé pour comparer les effectifs de citations relatifs aux croisements des modalités de chaque variable relative au tableau de contingence. Un niveau de significativité statistique de 0,05 a été considéré pour ce test.

3. Résultats

Les résultats sont présentés en deux parties : l'analyse à plat des résultats d'enquêtes, puis l'analyse par tri croisé nous permettant d'investiguer plus précisément nos hypothèses.

3.1. Principaux résultats et analyse des enquêtes

3.1.1. Caractérisation des usagers ayant répondu au questionnaire

Plus de 76 personnes ont répondu au questionnaire, dont 44,3 % d'hommes et 55,7 % de femmes. Les résidents sont les plus représentés avec 43 %, suivi de 33 % d'usagers socio-professionnels et 24 % d'acteurs publics. La catégorie acteur public semble sous-représentée, cependant beaucoup de ces personnes présentent une double casquette étant résident ou étant actif dans des associations liées au marais, ce qui entraîne cette disparité. Les activités professionnelles des usagers comprennent une part importante d'employés et de retraités (70% des usagers au total), suivis des cadres et professions intellectuelles (13%). Au regard des données INSEE de l'agglomération de la Rochelle (Fig. 3.2 ; Annexe 2.S4), ces trois catégories professionnelles sont surreprésentées par rapport à la population rochelaise. Notons aussi, que les catégories « Profession intermédiaire » et « Ouvrier » sont les moins représentés dans l'échantillon.

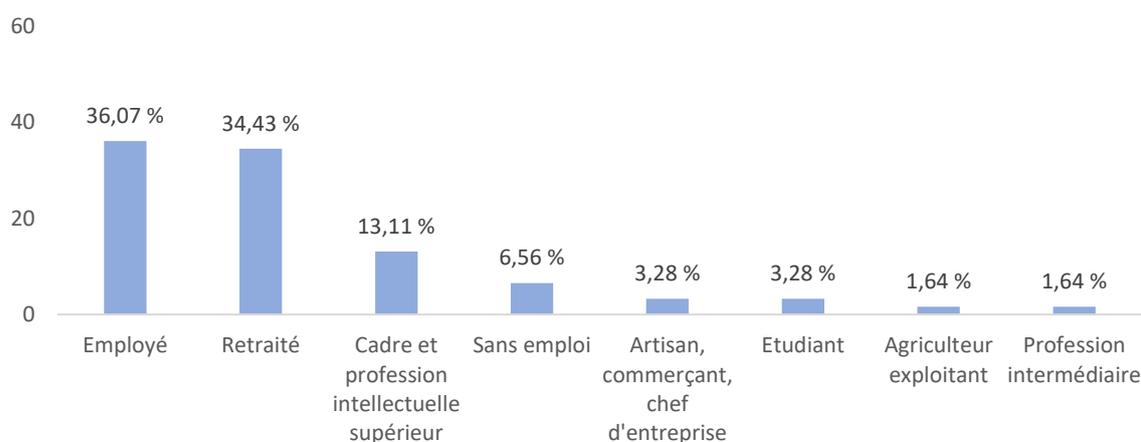


Figure 3.2. Activités professionnelles des usagers du marais de Tasdon en pourcentage (%). Le taux de réponse à la question était de 100 %.

En ce qui concerne l'âge des participants (Fig. 3.3), 36% des enquêtés appartiennent à la tranche 45 - 59 ans, et 27,8 % à la tranche 60-74 ans. Les tranches d'âge les moins représentées correspondent aux 18 -29 ans avec 8,1 % et les 75 ans ou plus avec 9,38 %. Selon les données de l'INSEE, les tranches 30-44 ans et 60-74 ans sont représentatives de la population de la Rochelle alors les 45- 59 ans sont surreprésentés et celle de 75 ou plus est sous-représentée dans l'échantillon (Annexe 2.S5). L'étude étant soumise au cadre légal, les mineurs n'ont pas été interrogés.

Concernant le niveau d'étude, il y a une nette surreprésentation des diplômés au sein de l'échantillon. Les diplômés de l'enseignement supérieur constituent près de 60 % de l'échantillon contre environ 30 % en moyenne à la Rochelle.

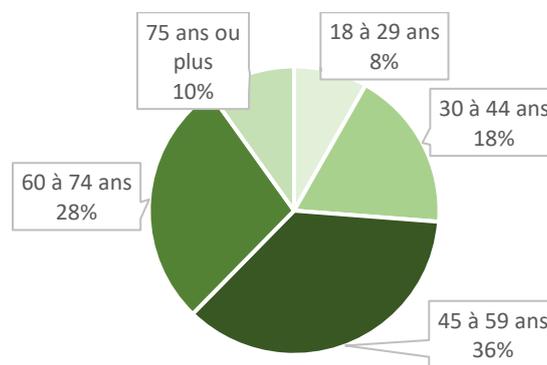


Figure 3.3. Répartition des tranches d'âge des usagers de Tasdon ayant été enquêtés en pourcentage (%). Le taux de réponse était de 100%.

3.1.2. Caractérisation du rapport d'usage du marais

L'usage du marais de Tasdon est principalement lié à des activités de loisir comme la promenade (70,5 % des usagers) et la pêche (8,2 %). 37,7 % des usagers enquêtés le fréquentent à travers leur métier, laissant à penser que le marais de Tasdon est un espace de loisir plutôt que d'activité de production (Fig. 3.4).

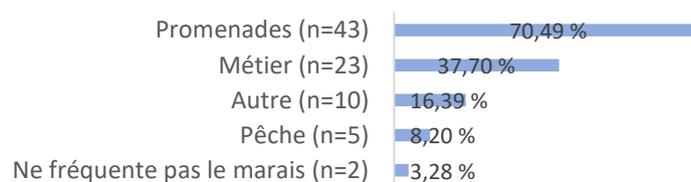


Figure 3.4. Histogramme des rapports d'usage du marais de Tasdon en pourcentage (%) et effectif de réponse sur 61 usagers. Le taux de réponse à la question était de 100% avec plusieurs choix possibles. La réponse 'autre' fait référence à la fréquentation du marais pour les jardins (n=9) et pour le cheval (n=1).

3.1.3. Perception de l'ichtyofaune

Fréquence d'observation des poissons (Fig. 3.5 a) : la fréquence d'observation entre les usagers et les poissons ne semble pas si évidente. En effet, si 41 % des usagers voient parfois ce taxon, et plus de 29 % n'en voient jamais, seulement 18 % des usagers en voient régulièrement et 5 % en voient souvent.

Curiosité pour les poissons (Fig. 3.5b) : À l'image des résultats obtenus pour l'occurrence des rencontres, la curiosité des usagers pour les poissons semble être disparate. Même si 31 % des usagers semblent être très curieux vis-à-vis des poissons, une proportion significative des enquêtés (26 %) admet n'avoir aucune curiosité pour ce taxon.

Informations lues ou vues concernant des poissons (Fig. 3.5c) : Les données montrent que 61 % des usagers à Tasdon n'ont jamais consulté ou recherché des informations sur les poissons.

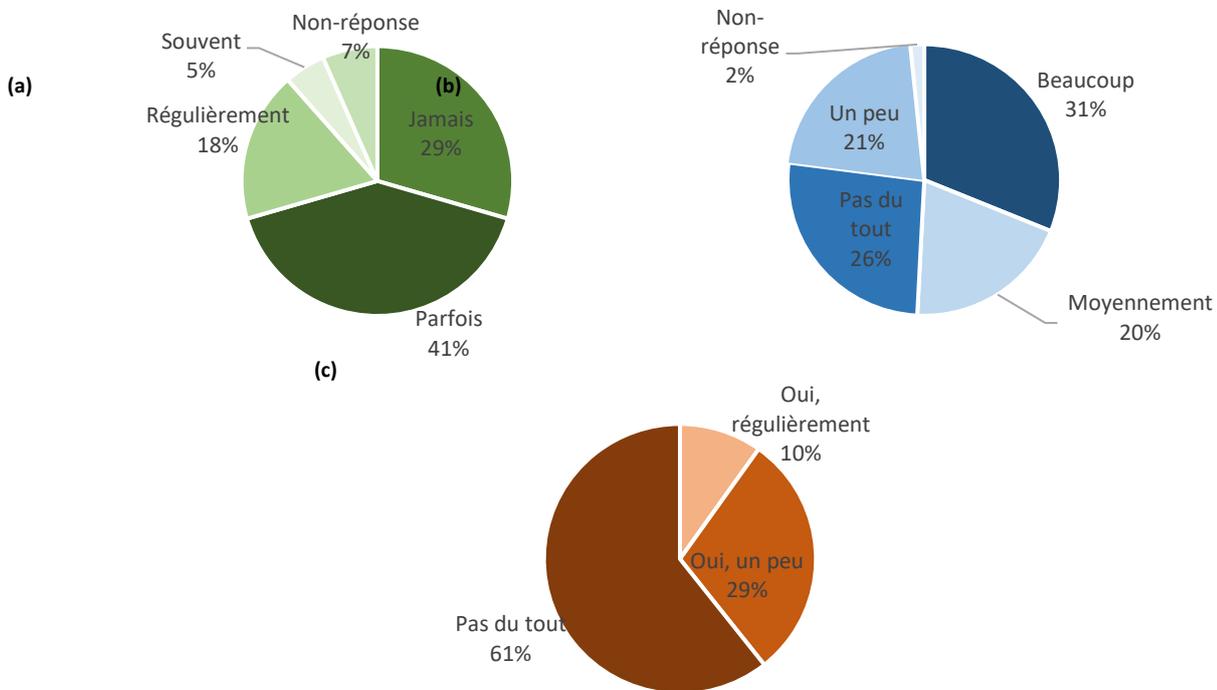


Figure 3.5. Diagrammes circulaires en pourcentage : De la fréquence d'observation des poissons à Tasdon (a). Le taux de réponse était de 93 % avec 57 usagers sur 61. Les modalités jamais, parfois, régulièrement et souvent ont été proposés aux enquêtés. De la curiosité pour les poissons des usagers (b). Le taux de réponse était de 98 % avec 60 usagers. Les modalités 'pas du tout', 'un peu', 'moyennement' et 'beaucoup' ont été proposées aux enquêtés. De l'information lue ou vue au sujet des poissons (c). Le taux de réponse de 100%. Les modalités 'pas du tout', 'oui un peu', 'oui, régulièrement' ont été proposées aux enquêtés.

Valeurs des poissons pour les usagers (Fig. 3.6) : Les résultats soulignent que, pour les usagers de Tasdon, la valeur écologique des poissons est primordiale avec 55 citations. Cependant, il est intéressant de noter que le loisir et la pédagogie sont également des valeurs importantes attribuées aux poissons, suggérant que les habitants considèrent ce taxon comme un élément de divertissement et d'éducation. Notons qu'environ un tiers des usagers perçoit la valeur de ressource alimentaire et la valeur patrimoniale des poissons (24 et 20 usagers sur 61, respectivement). Les autres valeurs identifiées relèvent de la valeur instrumentale de la nature (économique), mais aussi d'un aspect social, méditatif ou spirituel apporté par les poissons (détente, contemplation). Il en ressort tout de même que le marais, en dehors de sa dimension écologique, est avant tout vécu comme un espace de loisir, et pédagogique. Cependant, les fonctions identifiées correspondent au taxon « poissons » et non à une espèce de poisson en particulier. C'est pourquoi il est intéressant de regarder si une espèce en particulier ressort dans la perception des poissons.

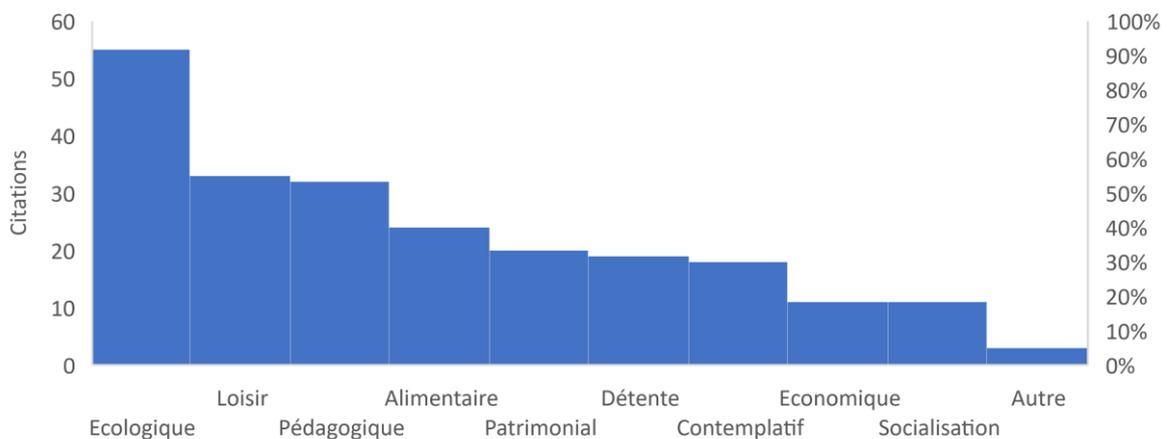


Figure 3.6. Histogramme des valeurs des poissons (en abscisse) selon les usagers du marais de Tasdon (en ordonnée, en pourcentage (%) et effectif de réponse), sur 61 usagers. Le taux de réponse à la question était de 100%. Aucune typologie de valeur n'a été proposée aux usagers. La réponse 'autre' fait référence aux valeurs « la vie », « pour eux-mêmes » et « social ».

Espèces perçues par les usagers (Fig. 3.7) : Les usagers du marais de Tasdon ont cité 18 espèces différentes qu'ils considèrent être présentes dans le marais. Les poissons les plus fréquemment cités par les usagers sont la carpe avec 32 citations et l'anguille avec 24 citations.



Figure 3.7. Nuage de mots des espèces considérées comme étant présentes au sein du marais citées par les usagers du marais de Tasdon. Les espèces n'ont pas été proposées aux enquêtés. La taille de chaque espèce est proportionnelle aux occurrences de citation.

Il a été demandé par la suite aux enquêtés s'ils considéraient que parmi les espèces citées se trouvaient des espèces invasives²¹ ou allochtone²². Seuls 19 usagers ont répondu à la question, dont 10 ont identifié des espèces telles que la gambusie qui est allochtone et la perche soleil qui est invasive en France métropolitaine. Cette observation peut refléter une préoccupation croissante concernant les espèces allochtones et leurs impacts sur l'écosystème local.

Vocation patrimoniale des poissons (Fig. 3.8) : Une grande majorité des usagers de Tasdon (91,5%) reconnaît que les poissons ont une vocation patrimoniale, ce qui souligne l'importance accordée à ces espèces. Cependant, seulement 16 usagers (moins de 10%) ont cité une espèce particulière, montrant qu'il est difficile de percevoir la valeur patrimoniale à l'échelle de l'espèce. Parmi les espèces citées, l'anguille est la principale espèce perçue comme étant à vocation patrimoniale avec 13 citations, suggérant qu'elle occupe une place particulière dans la perception des usagers.



Figure 3.8. Nuage de mots des espèces considérées comme étant à vocation patrimoniale selon les usagers du marais Tasdon. Les espèces n'ont pas été proposées aux enquêtés. La taille de chaque espèce est proportionnelle aux occurrences de citation. Citation des autres espèces : le brochet (2 citations), la carpe (1 citation) et le gardon (1 citation).

²¹ Espèce allochtone ou espèce exotique : espèce introduite par l'homme en dehors de son aire de répartition.

²² Espèce invasive ou espèce exotique envahissante : une espèce dont « l'introduction et/ou la propagation menace la diversité biologique », INPN.

Perception des valeurs des marais pour l'ichtyofaune (Fig. 3.9) : La fonction trophique du marais pour l'ichtyofaune a été identifiée par 57,40 % des usagers, suivie de la fonction habitat et la fonction reproduction (respectivement identifiée par 49,20 % et 47,50 % des usagers). La fonction nourricerie est la moins citée avec 9,80 % d'identification.

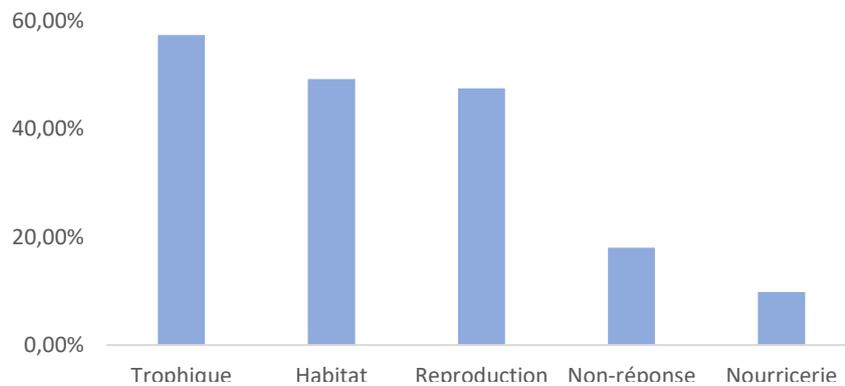


Figure 3.9. Fonctions écologiques du marais pour les poissons (en abscisse), identifiées par les usagers du marais de Tasdon (en ordonnée, %). Le taux de réponse de la question était de 82 % soit 50 enquêtés sur 61. Aucune fonction n'a été proposée aux usagers.

Perception des valeurs de l'ichtyofaune dans les marais (Fig. 3.10) : Les fonctions des poissons pour le marais comptent une participation supérieure à celle de des fonctions du marais pour les poissons, avec 58 réponses sur 61 enquêtés. La fonction ressource est clairement discernée par les usagers (70,50 %). Environ la moitié des usagers de Tasdon reconnaît les fonctions de régulation et d'apport de vie (identifiées toutes les deux par 54,10 % des usagers). Parmi les répondants ayant indiqué « autre », une personne a mentionné le rôle des poissons dans les cycles naturels, tandis qu'une autre a souligné leur contribution à l'apport de sédiments.

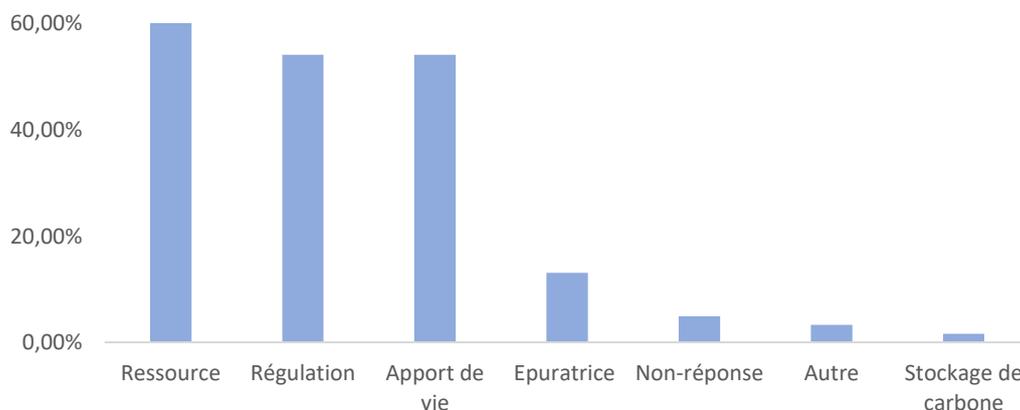


Figure 3.10. Les fonctions écologiques des poissons pour le marais (en abscisse), identifiées par les usagers du marais de Tasdon (en ordonnée, %). Le taux de réponse de la question était de 95% soit 58 enquêtes sur 61. Aucune fonction n'a été proposée aux usagers. Les fonctions 'autres' font référence à « cycles naturels » et « apport de sédiment »

3.2. Principaux facteurs influant sur la perception des usagers des marais

Les résultats présentés concernent les **facteurs individuels** influençant la perception de l'utilisateur, soit l'hypothèse 1. Le premier croisement entre **l'activité professionnelle (PSC)** et les réponses concernant les **rapports d'usages** du marais ont révélé que l'activité professionnelle des usagers influence significativement leurs rapports d'usage du marais (n=61, test de khi2, p-value= 0,03, ddl=28 ; Tableau 3.2). Les employés révèlent aller au marais pour leur métier à 68,2% et pour se promener à 54,2% (n=15 et n=12, respectivement). Les retraités tendent plutôt à se promener dans le marais à 90,5% (n=19). Notons aussi, que seul 3,3% des usagers ne vont jamais dans le marais. Il semblerait donc que les personnes travaillant dans le marais y retournent pour des activités de loisir.

Tableau 3.2. Tableau croisant les réponses concernant l'activité professionnelle et le rapport d'usage du marais de Tasdon en pourcentage de réponse (%) et effectif selon les variables. En bleu les variables sont surreprésentées significativement suite au test de Khi2 pour un effectif n =61, test de khi2, p-value= 0,03, ddl=28.

Statut \ Fréquentation	Métier		Promenades		Pêche		Ne fréquente pas le marais		Autre		N total
	N	%	N	%	N	%	N	%	N	%	
Agriculteur exploitant	0	0,0%	1	100,0%	0	0,0%	0	0,0%	0	0,0%	1
Artisan, commerçant, chef d'entreprise	2	100,0%	1	50,0%	1	50,0%	0	0,0%	0	0,0%	2
Cadre et profession intellectuelle supérieure	5	62,5%	5	62,5%	1	12,5%	0	0,0%	0	0,0%	8
Etudiants	1	50,0%	1	50,0%	0	0,0%	0	0,0%	1	50,0%	2
Employés	15	68,2%	12	54,2%	0	0,0%	1	4,5%	1	4,5%	22
Profession intermédiaire	0	0,0%	0	0,0%	0	0,0%	0	0,0%	1	100,0%	1
Retraités	0	0,0%	19	90,5%	3	14,3%	1	4,5%	7	33,3%	21
Sans Emploi	0	0,0%	4	100,0%	0	0,0%	0	0,0%	0	0,0%	4
Total	23	37,7%	43	70,9%	5	8,2%	2	3,3%	10	16,4%	61

Les résultats montrent une relation significative entre **l'activité professionnelle** de l'utilisateur et la **curiosité** qu'il a pour les poissons (n= 60 ; test de khi2, p-value < 0.01, ddl=21 ; Tableau 3.3a). En effet, alors que les usagers cadres et issus de professions intellectuelles supérieures montrent beaucoup de curiosité pour les poissons avec un pourcentage de 75%, plus de la moitié des retraités (55%) ne montrent aucune curiosité pour ce taxon (n=6 et n=11, respectivement). Les résultats montrent aussi une dépendance significative entre la **tranche d'âge** et la **curiosité** (n= 60 ; test de khi2, p-value < 0.01, ddl=12). Effectivement, la tranche 45 - 59 ans est celle qui a montré beaucoup de curiosité pour les poissons avec 54,5% des réponses, la tranche 30 - 44 ans un peu de curiosité à 63,6% et la tranche 60 - 74 ans pas du tout de curiosité avec un pourcentage de 62,5% (n=13, n=7 et n=10, respectivement ; Tableau 3.3b).

Tableau 3.3. Tableau croisant les réponses concernant l'activité professionnelle (a) et la tranche d'âge (b) selon la curiosité pour les poissons, en pourcentage de réponse (%) et effectif selon les variables. En bleu les variables sont surreprésentées significativement suite au test de Khi2 (a) pour un effectif n= 60 ; test de kih2, p-value < 0.01, ddl=12 et (b) n= 60 ; test de kih2, p-value < 0.01, ddl=12.

(a) Statut	Curiosité		Pas du tout		Un peu		Moyennement		Beaucoup		N total
	N	%	N	%	N	%	N	%			
Agriculteur exploitant	0	0,0%	0	0,0%	1	100,0%	0	0,0%	1	1	
Artisan, commerçant, chef d'entreprise	0	0,0%	0	0,0%	0	0,0%	2	100,0%	2	2	
Cadre et profession intellectuelle supérieure	0	0,0%	2	25,0%	0	0,0%	6	75,0%	8	8	
Etudiants	0	0,0%	0	0,0%	1	50,0%	1	50,0%	2	2	
Employés	4	18,2%	9	40,9%	5	22,7%	4	18,5%	22	22	
Profession intermédiaire	1	100,0%	0	0,0%	0	0,0%	0	0,0%	1	1	
Retraités	11	55,0%	2	10,0%	3	15,0%	4	20,0%	20	20	
Sans Emploi	0	0,0%	0	0,0%	2	50,0%	2	50,0%	4	4	
Total	18	26,7%	13	21,7%	12	20,0%	19	31,7%	60	60	
(b) Tranche d'âge	Curiosité		Pas du tout		Un peu		Moyennement		Beaucoup		N total
	N	%	N	%	N	%	N	%			
18 à 29 ans	1	20,0%	2	40,0%	2	40,0%	0	0,0%	5	5	
30 à 44 ans	1	9,1%	7	63,6%	0	0,0%	3	27,3%	11	11	
45 à 59 ans	1	4,5%	2	9,1%	7	31,8%	12	54,5%	22	22	
60 à 74 ans	10	62,5%	1	6,3%	3	18,8%	2	12,5%	16	16	
75 ans ou plus	3	50,0%	1	16,7%	0	0,0%	2	33,3%	6	6	
Total	16	26,7%	13	21,7%	12	20,0%	19	31,7%	60	60	

Le croisement entre les rapports d'usage du marais et la fréquence d'observation ne s'avère pas significatif, même si nous pouvons noter que travailler dans le marais (métier variable) conduit parfois à voir les poissons avec 56,5% de réponse (n=13 ; test de khi2, p-value= 0,09, ddl=12, Tableau 3.4). Pour ce qui est de l'aspect loisir de l'usage du marais, 37,5 % des promeneurs enquêtés n'observent jamais de poissons et 42,5% en observent parfois (n=15 et n=17, respectivement).

Tableau 3.4. Tableau croisant les réponses concernant le rapport d'usage selon la fréquence d'observation des poissons, en pourcentage de réponse (%) et effectif selon les variables.

Rapport d'usage	Jamais		Parfois		Régulièrement		Souvent		N total
	N	%	N	%	N	%	N	%	
Métier	3	13,0%	13	56,5%	7	30,4%	0	0,0%	23
Promenades	15	37,5%	17	42,5%	5	12,5%	3	7,5%	40
Pêche	1	20,0%	2	40,0%	1	20,0%	1	20,0%	5
Ne fréquente pas le marais	1	100,0%	0	0,0%	0	0,0%	0	0,0%	1
Autre	6	60,0%	1	10,0%	1	10,0%	2	20,0%	10
Total	18	31,6%	25	43,9%	11	19,3%	3	5,3%	79

Même si le métier exercé par l'utilisateur et leur fréquence d'observation des poissons ne sont pas liées, le lien entre la **catégorie d'utilisateur** et la **fréquence d'observations** des poissons est significatif (n=72 ; test de khi2, p-value= 0,02, ddl=6 ; Tableau 3.5). En effet, les acteurs publics en observent parfois dans 52,9% des cas ou régulièrement (41,2%). Les observations des catégories 'utilisateur socio-professionnel' et 'résident' semblent toutefois partagées. Les résidents n'observent jamais de poissons à 46,7% et

parfois à 40,0%. De la même façon, les socio-professionnels n'en observent jamais à 40% et parfois à 36,0%.

Tableau 3.5. Tableau croisant les réponses concernant la catégorie d'utilisateur et la fréquence d'observation des poissons, en pourcentage de réponse (%) et effectif selon les variables. En bleu les variables sont surreprésentées significativement suite au test de Khi2 pour un effectif n=72 ; test de khi2, p-value= 0,02, ddl=6.

Observation Catégorie d'utilisateur	Jamais		Parfois		Régulièrement		Souvent		N total
	N	%	N	%	N	%	N	%	
Acteur public	1	5,9%	9	52,9%	7	41,2%	0	0,0%	17
Usager socio-professionnel	10	40,0%	9	36,0%	4	16,0%	2	8,0%	25
Résident	14	46,7%	12	40,0%	2	6,7%	2	6,7%	30
Total	18	31,6%	25	43,9%	11	19,3%	3	5,3%	72

Cependant, il semblerait que la perception des **espèces présentes** dans le marais ne dépende ni de la **catégorie d'utilisateurs**, ni de **leur activité professionnelle**. Par ailleurs, il ne semble pas y avoir de lien entre la **curiosité** des usagers et la **fréquence d'observation** de cette espèce, ni le fait **d'avoir lu ou vu des informations** sur les poissons. La **valeur** accordée aux espèces ne semble par ailleurs ni dépendre du **rapport d'usage**, ni de la **tranche d'âge** des usagers (test de khi2, p-value<0,90).

Les résultats suivants suivent l'hypothèse 3 qui cherche à comprendre quel facteur influence la perception des usagers vis-à-vis des fonctions écologiques.

Les **fonctions écologiques** identifiées par les usagers et leur **curiosité** sont significativement liées (test de khi2, p-value =0,01, ddl=12, Tableau 3.6). Il est intéressant de noter que les personnes se disant pas du tout curieuses identifient quand même la fonction trophique à 72,5% (n=8 ; Tableau 3.6), et les personnes disant avoir beaucoup de curiosité identifient toutes les fonctions avec une dominance des fonctions trophiques avec 70,6%, habitat avec 64,7% puis reproduction avec 58,8% et finalement la fonction nourricière qu'ils sont les seuls à avoir identifié avec 35,5% (n=12, n=11, n=10 et n=6, respectivement).

Tableau 3.6. Tableau croisant les réponses concernant la curiosité pour les poissons selon les fonctionnalités écologiques du marais Tasdon vis-à-vis des poissons, en pourcentage de réponse (%) et effectif selon les variables. En bleu les variables sont surreprésentées significativement suite au test de Khi2 pour un effectif n= 60 ; test de khi2, p-value < 0.01, ddl=12.

Curiosité Fonctions	Trophique		Reproduction		Nourricerie		Habitat		N total
	N	%	N	%	N	%	N	%	
Pas du tout	8	72,5%	2	18,2%	0	0,0%	3	27,3%	11
Un peu	9	75,0%	11	91,7%	0	0,0%	9	75,0%	12
Moyennement	6	66,7%	6	66,7%	0	0,0%	6	66,7%	9
Beaucoup	12	70,6%	10	58,8%	6	35,3%	11	64,7%	17
Total	35	71,4%	29	59,2%	6	12,2%	29	59,2%	49

Afin de synthétiser les résultats, la Figure 3.11 montre que cette analyse a examiné les perceptions que les usagers d'un marais ont des poissons, en examinant plus attentivement l'influence des facteurs individuels, la perception des espèces et la perception des fonctions écologiques. Il a été démontré que les facteurs individuels comme **la catégorie d'usagers, l'activité professionnelle et la tranche d'âge** influencent la manière dont les utilisateurs perçoivent l'ichtyofaune. Aussi, les analyses ont révélé que le **rapport d'usage** (usage professionnel, usage pour la promenade de loisir, usage pour la pêche de loisir, ...) est un facteur essentiel pour expliquer la relation entre les usagers et le marais notamment concernant la fréquence d'observation.

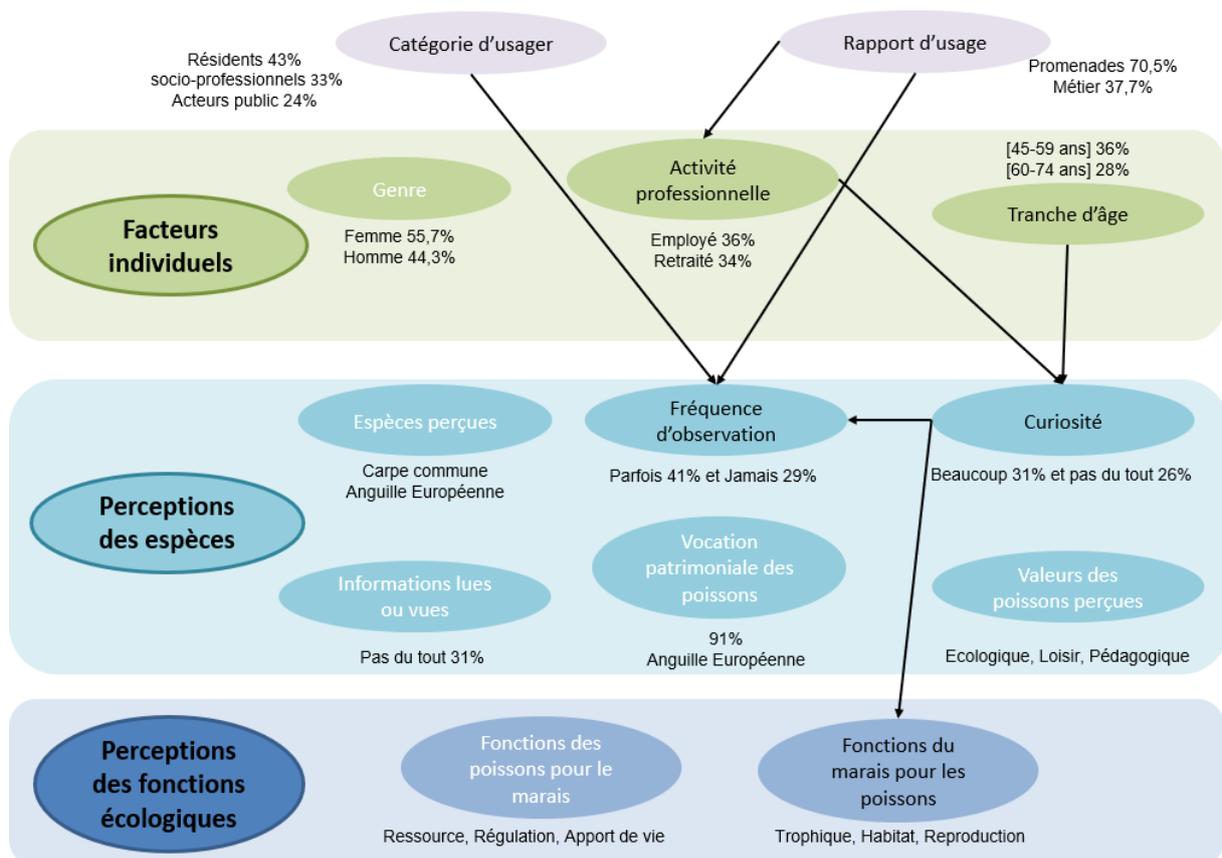


Figure 3.11. Schéma de synthèse des principaux résultats du tri à plat (texte hors bulle) et du tri croisé (texte et flèches noires). Les facteurs influençant la perception (texte noir) dans cette étude et liens de dépendance significative entre facteurs (flèches noires). Les autres facteurs (texte blanc) n'ont pas montré de différence significative sur la perception dans cette étude, lors du tri croisé.

4. Discussion

4.1. Retour sur les principaux résultats et leurs implications

Conformément à l'hypothèse de départ, l'activité professionnelle et l'âge des usagers sont deux facteurs individuels qui ont montré une influence sur la perception des poissons. En revanche, les facteurs comme le genre et le niveau d'études n'ont cependant pas montré d'influence. Tout d'abord, il s'est avéré que les principaux usagers du marais de Tasdon sont des employés, des retraités, et des cadres et des professions intellectuelles. Ces résultats semblent être en accord avec l'âge des usagers : une majorité des usagers se situent entre 45 et 59 ans, suivis de la tranche d'âge allant de 60 à 74 ans. Ces catégories sont surreprésentées par rapport à la population de l'agglomération de La Rochelle (Insee, 2019). Cette fréquentation du marais pourrait être expliquée par le rapport d'usage du marais, certains employés, cadres et professions intellectuelles supérieures semblent aller dans le marais dans le cadre de leurs métiers et de leurs loisirs (voir le résultat du tri croisé sur le rapport d'usage et l'activité professionnelle). Les retraités quant à eux, profitent de leur temps pour se promener dans ce marais aménagé dont l'accès est à proximité de l'espace péri-urbain.

L'activité professionnelle et l'âge des usagers ont révélé être liés à la curiosité pour les poissons. Ce résultat a montré une forte curiosité chez les cadres et les professions intellectuelles supérieures, mais pas du tout de curiosité de la part des retraités. La même tendance est observée pour les tranches d'âge : on révèle beaucoup de curiosité chez les 45 à 59 ans contre pas du tout de curiosité chez les 60 à 74 ans. Ce résultat témoigne d'un effet socio-démographique sur la perception des usagers vis-à-vis de la curiosité pour les poissons. Ce bilan très tranché pourrait s'expliquer, d'une part, par une curiosité intellectuelle plus prononcée chez les cadres et les professions intellectuelles supérieures et par un détachement lié à une indifférence émotionnelle par rapport aux poissons chez les retraités (Muradian et Pascual 2018). En effet, la fin de l'âge adulte est une période de transitions, avec la retraite ainsi que les potentiels changements d'état de santé et de mode de vie. Dû à ces perturbations, les personnes âgées peuvent être plus réticentes à être curieux ou à chercher de comprendre (Chu, Tsai, et Fung 2021). De plus, la curiosité semble diminuer avec l'âge (Dellenbach et Zimprich 2008; Mascherek et Zimprich 2012; Chu, Tsai, et Fung 2021). Ces résultats enrichissent la compréhension de la perception des poissons par les usagers, ce qui permet de mieux cibler le public pour la médiation.

La curiosité fait partie des facteurs dont dépend la perception des usagers identifiés dans le cadre de la deuxième hypothèse qui s'intéresse à la perception des espèces de poissons présentes dans le marais par les usagers. Les facteurs pouvant influencer la perception et choisis dans le cadre de cette

étude étaient la fréquence d'observation, la curiosité et l'information lue ou vue à propos des poissons (Duffaut 2019). Cette diversité de facteurs influençant la perception peut être le reflet de différences culturelles, éducatives ou environnementales, mettant en évidence la variabilité des perceptions des usagers vis-à-vis des poissons (Vinsonneau 2000; Chu, Tsai, et Fung 2021).

Concernant la fréquence d'observation des poissons, les résultats ont révélé une disparité entre les usagers enquêtés qui en voient régulièrement et ceux qui n'en voient jamais. Cette disparité révèle la relation complexe entre les usagers de Tasdon et les poissons, influencée à la fois par les préférences personnelles et les caractéristiques de l'écosystème local. Cette disparité a aussi été révélée par la question sur les curiosités pour les poissons, où les deux réponses dominantes étaient 'beaucoup' et 'pas du tout' de curiosité. Toutefois, si la fréquence d'observation et la curiosité ont un effet sur la perception des usagers, le fait d'avoir lu ou vu des informations sur les poissons ne semble pas être un facteur déterminant dans le cadre de cette étude puisque la plupart des usagers enquêtés n'ont jamais consulté d'information. Finalement, la différence de perception des poissons pourrait ne pas être directement liée au fait de voir des poissons, mais plutôt d'avoir de la curiosité pour cet élément naturel, en d'autres termes d'y prêté attention (Dalsuet 2020).

Concernant les valeurs attribuées aux poissons, deux types de valeurs ont été identifiés par les usagers : 1) la valeur écologique des poissons et 2) un type de valeur lié à l'aspect loisir et à la pédagogie, soulignant qu'ils considèrent les poissons tout d'abord par leur valeur écologique, mais aussi comme source de divertissement et d'éducation. L'identification de la valeur écologique est pertinente et témoigne que la sensibilisation pour les poissons et les écosystèmes est perçue par les usagers comme étant un bon levier pour faciliter la compréhension du fonctionnement des écosystèmes à travers la médiation scientifique. Nos résultats sont en accord avec une autre étude portant sur la perception d'une espèce, le saumon d'Atlantique (*Salmo salar*), dans laquelle plusieurs valeurs ont aussi été identifiées par la population, comme les valeurs intrinsèques et écologiques mais aussi éducatives (Kochalski, Riepe, et Arlinghaus 2022). La reconnaissance des valeurs éducatives et esthétiques du saumon d'Atlantique prouve qu'il s'agit d'une « espèce-phare » pour les usagers grâce à la perception de son charisme. De ce fait, il est plus probable que les populations interrogées se sentent plus facilement concernées et souhaitent sa protection (Kochalski, Riepe, et Arlinghaus 2022).

4.2. Des espèces particulières de poissons ou des fonctions écologiques perçues sont-elles à vocation patrimoniale ?

Connaissant les valeurs perçues par les usagers, il est important d'analyser la place de l'espèce dans leurs perceptions. Parmi les 18 espèces identifiées par les usagers, la carpe et l'anguille se démarquent. D'un point de vue écologique, la carpe (*Cyprinus carpio*) est une espèce d'eau douce prisée par les pêcheurs. Toutefois, il s'agit d'une espèce invasive qui met en danger les espèces locales en dominant rapidement les assemblages des communautés et en épuisant les ressources (Koehn 2004). Inversement, l'anguille (*Anguilla anguilla*) est une espèce sur la liste rouge européenne et mondiale des espèces en danger critique d'extinction (IUCN 2018). Elle est aussi une espèce protégée par la Convention de Washington, Annexe II (CITES 2021). Selon les usagers, il s'agit de deux espèces représentatives du marais de Tasdon. De même, suite aux travaux de cette thèse, leur présence sur le site a été confirmée et résume bien la dualité entre espèces protégées et espèces invasives à laquelle le marais fait face (chapitre 2). De plus, les usagers ont su identifier certaines espèces invasives. Néanmoins, leurs propos sur les implications de la présence celles-ci dans l'écosystème restent vagues, alors qu'il s'agit d'une des causes majeures de la perte de biodiversité globale (Kapitza et al. 2019; Simberloff et al. 2013).

Par ailleurs, la quasi-totalité des usagers était convaincue que les poissons sont à vocation patrimoniale, l'anguille étant la plus souvent associée à cette valeur. Cette espèce possédant de fortes valeurs écologique, économique et étant en danger, il paraît essentiel de maintenir le bon état écologique des marais et ainsi garder leur intérêt naturel et patrimonial (Baisez et Laffaille 2005). Toutefois et contrairement au cas des oiseaux, la notoriété et la valeur patrimoniale des poissons semblent moins perçues par les usagers en comparaison avec d'autres études (Eveillard-Buchoux 2018; Chadenas 2008). Cette différence de perception entre taxons, peut être liée au fait que les poissons sont moins visibles ou même invisibles puisque les caractéristiques de leurs environnements empêchent le contact visuel, à l'inverse des oiseaux dont la présence est plus étendue et que l'on peut voir et observer plus fréquemment (Barthon et al. 2019; Eveillard-Buchoux 2018; Duffaut 2019). La visibilité des oiseaux facilite aussi les inventaires, ce qui donne plus de poids à leur référencement et à leur protection. En effet, les conventions de conservation et les directives européennes (Ramsar ; Natura 2000) se concentrent surtout sur la conservation des oiseaux de rivage qui ont longtemps été utilisés comme le seul critère d'évaluation des zones humides, ce qui a empêché la perception et la visibilité des autres taxons (Lefevre et al. 2003; Barthon et al. 2019).

Enfin, nos résultats ont montré que les usagers perçoivent certaines fonctions écologiques liées aux poissons et au marais. Bien que les termes scientifiques ne soient pas directement utilisés, les

différents usagers interrogés ont cité avec leurs propres mots, la fonction trophique en particulier, la fonction habitat, reproduction et en moindre mesure la fonction nourricerie. Ces résultats ont montré que les fonctions de vie fondamentales entre le poisson et leur habitat sont identifiées par les usagers, alors que les fonctions plus complexes sont perçues par les usagers les plus curieux vis-à-vis des poissons. En effet, comme en témoignent les résultats croisés, une relation significative existe entre la curiosité et les fonctions identifiées. D'autre part, les usagers enquêtés ont répondu à la question concernant les fonctions écologiques des poissons pour le marais. Il en est ressorti les fonctions ressource, de régulation ainsi que d'apport de vie. Tous ces résultats montrent que la perception vis-à-vis de fonctions attribuées dans un cadre scientifique est partielle et différente entre usagers. Les liens entre la relation de l'homme, la nature et les fonctions écologiques sont minces car l'homme y occupe une place indirecte. Dans une étude américaine visant à caractériser l'attitude des hommes envers les animaux, seuls 7% de la population a une attitude dite « écologiste » pour laquelle la première préoccupation concerne l'environnement en tant que système et les interrelations entre les espèces et les habitats naturels (Kellert 1980). Ceci témoigne du manque de perception de l'utilisateur vis-à-vis des fonctions écologiques entre l'espèce et son habitat. La sensibilisation pourrait favoriser la compréhension et la perception des fonctions écologiques ainsi que la valeur d'une espèce aux yeux de la société et des politiques environnementales pour une gestion durable de ces écosystèmes (e.g. démarche participative de suivi de projet) (Earl, Curtis, et Allan 2010; Kochalski, Riepe, et Arlinghaus 2022).

4.3. Limites de l'étude des perceptions ou connaissances des usagers

L'étude des perceptions ainsi que la méthodologie choisie comportent certaines limites. Tout d'abord, le rapport d'usage avec le marais est fortement conditionné par le choix des personnes enquêtées. Toutefois, le but n'était pas de caractériser la fréquentation du marais, mais bien de caractériser la perception des usagers vis à vis de l'ichtyofaune du marais. Le plan d'échantillonnage présente une surreprésentation de la tranche d'âge de 60-74 ans et le genre féminin par rapport à la population rochelaise, correspondant aux résidents vivant à proximité directe du marais. Aussi, l'effectif des usagers est assez faible en comparaison avec d'autres études aux effectifs dépassant 400 enquêtés (Eveillard-Buchoux 2018). Cela est lié à la difficulté de trouver des personnes assez proches du marais dans un souci de représentativité, et du temps important nécessaire au traitement et à l'analyse des données d'enquête.

D'autre part, nous identifions également un certain nombre de limites qui sont inhérentes à la méthode d'enquête en science humaine et sociale que nous avons retenue. Le traitement de données

qualitatives laisse une part à l'interprétation et implique une certaine subjectivité (De Singly 2020). De la même façon, la relation enquêteur-enquêté représente un biais : par exemple lorsqu'il a été nécessaire de discuter quelques minutes avec la personne avant qu'elle ne revienne au questionnaire ou accepte d'y répondre (Lemesle 2022). L'analyse des résultats est aussi délicate, car l'identification des fonctions par les usagers et leurs connaissances sont propres à chaque individu et qu'il est difficile de connaître la source de ce savoir. Par exemple, l'identification de la valeur écologique pourrait résulter de la campagne médiatique des travaux de renaturation du marais visant à améliorer l'état écologique du marais. Dans ce cadre, nous pouvons aussi supposer que certaines réponses ont été données en pensant qu'il y avait un discours environnemental ou écologique attendu, c'est-à-dire une injonction sociale conditionnant la réponse de l'enquêté.

4.4. Conclusion et perspectives

Les réponses du questionnaire semi-directif et les analyses de tri croisé ont permis d'analyser la perception des usagers vis-à-vis de l'ichtyofaune et de comprendre quels facteurs individuels et sociologiques influencent cette perception. Il est essentiel de comprendre les liens complexes entre l'Homme et la nature pour élaborer des stratégies permettant de gérer efficacement les ressources naturelles et d'améliorer la résilience des systèmes socio-écologiques (Earl, Curtis, et Allan 2010; L. J. Lamarque, Delzon, et Lortie 2011). Notre étude a révélé que la fréquence d'observation et la curiosité influencent la perception des usagers vis-à-vis de l'ichtyofaune. Cette curiosité revêt une importance cruciale dans la manière dont les usagers perçoivent les poissons. Par conséquent, il serait pertinent de mener une étude visant à vérifier si une plus grande fréquence d'observation d'une espèce particulière susciterait davantage de curiosité chez l'utilisateur et, par conséquent, modifierait sa perception de cette espèce. En définitive, la fréquence d'observation et la curiosité sont des facteurs à prendre en compte dans des études de perception des espèces (Lemesle 2022). Nous avons montré que certaines espèces et fonctions écologiques sont perçues par les usagers. Cette perception participe de la reconnaissance de l'ichtyofaune dans l'identité patrimoniale des marais et pourrait être utilisée comme levier supplémentaire de valorisation et de conservation de cet habitat (Barthon et al. 2019; de Cacqueray et al. 2018).

Ce troisième chapitre a permis d'appréhender la façon dont l'ichtyofaune et la fonctionnalité des habitats qui y est associée s'intègrent dans les processus de patrimonialisation. Ce dernier chapitre consiste à discuter des principaux résultats de ces travaux en interrogeant la façon dont les éléments à vocation patrimoniale sont perçus par les usagers dans un contexte de changement de gestion vis-à-vis de l'ichtyofaune et de la fonctionnalité des marais côtiers. Cette approche interdisciplinaire vise à avoir une vision plus intégrée des changements de trajectoire écologique et patrimoniale.

Chapitre 4

Discussion générale

L'ichtyofaune et la fonctionnalité des marais côtiers face aux changements de gestion : des éléments à vocation patrimoniale ?

Les objectifs de la thèse étaient de caractériser le rôle et la modulation de la fonction des marais côtiers pour l'ichtyofaune en lien avec leur mode de gestion pour deux cas particulier, et d'étudier les perceptions des usagers des marais vis-à-vis de l'ichtyofaune et de la fonctionnalité de son habitat. Les suivis écologiques des communautés de poissons du marais de Tasdon au cours des travaux d'aménagement hydrologique du marais d'eau douce et de sa reconnexion intermittente aux eaux côtières marines ont permis de mettre en lumière les changements de communautés en fonction de la modification du mode de gestion (Chapitre 3). Par ailleurs, grâce à l'étude des perceptions des usagers vis-à-vis de l'ichtyofaune et son habitat, les différents éléments naturels perçus ont pu être identifiés dans l'optique d'analyser la façon dont ils peuvent s'intégrer dans le patrimoine naturel.

1. Retour sur les résultats principaux et leurs implications

1.1. Réponse de la communauté de poissons d'eau douce aux travaux et à la reconnexion, et perceptions des espèces par les usagers

L'étude des communautés a montré que les travaux d'aménagement hydraulique et la reconnexion ont modifié le schéma initial d'utilisation de l'habitat par la communauté de poissons. À la suite de ces événements, le marais de Tasdon a rapidement connu des changements abiotiques aigus, mais de courte durée, modifiant la fonctionnalité de l'habitat pour les espèces d'eau douce, ce qui a modifié les assemblages des communautés. Ces changements ont agi en tant que filtres, abiotiques (variations de température, salinité, oxygène,...), de potentiel de dispersion des espèces (reconnexion intermittente), et d'interactions biotiques entre espèces (e.g. compétition, facilitation) (Laughlin 2014). Ces filtres ont structuré les communautés pionnières « post-restauration » composées

d'espèces allochtones d'eau douce et d'espèces migratrices (c.-à-d. diadromes et estuariennes & marines), étant mieux adaptées pour rester dans le marais ou le recoloniser, comme observé dans d'autres études (Silver et al. 2017; Lechêne, Boët, et al. 2018; Whiterod et al. 2021).

Dans la littérature, différentes études font le même constat d'une augmentation d'abondance d'espèces allochtones et invasives à la suite d'une restauration en marais d'eau douce et en marais intertidal (Grimaldo et al. 2012; Silver et al. 2017; Whiterod et al. 2021). Il existe différents facteurs pouvant expliquer cette augmentation dont les principales causes ont plus largement été étudiées sur les communautés végétales (Lamarque, Delzon, et Lortie 2011), comme les traits de vie et modes de reproduction de l'espèce allochtone, qui ont été déterminantes dans notre étude (Winemiller 2005; Macdonald et al. 2012). Ensuite, il y a les facteurs liés aux travaux agissants en tant que perturbation (Mack et al. 2000; Whiterod et al. 2021). En effet, les changements abiotiques induits dans un premier temps par l'aménagement hydrologique et dans un deuxième temps par la reconnexion, ont entraîné des modifications des conditions environnementales favorisant le caractère plus résistant et également plus résilient des espèces allochtones au sein des stations (Winemiller 2005; Macdonald et al. 2012; Mahardja et al. 2021). Ces espèces ont ainsi pu bénéficier de la disponibilité des niches écologiques précédemment occupées par des espèces autochtones plus sensibles, répondant à la théorie de la niche vide (Levine et D'Antonio 1999) par l'utilisation de la totalité de la capacité d'accueil de la station (Winemiller 2005; Dembski et al. 2008). Les usagers enquêtés (c.-à-d. acteurs publics, résidents et gestionnaires) dans le cadre de l'étude des perceptions vis-à-vis de l'ichtyofaune, semblent identifier les espèces invasives, comme la perche soleil sans connaître les enjeux liés à ces espèces, cette thématique représente un problème de société qui est au carrefour de l'écologie, des sciences sociales et de la gestion des ressources (Simberloff et al. 2013). En effet, l'ajout d'une seule espèce à une communauté peut modifier considérablement la biodiversité et le fonctionnement de l'écosystème (Simberloff et al. 2013). Ces espèces allochtones et invasives peuvent causer la diminution de la biodiversité globale en causant une homogénéisation de la diversité (Villéger et al. 2011), mais aussi, à échelle locale, réduire ou faire disparaître les populations d'espèces endémiques, ou patrimoniales. Chez les poissons, les implications que comporte cette invasion constituent une préoccupation réelle dans de nombreuses études (Prach et Walker 2011; Romañach et al. 2019; Cruz et al. 2020; Whiterod et al. 2021). Les changements d'espèces au sein de la communauté de poissons, ont un effet significatif sur l'écosystème en changeant les flux d'énergie et les interactions du réseau trophique de l'ensemble de l'écosystème (Pierce et al. 2001; Dembski et al. 2008).

1.2. Réponse de l'assemblage diadrome et estuarien & marin à la reconnexion et perception des espèces patrimoniales

A la suite de la reconnexion à la mer, l'arrivée de nouvelles espèces s'est traduite par l'augmentation significative de l'abondance, de la biomasse et de la diversité taxonomique. Contrairement aux espèces d'eau douce autochtones, les espèces migratrices (diadromes et estuariennes & marines) ont bénéficié des changements de connectivité permettant d'accéder à un nouvel habitat. Cela s'est traduit par l'arrivée massive d'espèces diadromes (*Gasterosteus aculeatus aculeatus*), qui a remplacé la dominance d'espèces d'eau douce, et qui a modifié à la fois l'assemblage des communautés et le réseau trophique (chapitre 3).

Parmi les autres espèces diadromes présentes dans le marais, l'anguille Européenne a été identifiée par les usagers comme étant une espèce à vocation patrimoniale (Chapitre 4), bien qu'elle soit moins visible que d'autres taxons comme les oiseaux et les plantes (Lefeuvre et al. 2003). L'anguille Européenne est considérée en écologie comme une espèce « parapluie », c'est-à-dire que la restauration et la gestion de cette espèce sont profitables à l'ensemble de l'écosystème et de la biodiversité (Feunteun 2002; Laffaille et al. 2004). L'importance de la présence de cette espèce dans l'écosystème s'inscrit de plusieurs façons en tant qu'élément naturel à vocation patrimoniale, car il s'agit d'une espèce à forts enjeux écologiques (e.g. bioindicateur, migrateur, prédateur), économiques (e.g. pêche, aquaculture) et aussi patrimoniaux (e.g. espèce protégée, emblématique), qui dépend de cet habitat d'interface, de sa continuité et de son bon état écologique (Laffaille et al. 2004; Baisez et Laffaille 2005; Belpaire et Goemans 2007; Tsukamoto et Kuroki 2014; Laignel et al. 2021). Toutes ces raisons indiquent que sa présence renforce l'identité patrimoniale du marais.

Cependant, les bénéfices de la reconnexion pour les guildes diadromes et estuariennes & marines, observés ici à court terme, offrent une perspective discutable à long terme, puisque cette connectivité n'est qu'intermittente. La connexion intermittente empêche la libre circulation et/ou l'installation des espèces diadromes et estuariennes & marines, en particulier pendant l'automne et l'hiver où le marais est approvisionné par la pluie. D'autant plus que cette période correspond à la saison de migration pour la reproduction des espèces catadromes²³, qui correspondrait au moment de la dévalaison de l'anguille Européenne qui entame sa migration vers la mer des Sargasse (Aarestrup et al. 2009; Righton et al. 2016).

²³ Catadrome : Espèces qui passent leur vie trophique en eau douce et migrent ensuite vers la mer pour frayer (Potter et al. 2015).

1.3. Perception des fonctions écologiques inventoriées de l'habitat

Dans la littérature, la valeur patrimoniale des zones humides a été principalement évaluée à travers des indicateurs taxonomiques, ce qui traduit le maintien ou l'augmentation de la richesse spécifique et de la biodiversité, mais ne prend pas en compte les conséquences des changements de la composition au sein des communautés (Lefeuvre et al. 2003; Villéger et al. 2010; Lechêne, Lobry, et al. 2018). Dans notre étude, l'approche de diversité fonctionnelle a permis d'évaluer les changements de communautés de poissons, car la diversité taxonomique n'est pas suffisante pour comprendre les changements de structure des assemblages des communautés s'opérant à la suite de la restauration (Villéger, Mason, et Mouillot 2008; Lechêne et al. 2018).

Même si la fonctionnalité de l'habitat n'est pas une thématique courante pour les usagers, les enquêtés ont su identifier plusieurs fonctions écologiques. Ces résultats montrent que les enquêtés comprennent et perçoivent le rôle fonctionnel de l'habitat pour l'ichtyofaune, en lien avec les besoins physiologiques fondamentaux des différentes espèces (se nourrir, se protéger et se reproduire). Cependant la fonction nourricière a été identifiée par beaucoup moins de personnes que les autres fonctions de l'habitat, et uniquement par des personnes ayant un grand niveau de connaissances (connaissance technique, expérience ou curiosité). Ces résultats suggèrent donc que ce type de fonctions plus complexes est moins perçu par les enquêtés, et soulignent la nécessité de sensibiliser les usagers au rôle de la faune et des habitats dans le fonctionnement d'un écosystème, pour une meilleure compréhension des processus écologiques. Récemment, une étude des mécanismes de perception sur le patrimoine naturel a identifié plusieurs variables déterminant la perception, l'émotion et le comportement des usagers (Ren et al. 2021). Ren et al, 2021 identifient que l'éducation environnementale est un moyen important pour encourager et développer les connaissances environnementales qui influencent par la suite les comportements « pro-environnementaux », et le sentiment d'attachement et d'identité du site en modifiant la perception des usagers. Ainsi, les usagers pourraient développer leurs connaissances des fonctions écologiques de l'habitat et de la faune, et adapter leurs comportements en lien avec les différents rapports d'usage (e.g. usage pour la pêche et la promenade), ce qui participerait à la gestion durable des écosystèmes (Earl, Curtis, et Allan 2010; Lamarque et al. 2011).

La restauration écologique peut entraîner des modifications de la fonctionnalité de l'habitat (Lechêne, Lobry, et al. 2018; Carlucci et al. 2020). Par la favorisation de certaines espèces, la structure des communautés est modifiée, ce qui peut occasionner des changements de diversité fonctionnelle au sein des espèces (Prach et Walker 2011; Kraft et al. 2015). Tout ceci participe à la modification de l'écosystème et son fonctionnement, dont les services écosystémiques (Carlucci et al. 2020). Le travail

réalisé sur l'assemblage des communautés a permis de comprendre, à court terme, comment la communauté fait usage de ce marais, notamment pour les espèces d'eau douce résidentes qui complètent leurs cycles de vie dans le marais. À la suite de l'aménagement hydraulique et de la reconnexion, le remplacement d'espèces d'eau douce autochtones par les espèces allochtones n'a pas appauvri la diversité fonctionnelle dans l'assemblage des communautés. Pourtant, à long terme et en considérant l'abondance des espèces allochtones lorsque les niveaux d'eau sont bas, la compétition pour l'accès aux ressources alimentaires pourraient conditionner leurs disponibilités et mettre en péril la fonctionnalité de la zone d'alimentation pour les autres espèces du marais (Dick et al. 2014). Plusieurs études sur des communautés végétales ont prouvé que la fonctionnalité de l'écosystème est liée à la diversité fonctionnelle des espèces et que des changements de composition altéraient les processus de l'écosystème (Isbell et al. 2011; Dornelas et al. 2014; Buckley et Catford 2016). En particulier, le changement de communautés passant d'espèces autochtones à des espèces allochtones peut être à l'origine de l'homogénéisation biologique, de la réduction globale de la richesse spécifique et de la perte de diversité fonctionnelle, ce qui érode la capacité d'un habitat à assurer sa fonctionnalité (Isbell et al. 2011). Une étude récente a montré que l'élimination d'espèces allochtones conduisait à obtenir des réseaux trophiques plus résilients face à l'invasion de la communauté (Landi et al. 2018; Calizza et al. 2021). En effet, l'augmentation de l'abondance de poissons et de la richesse spécifique ont été associées à une plus grande complexité de l'habitat, ce qui réduit la compétition pour la ressource et la possibilité d'invasion (Thomaz et Cunha 2010; Calizza et al. 2021). A court terme, nos travaux ont montré que l'aménagement hydraulique et la reconnexion avait complexifié la structure trophique de l'habitat et élargit les niches isotopiques des consommateurs secondaires ce qui pourrait indiquer plus de résilience vis-à-vis des invasions.

1.4. La fonctionnalité des habitats et la définition du patrimoine naturel

D'après la littérature, il paraît nécessaire d'intégrer l'approche de la diversité fonctionnelle à la diversité taxonomique, pour prendre en compte les changements de l'assemblage des communautés et ainsi pouvoir déterminer quels en sont les facteurs pour adapter les modes de gestion et maintenir les processus écologiques (Devictor et al. 2010; Lechêne, Lobry, et al. 2018; Lefeuvre et al. 2003). Cependant, l'étude de la diversité fonctionnelle reste encore peu utilisée (20%) dans les études de restauration des marais côtiers (Debue et al. 2022).

Comme le soulignait Lefeuvre et al. en 2003, le concept de biodiversité passe progressivement de la connaissance des espèces présentes dans les habitats à une approche plus intégrative prenant en compte leurs fonctionnements écologiques. Quant au concept de patrimoine naturel, celui-ci semble

encore se cantonner majoritairement à l'inventaire de la diversité taxonomique, aux caractères distinctifs de certaines espèces ou des espaces naturels (Ollagnon 1989; Lefeuvre et al. 2003; INPN 2023). Les éléments de définition du patrimoine semblent ne pas inclure la valeur intrinsèque du fonctionnement de l'écosystème, ce qui participe à la sous-estimation de la valeur des marais côtiers (Xu et al. 2019). L'inclusion de cette approche dans la définition du patrimoine naturel, permettrait d'autant plus de lier l'Homme et la Nature à travers des notions de services écologiques (Barraud et Périgord 2013) et de gestion durable des ressources (Lefeuvre et al. 2003). Finalement, le patrimoine naturel et sa définition sont en constante évolution. Cette définition s'insère à l'interface entre les sciences biologiques et les sciences humaines, dans une démarche d'ensemble. Considérer une nouvelle interprétation de ce concept comprenant les processus écologiques (fonctionnalité des habitats et de ses composantes) permettrait d'appréhender de façon plus sensible et complète les changements de communauté dans l'habitat.

1.5. Changement de trajectoire écologique et patrimoniale suite à la restauration

La modification du mode de gestion à la suite de la restauration du marais de Tasdon est à l'origine du changement de trajectoire écologique de l'habitat et par conséquent de la trajectoire patrimoniale du marais.

Cependant, à long terme, face aux nombreuses fluctuations abiotiques saisonnières, au mode de gestion à reconnexion irrégulières et plus largement face aux pressions anthropiques et climatiques, il est difficile de prédire quelle sera la trajectoire écologique du marais. Dans le cadre de la théorie des filtres certaines transformations prévisibles des écosystèmes et des communautés ont été avancées, comme une augmentation de la diversité des espèces, davantage de complexité dans les chaînes alimentaires, et la spécialisation fonctionnelle des espèces dans le temps (Prach et Walker 2011). Toutefois, selon cette même théorie, l'assemblage des communautés est dépendant des contraintes de dispersion (e.g. ouverture ou fermeture des écluses), de l'évolution des facteurs environnementaux (tolérance aux conditions abiotiques et disponibilité des ressources), et des interactions biotiques entre espèces (e.g. compétition, facilitation) (Kraft et al. 2015). Plusieurs phases sont attendues dans l'évolution des processus d'assemblages au cours d'une restauration écologique (Chang et Lambers 2016). L'étude à court terme des assemblages des communautés semble suivre les trois premières phases caractéristiques. Suite aux (1) changement de possibilité de dispersion, de nouvelles espèces diadromes et estuariennes & marine sont apparues. (2) Les changements abiotiques induits par l'aménagement hydraulique et la reconnexion ont favorisé les espèces résilientes et résistantes (guildes allochtones et autochtones). Les prochaines phases seront déterminantes pour définir la

nouvelle trajectoire écologique du marais. Selon les théories des successions et des filtres, au fur-et-à-mesure que la succession progresse, l'établissement de nouvelles espèces et leurs interactions biotiques devraient rendre les communautés de plus en plus différentes (c.-à-d. dissimilaires) par rapport au début de la succession (phase 4 à 6 ; (Odum 1969; Prach et Walker 2011; Chang et HilleRisLambers 2016). Cependant, le changement de gestion des niveaux d'eau par des reconnections intermittentes semble conditionner cette succession et l'assemblage des communautés pionnier est assez contraint par ces fluctuations. Les reconnections répétées pendant les mois d'été (sec et non pluvieux) favorisent la colonisation par des espèces diadromes contrairement à l'absence de reconnection pendant les mois d'hiver (pluvieux) où les conditions abiotiques risquent de varier (e.g. baisse des températures et baisse de salinité).

En monopolisant l'habitat, les ressources et en favorisant la compétition, la dominance d'espèces allochtones pourrait être à l'origine de l'altération de la succession écologique (arrêtée ou détournée) (Prach et Walker 2011). Cependant, les processus de restauration sont longs, car il peut s'écouler de 10 à 20 ans avant que les tendances transitoires observées dans les premières phases de changement des assemblages des communautés ne tendent à diminuer (Moreno-Mateos et al. 2015). Des études à long terme sont nécessaires pour comprendre la réponse de l'écosystème à la restauration et identifier la nouvelle trajectoire écologique du marais.

1.6. Le dynamisme et les changements des habitats dans le patrimoine naturel

Comme énoncé précédemment, tous les changements induits par les modifications de gestion peuvent modifier les espèces, les communautés, la structure des assemblages des communautés et la fonctionnalité du marais et par conséquent participent au changement du patrimoine du marais. Le concept du patrimoine consiste à protéger et à conserver un élément naturel (espèce, écosystème, paysage) selon certaines valeurs (e.g. esthétique, rareté, symbolisme) qui ne prennent pas en compte les dynamiques et l'évolution de ces éléments face aux changements. Selon Berdoulay et Soubeyran 2013, la patrimonialisation des éléments naturels peut être envisagée selon deux façons : le patrimoine résistance et le patrimoine résilience.

Le patrimoine résistance est associé aux termes de vulnérabilité - capacité d'adaptation, qui renvoie à la capacité du patrimoine naturel à s'adapter aux perturbations (Berdoulay et Soubeyran 2013). Cette conception du patrimoine n'appréhende pas sa complexité, dynamisme et évolution. Les auteurs insistent sur le fait que cette conception du patrimoine naturel n'est que provisoire agissant comme « un ralentisseur » d'un cycle « mortifère » (Berdoulay et Soubeyran 2013). Les perturbations

soumises aux écosystèmes et en particulier face aux changements climatiques global, risquent de s'accroître, et même être plus fréquentes (Pavis, Traissac, et Lafay 2015; Schaller et al. 2016).

La logique du patrimoine résistant peu à peu laisse place à un nouveau concept, le patrimoine résilient, qui aux conséquences du changement climatique arrête le « faire contre » et laisse place au « faire avec » (Wesselink 2007). Dans cette optique s'intègrent de plus en plus de projets de restauration et d'actions gouvernementales, qui visent à rétablir les patrimoines naturels. C'est par exemple le cas aux Pays-Bas avec la « désartificialisation » ou « dépollardisation » de certains espaces, qui vise à récupérer la fonctionnalité écologique des zones humides pour lutter contre l'érosion et l'élévation du niveau de la mer (Goeldner-Gianella 2010; Berdoulay et Soubeyran 2013).

Pour revenir sur notre étude et en considérant cette approche, à la suite de l'aménagement et la reconexion à la mer, les communautés d'ichtyofaune du marais de Tasdon ont montré deux tendances suivant le rythme des saisons et des reconnections. A court-terme, les communautés ont montré (1) des changements de dominance de guildes de poissons d'eau douce (d'autochtone vers allochtone) et (2) des changements de dominance des guildes d'eau douce vers la guildes diadrome. Ainsi, la nouvelle communauté est constituée d'espèces tolérantes aux variations de température et de salinité dues à la reconnexion. Encourager les espèces migratrices à coloniser le marais en maintenant des reconnections régulières tout le long de l'année pourrait, à long terme, favoriser certains services écosystémiques (e.g. conservation de la biodiversité, lutte contre les espèces allochtones d'eau douce et augmentation des espèces à d'intérêt pour la pêche). Lorsque la colonisation ou la recolonisation est possible et que le régime hydrologique fonctionne correctement (Moreno-Mateos et al. 2015), on sait que la restauration peut favoriser l'augmentation de l'abondance, et la richesse des assemblages des communautés (Moreno-Mateos et al. 2015) et des communautés de poissons (Silver et al. 2017; Lechêne, Boët, et al. 2018; Whiterod et al. 2021).

2. Intérêt et apport de la thèse

L'étude des perceptions des usagers des marais côtiers a enrichi les réflexions sur l'importance de l'ichtyofaune dans l'identité patrimoniale des marais. Cette thèse a cherché à établir un dialogue entre les sciences humaines et sociales et l'écologie. Bien que chaque discipline ait ses propres méthodologies, nous avons démontré la complémentarité des méthodes utilisées : enquête exploratoire et questionnaire pour les sciences humaines, et méthodes taxonomiques et fonctionnelles pour l'écologie (voir Fig. 4.1).

L'étude des perceptions a permis de comprendre comment l'ichtyofaune et la fonctionnalité des habitats associés s'intègrent dans les processus de patrimonialisation et de déterminer les principaux facteurs influençant cette perception. Parallèlement, l'analyse des réponses des communautés à la restauration a confirmé la complémentarité des approches taxonomiques et fonctionnelles, notamment trophiques, pour caractériser les réponses des assemblages de communautés et des réseaux trophiques.

Cette approche interdisciplinaire a permis de proposer d'intégrer la fonctionnalité écologique et la trajectoire des écosystèmes dans la définition du patrimoine naturel, en accord avec une optique d'écologie de la conservation. Plus largement, ces approches visent à appréhender la complexité des perceptions et des interactions entre les espèces et leurs environnements pour obtenir une vision intégrée des trajectoires écologiques et patrimoniales. En identifiant les enjeux écologiques et patrimoniaux du territoire, ces travaux mettent en lumière l'importance sociétale et écologique de l'ichtyofaune et de la fonctionnalité de son habitat, soulignant ainsi la nécessité de sa préservation.

D'une part, l'écologie aide à comprendre les tendances et les processus de l'écosystème dans un contexte de changement (« patrimoine naturel » et « modulation » ; Fig.4.1). D'autre part, les sciences sociales permettent de mieux caractériser les liens entre usages et patrimoine, en identifiant les éléments naturels en fonction de leur visibilité, ce qui favorise une gestion mieux informée et soutient les décisions des politiques publiques (« patrimoine naturel des marais et gestion intégrée des ressources » ; Fig. 4.1).

Ainsi, encourager une approche interdisciplinaire permet à la recherche d'aborder les interconnexions entre les systèmes naturels et humains, ainsi qu'entre la science et la société, pour favoriser des transformations vers la durabilité (Mazé, 2020).

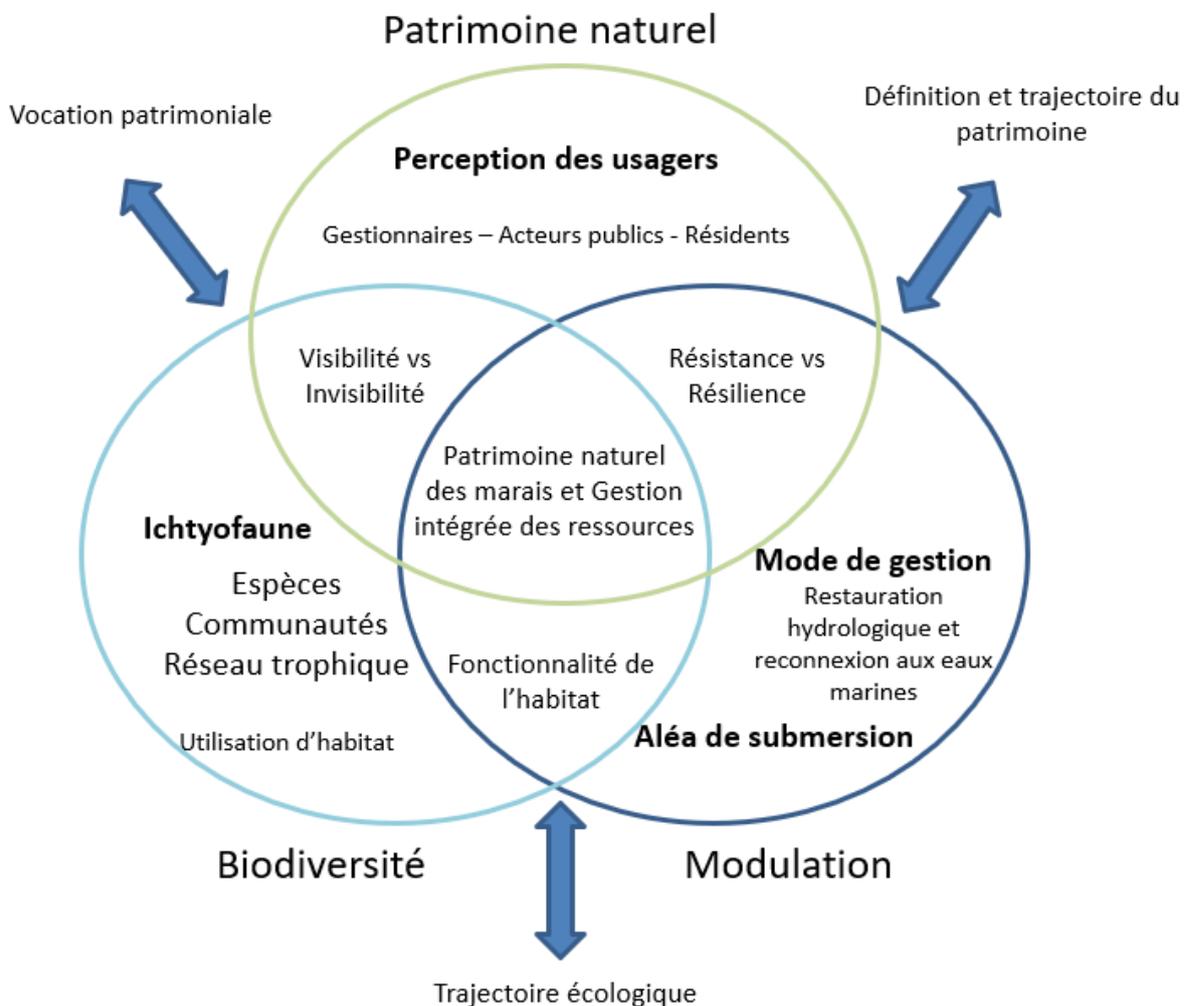


Figure 4.1. Schéma conceptuel récapitulatif des liens entre patrimoine naturel de la biodiversité et modulation de la fonctionnalité des écosystèmes.

3. Perspectives : futures questions écologiques

Dans un contexte de changement climatique et d'augmentation des pressions anthropiques, les zones humides sont notoirement menacées, notamment par la dégradation et la perte d'habitat (Strayer et Dudgeon 2010 ; Davidson 2014 ; Kingsford et al. 2016 ; Xu et al. 2019). Malgré leur l'importance pour la biodiversité et les services écosystémiques, on estime une perte de plus de 70% des zones humides depuis 1900. Cette tendance à la diminution de l'étendue et le déclin de l'état écologique se poursuit actuellement (Davidson 2014). Pour ces raisons, les mesures de restauration se multiplient visant à limiter et à accélérer le rétablissement de l'écosystème ayant subi des dégradations (Moreno-Mateos

et al. 2015 ; Silver et al. 2017 ; Whiterod et al. 2021). Pour les écosystèmes côtiers, les mesures de restauration écologique consistent en majorité à la dépoldérisation (suppression des digues), mesure radicale permettant la régression plus au moins rapide des espèces allochtones ou invasives, afin d'encourager le développement de communautés résistantes (Wolters, Garbutt, et Bakker 2005; Funk et al. 2008; Lechêne, Lobry, et al. 2018; Silver et al. 2017).

Les travaux de cette thèse permettent d'appréhender les réponses de l'assemblage des communautés et du réseau trophique aquatique visant à reconnecter l'écosystème de façon intermittente aux eaux côtières. Cependant, des questionnements restent en suspens, quelle trajectoire suivra le marais à long terme ? Nous avons apporté quelques éléments de réponse en se reposant sur la littérature. Cependant, chaque projet de assemblagesassemblages est une expérience unique et doit être abordé en tant que tel, c'est pourquoi des suivis à long terme sont nécessaires pour déterminer cette nouvelle trajectoire.

Pouvoir analyser précisément les changements de communauté et de fonctionnalité des habitats est tout l'enjeu des restaurations écologiques. L'étude des réseaux trophiques présente de réels atouts dans les études de restauration permettant de mieux comprendre les interactions trophiques et le fonctionnement de l'écosystème pour mieux adapter les stratégies de gestion et réussir à atteindre les objectifs de restauration à long terme (Loch, Walters, et Cook 2020). Dans un contexte de perturbation, cette approche mérite d'être approfondie, notamment quant aux effets de la submersion sur la fonctionnalité trophique des habitats. En effet, l'expérience menée visant à reproduire une submersion (Chapitre 2 ; partie 2) n'a pas montré d'effet significatif de modification de fonctionnalité trophique. Il paraît pertinent d'analyser l'approche de l'intensité de l'événement. Suit à la tempête Xynthia, de plus forte intensité, une étude des réseaux trophiques planctoniques à montrer une perte de richesse spécifique et fonctionnelle, avec moins d'activité des organismes pouvant ainsi impacté les consommateurs supérieurs (David et al. 2020). D'autre part, notre étude vise à caractériser la réponse trophique à court terme. Dans le cadre d'une submersion plus intense, il serait intéressant d'analyser la réponse des réseaux à plus long terme afin d'appréhender leurs résiliences face à ce type d'aléa.

Références bibliographiques

A

- Aarestrup, Kim, Finn Økland, Michael M. Hansen, David Righton, Patrik Gargan, Martin Castonguay, Louis Bernatchez, Paul Howey, Henrik Sparholt, et Michael I. Pedersen. 2009. « Oceanic spawning migration of the European eel (*Anguilla anguilla*) ». *Science* 325 (5948): 1660-1660.
- Able, K. W., T. M. Grothues, S. M. Hagan, M. E. Kimball, D. M. Nemerson, et G. L. Taghon. 2008. « Long-term response of fishes and other fauna to restoration of former salt hay farms: multiple measures of restoration success ». *Reviews in Fish Biology and Fisheries* 18 (1): 65-97.
- Adams, S. Marshall, Mark S. Greeley, J. McHugh Law, Edward J. Noga, et Judith T. Zelikoff. 2003. « Application of multiple sublethal stress indicators to assess the health of fish in Pamlico Sound following extensive flooding ». *Estuaries* 26: 1365-82.
- Åhlén, Imenne, Josefin Thorslund, Peter Hambäck, Georgia Destouni, et Jerker Jarsjö. 2022. « Wetland position in the landscape: Impact on water storage and flood buffering ». *Ecohydrology* 15 (7): e2458.
- Amoros, Claude. 1984. « Introduction pratique à la systématique des organismes des eaux continentales françaises-5. Crustacés Cladocères ». *Publications de la Société Linnéenne de Lyon* 53 (3): 72-107.
- Andolina, Cristina, Geraldina Signa, Giovanna Cilluffo, Simona Iannucci, Antonio Mazzola, et Salvatrice Vizzini. 2022. « Coexisting with the alien: Evidence for environmental control on trophic interactions between a native (*Atherina boyeri*) and a non-indigenous fish species (*Gambusia holbrooki*) in a Mediterranean coastal ecosystem ». *Frontiers in Ecology and Evolution* 10. <https://www.frontiersin.org/articles/10.3389/fevo.2022.958467>.
- Arai, Takaomi, Daisuke Ueno, Takefumi Kitamura, et Akira Goto. 2020. « Habitat preference and diverse migration in threespine sticklebacks, *Gasterosteus aculeatus* and *G. nipponicus* ». *Scientific Reports* 10 (1): 1-15.
- Asselen, Sanneke van, Peter H. Verburg, Jan E. Vermaat, et Jan H. Janse. 2013. « Drivers of wetland conversion: a global meta-analysis ». *PloS one* 8 (11): e81292.

B

- Babelon, Jean-Pierre, et André Chastel. 1994. « La notion de patrimoine ». (*No Title*).
- Baisez, A., et P. Laffaille. 2005. « Un outil d'aide à la gestion de l'anguille : le tableau de bord anguille du bassin Loire ». *Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture*, n° 378-379: 115-30. <https://doi.org/10.1051/kmae:2005007>.
- Bakhshalizadeh, Shima, Keyvan Abbasi, Adeleh Rostamzadeh Liafuie, Ali Bani, Anu Pavithran, et Francesco Tiralongo. 2022. « Morphometric Analyses of Phenotypic Plasticity in Habitat Use in Two Caspian Sea Mulletts ». *Journal of Marine Science and Engineering* 10 (10): 1398.
- Balon, Eugene K. 1975. « Reproductive guilds of fishes: a proposal and definition ». *Journal of the Fisheries Board of Canada* 32 (6): 821-64.

- Barbier, Edward B. 2013. « Valuing ecosystem services for coastal wetland protection and restoration: Progress and challenges ». *Resources* 2 (3): 213-30.
- Barbier, Edward B., Sally D. Hacker, Chris Kennedy, Evamaria W. Koch, Adrian C. Stier, et Brian R. Silliman. 2011. « The value of estuarine and coastal ecosystem services ». *Ecological monographs* 81 (2): 169-93.
- Barnaud, Cécile, Martine Antona, et Jacques Marzin. 2011. « Vers une mise en débat des incertitudes associées à la notion de service écosystémique ». *Vertigo - la revue électronique en sciences de l'environnement*, n° Volume 11 Numéro 1 (mai). <https://doi.org/10.4000/vertigo.10905>.
- Barraud, Régis, et Michel Périgord. 2013. « L'Europe ensauvagée : émergence d'une nouvelle forme de patrimonialisation de la nature ? » *L'Espace géographique* 42 (3): 254-69. <https://doi.org/10.3917/eg.423.0254>.
- Barthon, Céline, Xavier Michel, Mathilde de Cacqueray, Céline Chadenas, Vincent Andreu-Boussut, et Arnaud de Lajartre. 2019. « L'eau et ses représentations dans les paysages de zones humides littorales: entre visibilité et invisibilité. Études de cas en France métropolitaine et ultramarine ». *Projets de paysage. Revue scientifique sur la conception et l'aménagement de l'espace*, n° 20.
- Baselga, Andrés. 2010. « Partitioning the turnover and nestedness components of beta diversity ». *Global ecology and biogeography* 19 (1): 134-43.
- Baselga, Andrés, et C. David L. Orme. 2012. « betapart: an R package for the study of beta diversity ». *Methods in ecology and evolution* 3 (5): 808-12.
- Battisti, Corrado, Gianluca Poeta, Giuliano Fanelli, Corrado Battisti, Gianluca Poeta, et Giuliano Fanelli. 2016. « The concept of disturbance ». *An introduction to disturbance ecology: a road map for wildlife management and conservation*, 7-12.
- Batzer, Darold P., et Rebecca R. Sharitz. 2014. *Ecology of freshwater and estuarine wetlands*. Univ of California Press.
- Beck, Michael W., Kenneth L. Heck, Kenneth W. Able, Daniel L. Childers, David B. Eggleston, Bronwyn M. Gillanders, Benjamin Halpern, Cynthia G. Hays, Kaho Hoshino, et Thomas J. Minello. 2001. « The identification, conservation, and management of estuarine and marine nurseries for fish and invertebrates: a better understanding of the habitats that serve as nurseries for marine species and the factors that create site-specific variability in nursery quality will improve conservation and management of these areas ». *Bioscience* 51 (8): 633-41.
- Belpaire, Claude, et Geert Goemans. 2007. « The European eel *Anguilla anguilla*, a rapporteur of the chemical status for the water framework directive? » *Vie et Milieu/Life & Environment*, 235-52.
- Bennett-Levy, Jamie, et Theresa Marteau. 1984. « Fear of Animals: What Is Prepared? » *British Journal of Psychology* 75 (1): 37-42. <https://doi.org/10.1111/j.2044-8295.1984.tb02787.x>.
- Berdoulay, Vincent, et Olivier Soubeyran. 2013. « Sens et rôle du patrimoine naturel à l'heure de l'aménagement durable et du changement climatique ». *L'Espace géographique* 42 (4): 370-80. <https://doi.org/10.3917/eg.424.0370>.
- Bergeon, Lauriane, Frédéric Azémar, Claire Carré, Bénédicte Dubillot, Claire Emery, Hélène Agogué, Philippe Pineau, Thomas Lacoue-Labarthe, Marc Bouvy, et Michèle Tackx. 2023. « Distribution

and trophic functioning of planktonic communities in coastal marshes in Atlantic Coast of France ». *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 291: 108430.

Bergossi, P. 2019. « Enquête sur l'identité patrimoniale du marais de Tasdon et des lacs de Villeneuve-les-Salines. »

Bergström, Ulf, Jens Olsson, Michele Casini, Britas Klemens Eriksson, Ronny Fredriksson, Håkan Wennhage, et Magnus Appelberg. 2015. « Stickleback increase in the Baltic Sea—a thorny issue for coastal predatory fish ». *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 163: 134-42.

Bertin, Xavier, Kai Li, Aron Roland, Jean-François Breil, Yinglong Zhang, et Eric Chaumillon. 2012. « Simulation numérique de la submersion marine associée à la tempête Xynthia (février 2010) ». *XIII Journées Nationales Génie Côtier—Génie Civil; Paralia: Nantes, France*.

Bjerke, Tore, et Torbjørn Østdahl. 2004. « Animal-related attitudes and activities in an urban population ». *Anthrozoös* 17 (2): 109-29. <https://doi.org/10.2752/089279304786991783>.

Bjurlin, Curtis D., et Brian L. Cypher. 2005. *Encounter frequency with the urbanized San Joaquin kit fox correlates with public beliefs and attitudes toward the species*. Vol. 22, no 3. Endangered Species Update.

Boesch, Donald F., et R. Eugene Turner. 1984. « Dependence of fishery species on salt marshes: the role of food and refuge ». *Estuaries* 7: 460-68.

Bouchard, Virginie, et Jean-Claude Lefeuvre. 2000. « Primary production and macro-detritus dynamics in a European salt marsh: carbon and nitrogen budgets ». *Aquatic Botany* 67 (1): 23-42.

Bouisset, Christine, et Isabelle Degrémont. 2013. « Patrimonialiser la nature: le regard des sciences humaines. Introduction ». *VertigO-la revue électronique en sciences de l'environnement*, n° Hors-série 16.

Breilh, Jean-François, Xavier Bertin, Éric Chaumillon, Nathalie Giloy, et Thierry Sauzeau. 2014. « How frequent is storm-induced flooding in the central part of the Bay of Biscay? » *Global and Planetary change* 122: 161-75.

Buchheister, Andre, et Robert J. Latour. 2010. « Turnover and fractionation of carbon and nitrogen stable isotopes in tissues of a migratory coastal predator, summer flounder (*Paralichthys dentatus*) ». *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 67 (3): 445-61.

Buckley, Yvonne M., et Jane Catford. 2016. « Does the Biogeographic Origin of Species Matter? Ecological Effects of Native and Non-Native Species and the Use of Origin to Guide Management ». *Journal of Ecology* 104 (1): 4-17. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12501>.

C

Cahoon, Donald R., Philippe F. Hensel, Tom Spencer, Denise J. Reed, Karen L. McKee, et Neil Saintilan. 2006. « Coastal Wetland Vulnerability to Relative Sea-Level Rise: Wetland Elevation Trends and Process Controls ». In *Wetlands and Natural Resource Management*, édité par Jos T. A. Verhoeven, Boudewijn Beltman, Roland Bobbink, et Dennis F. Whigham, 271-92. Ecological Studies. Berlin, Heidelberg: Springer. https://doi.org/10.1007/978-3-540-33187-2_12.

- Cailly Arnulphi, Verónica B., Sergio A. Lambertucci, et Carlos E. Borghi. 2017. « Education Can Improve the Negative Perception of a Threatened Long-Lived Scavenging Bird, the Andean Condor ». Édité par Emmanuel Serrano Ferron. *PLOS ONE* 12 (9): e0185278. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0185278>.
- Calizza, Edoardo, Loreto Rossi, Giulio Careddu, Simona Sporta Caputi, et Maria Letizia Costantini. 2021. « A Novel Approach to Quantifying Trophic Interaction Strengths and Impact of Invasive Species in Food Webs ». *Biological Invasions* 23 (7): 2093-2107. <https://doi.org/10.1007/s10530-021-02490-y>.
- Cardinale, Bradley J., J. Emmett Duffy, Andrew Gonzalez, David U. Hooper, Charles Perrings, Patrick Venail, Anita Narwani, et al. 2012. « Biodiversity Loss and Its Impact on Humanity ». *Nature* 486 (7401): 59-67. <https://doi.org/10.1038/nature11148>.
- Carlier, Antoine, Pascal Riera, Jean-Michel Amouroux, Jean-Yves Bodiou, Martin Desmalades, et Antoine Grémare. 2008. « Food web structure of two Mediterranean lagoons under varying degree of eutrophication ». *Journal of Sea Research* 60 (4): 264-75.
- Carlucci, Marcos B., Pedro H. S. Brancalion, Ricardo R. Rodrigues, Rafael Loyola, et Marcus V. Cianciaruso. 2020. « Functional Traits and Ecosystem Services in Ecological Restoration ». *Restoration Ecology* 28 (6): 1372-83. <https://doi.org/10.1111/rec.13279>.
- Carpentier, Alexandre, Serena Como, Christine Dupuy, Christel Lefrançois, et Eric Feunteun. 2014. « Feeding ecology of *Liza* spp. in a tidal flat: Evidence of the importance of primary production (biofilm) and associated meiofauna ». *Journal of Sea Research* 92: 86-91.
- Cattrijsse, André, et Henrietta Hampel. 2006. « European intertidal marshes: a review of their habitat functioning and value for aquatic organisms ». *Marine Ecology Progress Series* 324: 293-307.
- Chadenas, Céline. 2008. « L'Homme et l'Oiseau sur les littoraux d'Europe occidentale », 1-296. <https://www.torrossa.com/it/resources/an/5118991>.
- Chang, Cynthia, et Janneke HilleRisLambers. 2016. « Integrating succession and community assembly perspectives ». *F1000Research* 5 (septembre): F1000 Faculty Rev-2294. <https://doi.org/10.12688/f1000research.8973.1>.
- Chaumillon, Eric, Xavier Bertin, André B. Fortunato, Marco Bajo, Jean-Luc Schneider, Laurent Dezileau, John Patrick Walsh, Agnès Michelot, Etienne Chauveau, et Axel Créach. 2017. « Storm-induced marine flooding: Lessons from a multidisciplinary approach ». *Earth-Science Reviews* 165: 151-84.
- Choay, Françoise. 2019. *L'allégorie du patrimoine*. Média Diffusion.
- Christensen, Villy, et Daniel Pauly. 1993. *Trophic Models of Aquatic Ecosystems*. WorldFish.
- Chu, Li, Jeanne L. Tsai, et Helene H. Fung. 2021. « Association between Age and Intellectual Curiosity: The Mediating Roles of Future Time Perspective and Importance of Curiosity ». *European Journal of Ageing* 18 (1): 45-53. <https://doi.org/10.1007/s10433-020-00567-6>.
- Clements, Frederic Edward. 1916. *Plant succession: an analysis of the development of vegetation*. Carnegie institution of Washington.

- Commission interministérielle des comptes du patrimoine naturel. 1986. *Les comptes du patrimoine naturel*. Insee. Direction générale.
- Connell, Sean D., et Giulia Ghedini. 2015. « Resisting regime-shifts: the stabilising effect of compensatory processes ». *Trends in ecology & evolution* 30 (9): 513-15.
- Copp, G. H. 1997. « Importance of marinas and off-channel water bodies as refuges for young fishes in a regulated lowland river ». *Regulated Rivers: Research & Management: An International Journal Devoted to River Research and Management* 13 (3): 303-7.
- Copp, G. H., J. Robert Britton, Zhiqiang Guo, V. Ronni Edmonds-Brown, Josie Pegg, Lorenzo Vilizzi, et Phillip I. Davison. 2017. « Trophic consequences of non-native pumpkinseed *Lepomis gibbosus* for native pond fishes ». *Biological Invasions* 19: 25-41.
- Costa, M.J., Fernando Catarino, et Alexandre Bettencourt. 2001. « The Role of Salt Marshes in the Mira Estuary (Portugal) ». *Wetlands Ecology and Management* 9 (2): 121-34. <https://doi.org/10.1023/A:1011193421035>.
- Costanza, Robert, Ralph d'Arge, Rudolf De Groot, Stephen Farber, Monica Grasso, Bruce Hannon, Karin Limburg, Shahid Naeem, Robert V. O'neill, et Jose Paruelo. 1997. « The value of the world's ecosystem services and natural capital ». *nature* 387 (6630): 253-60.
- Costanza, Robert, Rudolf De Groot, Paul Sutton, Sander Van der Ploeg, Sharolyn J. Anderson, Ida Kubiszewski, Stephen Farber, et R. Kerry Turner. 2014. « Changes in the global value of ecosystem services ». *Global environmental change* 26: 152-58.
- Crosby, Sarah C., Morgan Ivens-Duran, Mark D. Bertness, Earl Davey, Linda A. Deegan, et Heather M. Leslie. 2015. « Flowering and Biomass Allocation in U.S. Atlantic Coast *Spartina Alterniflora* ». *American Journal of Botany* 102 (5): 669-76. <https://doi.org/10.3732/ajb.1400534>.
- Cruz, Derrick O., Richard T. Kingsford, Iain M. Suthers, Thomas S. Rayner, James A. Smith, et Angela H. Arthington. 2020. « Connectivity but not recruitment: Response of the fish community to a large-scale flood on a heavily regulated floodplain ». *Ecohydrology* 13 (3): e2194. <https://doi.org/10.1002/eco.2194>.
- Cucherousset, Julien, Alexandre Carpentier, et J.-M. Paillisson. 2007. « How do fish exploit temporary waters throughout a flooding episode? » *Fisheries Management and Ecology* 14 (4): 269-76.

D

- Dalsuet, Anne. 2020. « Végéter ». *Sens-Dessous* 26 (2): 73-94. <https://doi.org/10.3917/sdes.026.0073>.
- David, Viviane, et al. "Modelling population dynamics in mesocosms using an individual-based model coupled to a bioenergetics model." *Ecological Modelling* 398 (2019): 55-66.
- David, Valérie, Sébastien Tortajada, Olivier Philippine, Martine Bréret, Alexandre Barnett, Hélène Agogué, François-Xavier Robin, et Christine Dupuy. 2020. « Ecological succession and resilience of plankton recovering from an acute disturbance in freshwater marshes ». *Science of The Total Environment* 709 (mars): 135997. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2019.135997>.
- Davidson, Nick C. 2014. « How much wetland has the world lost? Long-term and recent trends in global wetland area ». *Marine and Freshwater Research* 65 (10): 934-41.

- Davidson, Nick C., A. A. Van Dam, C. M. Finlayson, et R. J. McInnes. 2019. « Worth of wetlands: revised global monetary values of coastal and inland wetland ecosystem services ». *Marine and Freshwater Research* 70 (8): 1189-94.
- Dawson, R. J., M. E. Dickson, R. J. Nicholls, J. W. Hall, M. J. A. Walkden, P. K. Stansby, M. Mokrech, et al. 2009. « Integrated Analysis of Risks of Coastal Flooding and Cliff Erosion under Scenarios of Long-Term Change ». *Climatic Change* 95 (1): 249-88. <https://doi.org/10.1007/s10584-008-9532-8>.
- De Cacqueray, Mathilde, Céline Barthon, Céline Chadenas, Xavier Michel, Vincent Andreu-Boussut, et Arnaud de Lajartre. 2018. « Le patrimoine, un élément fédérateur pour la gouvernance des espaces protégés? L'exemple du marais de Brouage (Charente-Maritime) ». *Norois*, 7-27.
- De Groot, Rudolf S., James Blignaut, Sander Van Der Ploeg, James Aronson, Thomas Elmqvist, et Joshua Farley. 2013. « Benefits of investing in ecosystem restoration ». *Conservation Biology* 27 (6): 1286-93.
- De Singly, François. 2016. *Le questionnaire-4e édition*. Armand Colin.
- . 2020. *L'exploitation du questionnaire*. France: Armand Colin.
- Debue, Marianne, Dakis-Yaoba Ouédraogo, Romain Sordello, et Yorick Reyjol. 2022. « Impacts of coastal realignment on biodiversity. A systematic review and meta-analysis ». *Basic and Applied Ecology* 60 (mai): 48-62. <https://doi.org/10.1016/j.baae.2022.01.009>.
- Dedinger, Clémence, Christophe Boschet, Clarisse Cazals, Nathalie Long, et Audrey Rivaud. 2023. « Compromis et patrimoine : les zones humides rétro-littorales face aux changements globaux ». *Développement durable et territoires. Économie, géographie, politique, droit, sociologie*, n° Vol.14, n°1 (juin). <https://doi.org/10.4000/developpementdurable.22214>.
- Dellenbach, Myriam, et Daniel Zimprich. 2008. « Typical Intellectual Engagement and Cognition in Old Age ». *Aging, Neuropsychology, and Cognition* 15 (2): 208-31. <https://doi.org/10.1080/13825580701338094>.
- Demangeot, Jean. 2014. *Les milieux « naturels » du globe*. 10e éd., 364p. Armand Colin.
- Dembski, Samuel, Gerard Masson, Philippe Wagner, et Jean-Claude Pihan. 2008. « Habitat use by YOY in the littoral zone of an artificially heated reservoir ». *International Review of Hydrobiology* 93 (2): 243-55. <https://doi.org/10.1002/iroh.200710911>.
- Depraz, Samuel. 2008. *Géographie des espaces naturels protégés*. Armand Colin.
- Dettinger, Michael, Bradley Udall, et Aris Georgakakos. 2015. « Western Water and Climate Change ». *Ecological Applications* 25 (8): 2069-93. <https://doi.org/10.1890/15-0938.1>.
- Devictor, Vincent, David Mouillot, Christine Meynard, Frédéric Jiguet, Wilfried Thuiller, et Nicolas Mouquet. 2010. « Spatial Mismatch and Congruence between Taxonomic, Phylogenetic and Functional Diversity: The Need for Integrative Conservation Strategies in a Changing World ». *Ecology Letters* 13 (8): 1030-40. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2010.01493.x>.
- Di Méo, Guy. 2007. « Processus de patrimonialisation et construction des territoires. » In , p.87-109. Geste éditions.

- Dick, Jaimie T. A., Mhairi E. Alexander, Jonathan M. Jeschke, Anthony Ricciardi, Hugh J. MacIsaac, Tamara B. Robinson, Sabrina Kumschick, et al. 2014. « Advancing Impact Prediction and Hypothesis Testing in Invasion Ecology Using a Comparative Functional Response Approach ». *Biological Invasions* 16 (4): 735-53. <https://doi.org/10.1007/s10530-013-0550-8>.
- Doney, Scott C., Mary Ruckelshaus, J. Emmett Duffy, James P. Barry, Francis Chan, Chad A. English, Heather M. Galindo, et al. 2012. « Climate Change Impacts on Marine Ecosystems ». *Annual Review of Marine Science* 4 (1): 11-37. <https://doi.org/10.1146/annurev-marine-041911-111611>.
- Dornelas, Maria, Nicholas J. Gotelli, Brian McGill, Hideyasu Shimadzu, Faye Moyes, Caya Sievers, et Anne E. Magurran. 2014. « Assemblage time series reveal biodiversity change but not systematic loss ». *Science* 344 (6181): 296-99.
- Dray, Stéphane, et Maintenier Aurélie Siberchicot. 2017. « Package 'ade4' ». *Université de Lyon: Lyon, France*.
- Driscoll, Janis Wiley. 1995. « Attitudes toward Animals: Species Ratings ». *Society & Animals* 3 (2): 139-50. <https://doi.org/10.1163/156853095X00125>.
- Dudgeon, David, Angela H. Arthington, Mark O. Gessner, Zen-Ichiro Kawabata, Duncan J. Knowler, Christian Lévêque, Robert J. Naiman, Anne-Hélène Prieur-Richard, Doris Soto, et Melanie LJ Stiassny. 2006. « Freshwater biodiversity: importance, threats, status and conservation challenges ». *Biological reviews* 81 (2): 163-82.
- Duffaut, Chloé. 2019. « Services écosystémiques et perception de la faune urbaine spontanée ». These de doctorat, Sorbonne université. <https://www.theses.fr/2019SORUS199>.
- Dugan, Patrick. 1993. *Wetlands in danger: a world conservation atlas*.
- Dupré, Sophie. 2006. « Perceptions et représentations géographiques : un outil pour aménager les forêts touristifiées ? » *Téoros. Revue de recherche en tourisme* 25 (2): 53-61. <https://journals.openedition.org/teoros/1457>.
- Dussart, B. H., D. Defaye, et H. J. F. Dumont. 1995. *Copepoda. Introduction to the Copepoda. Guides to Identification of Microinvertebrates of Continental Waters of the World, Vol. 7*. Amsterdam (The Netherlands): SPB Academic Publishing. NEW TITLES.

E

- Earl, Gillian, Allan Curtis, et Catherine Allan. 2010. « Towards a duty of care for biodiversity ». *Environmental management* 45: 682-96.
- Elliott, M., et F. Dewailly. 1995. « The structure and components of European estuarine fish assemblages ». *Netherland Journal of Aquatic Ecology* 29: 397-417.
- Escalas, Arthur, Franck Ferraton, Christelle Paillon, Guy Vidy, Frédérique Carcaillet, Chantal Salen-Picard, François Le Loc'h, Pierre Richard, et Audrey Michèle Darnaude. 2015. « Spatial variations in dietary organic matter sources modulate the size and condition of fish juveniles in temperate lagoon nursery sites ». *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 152: 78-90.

European Union (2014). s. d. *European Union (2014). Regulation (EU) No 1143/2014 of the European Parliament and of the Council of 22 October 2014 on the prevention and management of the introduction and spread of invasive alien species. Official Journal of the European Union, 57, 35.*

Eveillard-Buchoux, Marie. 2018. « Côtes rocheuses de Bretagne et oiseaux pélagiques : vers une valorisation intégrée du patrimoine naturel ». These de doctorat, Nantes. <https://www.theses.fr/2018NANT2003>.

F

Fairchild, Tom P., William G. Bennett, Greg Smith, Brett Day, Martin W. Skov, Iris Möller, Nicola Beaumont, Harshinie Karunaratna, et John N. Griffin. 2021. « Coastal wetlands mitigate storm flooding and associated costs in estuaries ». *Environmental Research Letters* 16 (7): 074034.

Falk, Donald A., Margaret A. Palmer, et Joy B. Zedler. 2013. *Foundations of Restoration Ecology*. Island Press.

Feunteun, Eric. 2002. « Management and restoration of European eel population (*Anguilla anguilla*): an impossible bargain ». *Ecological engineering* 18 (5): 575-91.

Feyrer, Frederick, Ted Sommer, et William Harrell. 2006. « Importance of Flood Dynamics versus Intrinsic Physical Habitat in Structuring Fish Communities: Evidence from Two Adjacent Engineered Floodplains on the Sacramento River, California ». *North American Journal of Fisheries Management* 26 (2): 408-17. <https://doi.org/10.1577/M05-113.1>.

Field-Dodgson, M. S. 1987. « The effect of salmon redd excavation on stream substrate and benthic community of two salmon spawning streams in Canterbury, New Zealand ». *Hydrobiologia* 154 (1): 3-11.

Finlayson, Colin, et Rebecca D'Cruz. 2005. « Inland water systems ». In *Ecosystems and human well-being: Current state and trends*, 551-83. Island Press.

Flecker, Alexander S. 1992. « Fish trophic guilds and the structure of a tropical stream: Weak direct vs. strong indirect effects ». *Ecology* 73 (3): 927-40.

France, Robert L. 1995. « Differentiation between littoral and pelagic food webs in lakes using stable carbon isotopes ». *Limnology and Oceanography* 40 (7): 1310-13.

Freyhof, Jörg, et Maurice Kottelat. 2007. « Handbook of European freshwater fishes ».

Froese, Rainer, et Daniel Pauly. 2010. *FishBase*. Fisheries Centre, University of British Columbia Vancouver, BC.

Funk, Jennifer L., Elsa E. Cleland, Katherine N. Suding, et Erika S. Zavaleta. 2008. « Restoration through reassembly: plant traits and invasion resistance ». *Trends in ecology & evolution* 23 (12): 695-703.

Fustec, Éliane, Jean-Claude Lefeuvre, et Geneviève Barnaud. 2000. *Fonctions et valeurs des zones humides*. Dunod Paris.

G

- Gallet, Sébastien, Armelle Hurugen, Benoît Biteau, et Stéphanie Gaucherand. 2017. « La restauration des zones humides, enjeu majeur du XXI^e siècle ». *Sciences Eaux & Territoires* Numéro 24 (3): 3-5. <https://doi.org/10.3917/set.024.0003>.
- Gardner, Royal C., et C. Finlayson. 2018. « Global wetland outlook: state of the world's wetlands and their services to people ». In *Ramsar convention secretariat, 2020-25*.
- Garnier, Emmanuel. 2010. « La crise Xynthia à l'aune de l'histoire ». *Enseignements et enjeux contemporains d'une histoire des submersions. Rapport pour le Parlement français*.
- Gautier, Caroline. 1998. « Donner une valeur à la biodiversité ». *Cahiers d'Economie et de Sociologie Rurales (CESR)*, 5-27.
- Gelot, S. 2019. « En considérant les perceptions et aspirations sociales des marais du Fier d'Ars, les modes de gestion et infrastructures permettent-ils de répondre aux aléas de submersion marine ? » Projet PAMPAS.
- Gerwing, Travis G., Hawkes, Virgil C., Gann, George D., et al. Restoration, reclamation, and rehabilitation: on the need for, and positing a definition of, ecological reclamation. *Restoration Ecology*, 2022, vol. 30, no 7, p. e13461.
- Gibson, Robin N. 1986. « Intertidal teleosts: life in a fluctuating environment ». In *The behaviour of teleost fishes*, 388-408. Springer.
- Gillet, Christian, Jean P. Dubois, et Stéphane Bonnet. 1995. « Influence of temperature and size of females on the timing of spawning of perch, *Perca fluviatilis*, in Lake Geneva from 1984 to 1993 ». *Environmental biology of fishes* 42 (4): 355-63.
- Ginneken, Vincent JT van, et Gregory E. Maes. 2005. « The European eel (*Anguilla anguilla*, Linnaeus), its lifecycle, evolution and reproduction: a literature review ». *Reviews in Fish Biology and Fisheries* 15: 367-98.
- Godet, Laurent. 2010. « La «nature ordinaire» dans le monde occidental ». *Espace géographique* 39 (4): 295-308.
- Goeldner-Gianella, Lydie. 2010. « Changement climatique et dépoldérisation: le rôle des acteurs et le poids des représentations sociales sur les côtes d'Europe atlantique ». *Quaderni* 71 (1): 41-60.
- Goeldner-Gianella, Lydie, Frédéric Bertrand, Annaig Oiry, et Delphine Grancher. 2015. « Depolderisation policy against coastal flooding and social acceptability on the French Atlantic coast: The case of the Arcachon Bay ». *Ocean & Coastal Management* 116 (novembre): 98-107. <https://doi.org/10.1016/j.ocecoaman.2015.07.001>.
- Goeldner-Gianella, Lydie, et Fernand Verger. 2009. « Du «polder» à la «dépoldérisation»? » *LEspace géographique* 38 (4): 376-77.
- Gomon, Martin F., Dianne J. Bray, et Rudie Herman Kuitert. s. d. *Fishes of Australia's Southern Coast*. New Holland Publishers, 2008.

- Green, Benjamin C., David J. Smith, Sarah E. Earley, Leanne J. Hepburn, et Graham JC Underwood. 2009. « Seasonal changes in community composition and trophic structure of fish populations of five salt marshes along the Essex coastline, United Kingdom ». *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 85 (2): 247-56.
- Green, Benjamin C., David J. Smith, Jonathan Grey, et Graham JC Underwood. 2012. « High site fidelity and low site connectivity in temperate salt marsh fish populations: a stable isotope approach ». *Oecologia* 168: 245-55.
- Green, Roger H. 1979. *Sampling design and statistical methods for environmental biologists*. John Wiley & Sons.
- Grimaldo, Lenny, Robert E. Miller, Chris M. Peregrin, et Zachary Hymanson. 2012. « Fish assemblages in reference and restored tidal freshwater marshes of the San Francisco estuary ». *San Francisco Estuary and Watershed Science* 10 (1). <https://doi.org/10.15447/sfews.2012v10iss1art2>.
- Gumuchian, Hervé. 1991. *Représentations et Aménagement du territoire*. Anthropos.
- Gumuchian, Hervé, Eric Grasset, Romain Lajarge, et E. Roux. 2003. *Les acteurs, ces oubliés du territoire, Paris: Economica. Coll. Géographie*.
- Gumuchian, Hervé, Claude Marois, et Véronique Fèvre. 2000. *Initiation à la recherche en géographie: aménagement, développement territorial, environnement*. PUM.

H

- Haines-Young, Roy, et Marion Potschin-Young. 2018. « Revision of the common international classification for ecosystem services (CICES V5. 1): a policy brief ». *One Ecosystem* 3: e27108.
- Hampel, Henrietta, Andre Cattrijsse, et Mike Elliott. 2005. « Feeding habits of young predatory fishes in marsh creeks situated along the salinity gradient of the Schelde estuary, Belgium and The Netherlands ». *Helgoland marine research* 59 (2): 151-62.
- Hampel, Henrietta, Andre Cattrijsse, et Jan Mees. 2004. « Changes in marsh nekton communities along the salinity gradient of the Schelde river, Belgium and The Netherlands ». *Hydrobiologia* 515: 137-46.
- Hampel, Henrietta, Andre Cattrijsse, et Magda Vincx. 2003. « Habitat value of a developing estuarine brackish marsh for fish and macrocrustaceans ». *ICES Journal of Marine Science* 60 (2): 278-89.
- Hampel, Henrietta, M. Elliott, et A. Cattrijsse. 2009. « Macrofaunal communities in the habitats of intertidal marshes along the salinity gradient of the Schelde estuary ». *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 84 (1): 45-53. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2009.05.029>.
- Harrison-Day, Violet, Vishnu Prahalad, Jamie B. Kirkpatrick, et Melinda McHenry. 2020. « A systematic review of methods used to study fish in saltmarsh flats ». *Marine and Freshwater Research* 72 (2): 149-62.
- Herbert, Ellen R., Paul Boon, Amy J. Burgin, Scott C. Neubauer, Rima B. Franklin, Marcelo Ardón, Kristine N. Hopfensperger, Leon P. M. Lamers, et Peter Gell. 2015. « A Global Perspective on

- Wetland Salinization: Ecological Consequences of a Growing Threat to Freshwater Wetlands ». *Ecosphere* 6 (10): art206. <https://doi.org/10.1890/ES14-00534.1>.
- Héritier, Stéphane, et Stéphane Mottin. 2009. *Nature et patrimoine au service de la gestion durable des territoires*. MRCT-CNRS.
- Herzka, Sharon Z. 2005. « Assessing connectivity of estuarine fishes based on stable isotope ratio analysis ». *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 64 (1): 58-69.
- Hobbs, Richard J., Lawrence R. Walker, et Joe Walker. 2007. « Integrating restoration and succession ». *Linking restoration and ecological succession*, 168-79.
- Hobson, Keith A. 1999. « Tracing origins and migration of wildlife using stable isotopes: a review ». *Oecologia* 120 (3): 314-26.
- Hoffmann, Lukas. 1964. « Project Mar: the conservation and management of temperate marshes, bogs and other wetlands. Volume 1. Proceedings of the Mar conference ».
- Hoggart, S. P. G., M. E. Hanley, D. J. Parker, D. J. Simmonds, D. T. Bilton, M. Filipova-Marinova, E. L. Franklin, et al. 2014. « The consequences of doing nothing: The effects of seawater flooding on coastal zones ». *Coastal Engineering, Coasts@Risks: THESEUS, a new wave in coastal protection*, 87 (mai): 169-82. <https://doi.org/10.1016/j.coastaleng.2013.12.001>.
- Holling, Crawford S. 1973. « Resilience and stability of ecological systems ». *Annual review of ecology and systematics* 4 (1): 1-23.
- Holmlund, Cecilia M., et Monica Hammer. 1999. « Ecosystem services generated by fish populations ». *Ecological economics* 29 (2): 253-68.
- Houghton, John T., Y. Ding, D. J. Griggs, M. Noguer, P. J. Van Der Linden, X. Dai, K. Maskell, et C. A. Johnson. 2001. « Climate Change 2001: The science of climate change ». *The Third Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. Cambridge University Press, UK.
- Howard, Jennifer, Ariana Sutton-Grier, Dorothée Herr, Joan Kleypas, Emily Landis, Elizabeth Mcleod, Emily Pidgeon, et Stefanie Simpson. 2017. « Clarifying the role of coastal and marine systems in climate mitigation ». *Frontiers in Ecology and the Environment* 15 (1): 42-50.

I

- Imbert, Geneviève. 2010. « L'entretien semi-directif : à la frontière de la santé publique et de l'anthropologie ». *Recherche en soins infirmiers* 102 (3): 23-34. <https://doi.org/10.3917/rsi.102.0023>.
- Isbell, Forest, Vincent Calcagno, Andy Hector, John Connolly, W. Stanley Harpole, Peter B. Reich, Michael Scherer-Lorenzen, Bernhard Schmid, David Tilman, et Jasper Van Ruijven. 2011. « High plant diversity is needed to maintain ecosystem services ». *Nature* 477 (7363): 199-202.

J

Jorgensen, Bradley S., et Richard C. Stedman. 2006. « A comparative analysis of predictors of sense of place dimensions: Attachment to, dependence on, and identification with lakeshore properties ». *Journal of environmental management* 79 (3): 316-27.

K

Kapitza, Katharina, Heike Zimmermann, Berta Martín-López, et Henrik von Wehrden. 2019. « Research on the Social Perception of Invasive Species: A Systematic Literature Review ». *Neobiota* 43 (mars): 47-68. <https://doi.org/10.3897/neobiota.43.31619>.

Kassambara, Alboukadel. 2020a. « Package 'rstatix' ». *R topics documented*.

———. 2020b. « rstatix: Pipe-friendly framework for basic statistical tests ». *R package version 0.6.0*.

Keddy, Paul A. 2010. *Wetland ecology: principles and conservation*. Cambridge university press.

Kedney, G. I., V. Boulé, et G. J. Fitzgerald. 1987. « The reproductive ecology of threespine sticklebacks breeding in fresh and brackish water ». In *American Fisheries Society Symposium*, 1:151-61.

Keith, Philippe, Henri Persat, Éric Feunteun, et Jean Allardi. 2011. *Les poissons d'eau douce de France*. Biotope.

Kellert, Stephen R. 1980. *Knowledge, Affection, and Basic Attitudes Toward Animals in American Society: Phase III*. U.S. Department of the Interior, Fish and Wildlife Service.

———. 1985. « American Attitudes Toward and Knowledge of Animals: An Update ». In *Advances in Animal Welfare Science 1984*, édité par Michael W. Fox et Linda D. Mickley, 177-213. *Advances in Animal Welfare Science*. Dordrecht: Springer Netherlands. https://doi.org/10.1007/978-94-009-4998-0_11.

Kingsford, Richard T., Alberto Basset, et Leland Jackson. 2016. « Wetlands: Conservation's Poor Cousins ». *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems* 26 (5): 892-916. <https://doi.org/10.1002/aqc.2709>.

Kirwan, Matthew L., Stijn Temmerman, Emily E. Skeehan, Glenn R. Guntenspergen, et Sergio Fagherazzi. 2016. « Overestimation of Marsh Vulnerability to Sea Level Rise ». *Nature Climate Change* 6 (3): 253-60. <https://doi.org/10.1038/nclimate2909>.

Kneib, Ronald T. 1997. « The role of tidal marshes in the ecology of estuarine nekton ». *Oceanogr Mar Biol* 35: 154.

Kochalski, Sophia, Carsten Riepe, et Robert Arlinghaus. 2022. « Perceived Socio-Cultural Ecosystem Services Provided by Wild Atlantic Salmon Populations in Four European Countries ». *Aquatic Ecosystem Health & Management* 25 (3): 12-21. <https://doi.org/10.14321/ae hm.025.03.12>.

Koehn, John D. 2004. « Carp (*Cyprinus carpio*) as a powerful invader in Australian waterways ». *Freshwater biology* 49 (7): 882-94.

Kraft, Nathan JB, Peter B. Adler, Oscar Godoy, Emily C. James, Steve Fuller, et Jonathan M. Levine. 2015. « Community assembly, coexistence and the environmental filtering metaphor ». *Functional ecology* 29 (5): 592-99.

Kraufvelin, Patrik, Zeynep Pekcan-Hekim, Ulf Bergström, Ann-Britt Florin, Annukka Lehikoinen, Johanna Mattila, Timo Arula, Laura Briekmane, Elliot John Brown, et Zuzanna Celmer. 2018. « Essential coastal habitats for fish in the Baltic Sea ». *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 204: 14-30. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2018.02.014>.

Kulp, Scott A., et Benjamin H. Strauss. 2019. « New elevation data triple estimates of global vulnerability to sea-level rise and coastal flooding ». *Nature communications* 10 (1): 1-12.

L

Laffaille, Pascal. 2000. « Relations entre l'ichtyofaune et les marais sales macrotidaux : le cas de la baie du mont saint-michel ». These de doctorat, Rennes 1. <https://www.theses.fr/2000REN10084>.

Laffaille, Pascal, Aurore Baisez, Christian Rigaud, et Eric Feunteun. 2004. « Habitat preferences of different European eel size classes in a reclaimed marsh: a contribution to species and ecosystem conservation ». *Wetlands* 24 (3): 642-51.

Laffaille, Pascal, Eric Feunteun, C. Lefebvre, Alain Radureau, Gaël Sagan, et J.-C. Lefevre. 2002. « Can thin-lipped mullet directly exploit the primary and detritic production of European macrotidal salt marshes? ». *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 54 (4): 729-36.

Laffaille, Pascal, Eric Feunteun, et J.-C. Lefevre. 2000. « Composition of fish communities in a European macrotidal salt marsh (the Mont Saint-Michel Bay, France) ». *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 51 (4): 429-38.

Laignel, Julien, Margaux Mistarz, Benoît Pisanu, et Julien Touroult. 2021. « PATRIMOINE NATUREL ».

Lamarque, Laurent Jean, Sylvain Delzon, et Christopher James Lortie. 2011. « Tree invasions: a comparative test of the dominant hypotheses and functional traits ». *Biological invasions* 13: 1969-89.

Lamarque, Pénélope, Ulrike Tappeiner, Catherine Turner, Melanie Steinbacher, Richard D. Bardgett, Ute Szukics, Markus Schermer, et Sandra Lavorel. 2011. « Stakeholder Perceptions of Grassland Ecosystem Services in Relation to Knowledge on Soil Fertility and Biodiversity ». *Regional Environmental Change* 11 (4): 791-804. <https://doi.org/10.1007/s10113-011-0214-0>.

Landel, Pierre-Antoine, et Nicolas Senil. 2009. « Patrimoine et territoire, les nouvelles ressources du développement ». *Développement durable et territoires. Économie, géographie, politique, droit, sociologie*, n° Dossier 12.

Landi, Pietro, Henintsoa O. Minoarivelo, Åke Brännström, Cang Hui, et Ulf Dieckmann. 2018. « Complexity and Stability of Ecological Networks: A Review of the Theory ». *Population Ecology* 60 (4): 319-45. <https://doi.org/10.1007/s10144-018-0628-3>.

Latour, B. 2006. *Changer de société, refaire de la sociologie*. La découverte.

Laughlin, Daniel C. 2014. « Applying trait-based models to achieve functional targets for theory-driven ecological restoration ». *Ecology letters* 17 (7): 771-84.

- Lazzari, M. A., S. Sherman, et J. K. Kanwit. 2003. « Nursery use of shallow habitats by epibenthic fishes in Maine nearshore waters ». *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 56 (1): 73-84.
- Le Floc'h, Édouard, et James Aronson. 1995. « Écologie de la restauration. Définition de quelques concepts de base ». *Natures Sciences Sociétés* 3: s29-35.
- Le Hégarat, Thibault. 2015. « Un historique de la notion de patrimoine ».
- Le Loc'h, François, Christian Hily, et Jacques Grall. 2008. « Benthic community and food web structure on the continental shelf of the Bay of Biscay (North Eastern Atlantic) revealed by stable isotopes analysis ». *Journal of Marine Systems* 72 (1-4): 17-34.
- Lê, Sébastien, Julie Josse, et François Husson. 2008. « FactoMineR: An R Package for Multivariate Analysis ». *Journal of Statistical Software* 25 (mars): 1-18. <https://doi.org/10.18637/jss.v025.i01>.
- Lebreton, Benoit, Pierre Richard, Emmanuel P. Parlier, Gaël Guillou, et Gérard F. Blanchard. 2011. « Trophic ecology of mullets during their spring migration in a European saltmarsh: a stable isotope study ». *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 91 (4): 502-10.
- Lechêne, Alain. 2017. « Trajectoire de restauration des marais intertidaux: réponse du necton à la dépollardisation dans l'estuaire de la Gironde ». Université de Bordeaux, doctorat Sciences et environnements, spécialité
- Lechêne, Alain, Philippe Boët, Pascal Laffaille, et Jérémy Lobry. 2018. « Nekton communities of tidally restored marshes: A whole-estuary approach ». *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 207: 368-82. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2017.08.038>.
- Lechêne, Alain, Jérémy Lobry, Philippe Boët, et Pascal Laffaille. 2018. « Change in Fish Functional Diversity and Assembly Rules in the Course of Tidal Marsh Restoration ». *PLOS ONE* 13 (12): e0209025. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0209025>.
- Lefeuvre, Jean-Claude. 1990. « De la protection de la nature à la gestion du patrimoine naturel ». *Patrimoines en folie, Paris, Éditions de la Maison des sciences de l'homme*, 29-75.
- Lefeuvre, Jean-Claude, Pascal Laffaille, Eric Feunteun, Virginie Bouchard, et Alain Radureau. 2003. « Biodiversity in salt marshes: from patrimonial value to ecosystem functioning. The case study of the Mont-Saint-Michel Bay ». *Comptes Rendus Biologies* 326 (août): 125-31. [https://doi.org/10.1016/S1631-0691\(03\)00049-0](https://doi.org/10.1016/S1631-0691(03)00049-0).
- Legendre, Pierre, et Olivier Gauthier. 2014. « Statistical methods for temporal and space-time analysis of community composition data ». *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 281 (1778): 20132728.
- Lemesle, Dorian. 2022. « Perception de l'ichtyofaune par les usagers des Marais de Tasdon et du Fier d'Ars : Des enjeux de protection environnementale et de cohésion territoriale ».
- Leniaud, Jean-Michel. 1992. « L'utopie Française : essai sur le patrimoine. » In , 181 p. Paris: Mengès.
- Levine, Jonathan M., et Carla M. D'Antonio. 1999. « Elton revisited: a review of evidence linking diversity and invasibility ». *Oikos*, 15-26.

Llewellyn, Chris, et Megan La Peyre. 2011. « Evaluating Ecological Equivalence of Created Marshes: Comparing Structural Indicators with Stable Isotope Indicators of Blue Crab Trophic Support ». *Estuaries and Coasts* 34 (1): 172-84. <https://doi.org/10.1007/s12237-010-9297-y>.

Loch, Jennifer M. H., Linda J. Walters, et Geoffrey S. Cook. 2020. « Recovering trophic structure through habitat restoration: A review ». *Food Webs* 25 (décembre): e00162. <https://doi.org/10.1016/j.fooweb.2020.e00162>.

Lumbroso, D. M., et F. Vinet. 2011. « A Comparison of the Causes, Effects and Aftermaths of the Coastal Flooding of England in 1953 and France in 2010 ». *Natural Hazards and Earth System Sciences* 11 (8): 2321-33. <https://doi.org/10.5194/nhess-11-2321-2011>.

M

Macdonald, Jed I., Zeb D. Tonkin, David SL Ramsey, Andrew K. Kaus, Alison K. King, et David A. Crook. 2012. « Do invasive eastern gambusia (*Gambusia holbrooki*) shape wetland fish assemblage structure in south-eastern Australia? » *Marine and Freshwater Research* 63 (8): 659-71.

McDonald, Tein, Justin Jonson, et Kingsley Dixon. 2016. « National standards for the practice of ecological restoration in Australia (vol 24, pg S1, 2016) ». *Restoration Ecology* 24 (5): 705-705.

Mack, Richard N., Daniel Simberloff, W. Mark Lonsdale, Harry Evans, Michael Clout, et Fakhri A. Bazzaz. 2000. « Biotic invasions: causes, epidemiology, global consequences, and control ». *Ecological applications* 10 (3): 689-710.

Mahardja, Brian, Vanessa Tobias, Shruti Khanna, Lara Mitchell, Peggy Lehman, Ted Sommer, Larry Brown, Steve Culberson, et J. Louise Conrad. 2021. « Resistance and Resilience of Pelagic and Littoral Fishes to Drought in the San Francisco Estuary ». *Ecological Applications* 31 (2): e02243. <https://doi.org/10.1002/eap.2243>.

Mahoney, Richard D., Jeffrey L. Beal, Dakota M. Lewis, et Geoffrey S. Cook. 2021. « Quantifying the Response of an Estuarine Nekton Community to Coastal Wetland Habitat Restoration ». *Sustainability* 13 (23): 13299.

Maître d'Hôtel, Elodie, et Flora Pelegrin. 2012. *Les valeurs de la biodiversité: un état des lieux de la recherche française*. FRB.

Maris, Virginie. 2007. « La protection de la biodiversité: entre science, éthique et politique ».

Mascherek, A., et D. Zimprich. 2012. « Stability and Change in Typical Intellectual Engagement in Old Age Across 5 Years ». *The Journals of Gerontology Series B: Psychological Sciences and Social Sciences* 67B (3): 309-16. <https://doi.org/10.1093/geronb/gbr101>.

Mason, Norman WH, David Mouillot, William G. Lee, et J. Bastow Wilson. 2005. « Functional richness, functional evenness and functional divergence: the primary components of functional diversity ». *Oikos* 111 (1): 112-18.

Matthews, Geoffrey Vernon Townsend. 1993. « The Ramsar Convention on Wetlands: its history and development ». In . Ramsar Convention Bureau Gland.

- Mazé, Camille. 2020. « Le concept de transformation vers la soutenabilité : de la science à l'(in)action publique. Le cas brûlant de la gouvernance des socio-écosystèmes marins et côtiers dans le climat du XXIe siècle ». Thesis, La Rochelle Université. <https://hal.science/tel-03014487>.
- McMahon, Kelton W., William G. Ambrose Jr, Melinda J. Reynolds, Beverly J. Johnson, Alex Whiting, et Lisa M. Clough. 2021. « Arctic lagoon and nearshore food webs: Relative contributions of terrestrial organic matter, phytoplankton, and phytobenthos vary with consumer foraging dynamics ». *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 257: 107388.
- Meiners, Scott J., Marc W. Cadotte, Jason D. Fridley, Steward TA Pickett, et Lawrence R. Walker. 2015. « Is successional research nearing its climax? New approaches for understanding dynamic communities ». *Functional Ecology* 29 (2): 154-64.
- Micoud, André. 2004. « Des patrimoines aux territoires durables: Ethnologie et écologie dans les campagnes françaises ». *Ethnologie française* 37 (2): 013-022.
- Millennium ecosystem assessment, M. E. A. 2005. *Ecosystems and human well-being*. Vol. 5. Island press Washington, DC.
- Ministère de la Culture et de la Communication. 2014. « Patrimoine culturel, patrimoine naturel : Objectifs et orientations thématiques. 31ème édition de la Journée Européenne du Patrimoine. »
- Mitsch, William J., Blanca Bernal, et Maria E. Hernandez. 2015. *Ecosystem services of wetlands. International Journal of Biodiversity Science, Ecosystem Services & Management*. Vol. 11. Taylor & Francis.
- Mitsch, William J., Blanca Bernal, Amanda M. Nahlik, Ülo Mander, Li Zhang, Christopher J. Anderson, Sven E. Jørgensen, et Hans Brix. 2013. « Wetlands, carbon, and climate change ». *Landscape Ecology* 28: 583-97.
- Mitsch, William J., et James G. Gosselink. 2000. « The value of wetlands: importance of scale and landscape setting ». *Ecological economics* 35 (1): 25-33.
- Moncelon, Raphaël. 2022. « Couplage benthos-pelagos en marais littoraux de Charente-Maritime : contribution du compartiment sédimentaire à la capacité épuratrice des eaux de surface ». These de doctorat, La Rochelle. <https://www.theses.fr/2022LAROS027>.
- Moreno-Mateos, David, Paula Meli, María Isabel Vara-Rodríguez, et James Aronson. 2015. « Ecosystem response to interventions: lessons from restored and created wetland ecosystems ». *Journal of Applied Ecology* 52 (6): 1528-37.
- Mouillot, David, Nicholas A. J. Graham, Sébastien Villéger, Norman W. H. Mason, et David R. Bellwood. 2013. « A Functional Approach Reveals Community Responses to Disturbances ». *Trends in Ecology & Evolution* 28 (3): 167-77. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2012.10.004>.
- Muradian, Roldan, et Unai Pascual. 2018. « A typology of elementary forms of human-nature relations: a contribution to the valuation debate ». *Current Opinion in Environmental Sustainability, Sustainability Challenges: Relational Values*, 35 (décembre): 8-14. <https://doi.org/10.1016/j.cosust.2018.10.014>.

N

- Newsome, Seth D., Carlos Martinez del Rio, Stuart Bearhop, et Donald L. Phillips. 2007. « A niche for isotopic ecology ». *Frontiers in Ecology and the Environment* 5 (8): 429-36.
- Newton, Alice, John Icely, Sonia Cristina, Gerardo ME Perillo, R. Eugene Turner, Dewan Ashan, Simon Cragg, Yongming Luo, Chen Tu, et Yuan Li. 2020. « Anthropogenic, direct pressures on coastal wetlands ». *Frontiers in Ecology and Evolution* 8: 144.
- Nichols, E., S. Spector, J. Louzada, T. Larsen, S. Amezcuita, M. E. Favila, et The Scarabaeinae Research Network. 2008. « Ecological functions and ecosystem services provided by Scarabaeinae dung beetles ». *Biological conservation* 141 (6): 1461-74.
- Nicolas, D., Jérémy Lobry, Olivier Le Pape, et Philippe Boët. 2010. « Functional diversity in European estuaries: Relating the composition of fish assemblages to the abiotic environment ». *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 88 (3): 329-38.
- Nixon, Scott W. 2003. « Replacing the Nile: are anthropogenic nutrients providing the fertility once brought to the Mediterranean by a great river? » *AMBIO: A journal of the human environment* 32 (1): 30-39.
- Nodo, P., N. C. James, A. R. Childs, et M. D. V. Nakin. 2017. « The impact of river flooding and high flow on the demersal fish assemblages of the freshwater-dominated Great Fish Estuary, South Africa ». *African Journal of Marine Science* 39 (4): 491-502.
- Norkko, Alf. 1998. « The impact of loose-lying algal mats and predation by the brown shrimp Crangon crangon (L.) on infaunal prey dispersal and survival ». *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 221 (1): 99-116.

O

- Odum, 1969. « The Strategy of Ecosystem Development ». *Science* 164 (3877): 262-70. <https://doi.org/10.1126/science.164.3877.262>.
- Odum, William E. 1984. *The ecology of tidal freshwater marshes of the United States east coast: a community profile*. The Team.
- Oksanen, Jari, F. Guillaume Blanchet, Roeland Kindt, Pierre Legendre, Peter R. Minchin, R. B. O'hara, Gavin L. Simpson, Peter Solymos, M. Henry H. Stevens, et Helene Wagner. 2013. « Package 'vegan' ». *Community ecology package, version 2* (9): 1-295.
- Ollagnon, Henry. 1989. « Une approche patrimoniale de la qualité du milieu naturel ». *Du rural à l'environnement, la question de la nature aujourd'hui*, 258-68.

P

- Pachauri, R., et A. Reisinger. 2014. *Changements climatiques 2014: Rapport de synthèse. Contribution des Groupes de Travail I, II et III au Cinquième Rapport D'évaluation du Groupe d'Experts Intergouvernemental sur l'Évolution du Climat*. GIEC Genève, Switzerland.

- Paillé, Pierre, et Alex Mucchielli. L'analyse qualitative en sciences humaines et sociales-5e éd. Armand Colin, 2021.
- Palmer, Christopher J., Michael B. Culley, et Peter N. Claridge. 1979. « A further occurrence of *Atherina boyeri* Risso 1810 in North-Eastern Atlantic waters ». *Environmental Biology of fishes* 4: 71-75.
- Parkinson, Randall W., Christopher Craft, Ronald D. DeLaune, Joseph F. Donoghue, Michael Kearney, John F. Meeder, James Morris, et R. Eugene Turner. 2017. « Marsh Vulnerability to Sea-Level Rise ». *Nature Climate Change* 7 (11): 756-756. <https://doi.org/10.1038/nclimate3424>.
- Parzanini, Camilla, Michael T. Arts, Michael Power, Mehdi Rohtla, Anne Berit Skiftesvik, Janet Koprivnikar, Howard I. Browman, Dino Milotic, et Caroline MF Durif. 2021. « Trophic ecology of the European eel (*Anguilla anguilla*) across different salinity habitats inferred from fatty acid and stable isotope analysis ». *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 78 (11): 1721-31.
- Pavis, Claude, Stéphane Traissac, et Loïc Lafay. 2015. « Rapport final GIEC ». Contract. <https://hal.inrae.fr/hal-02947446>.
- Perillo, Gerardo, Eric Wolanski, Donald R. Cahoon, et Charles S. Hopkinson. 2018. *Coastal wetlands: an integrated ecosystem approach*. Elsevier.
- Perrow, M. R., A. J. D. Jowitt, S. A. C. Leigh, A. M. Hindes, et J. D. Rhodes. 1999. « The stability of fish communities in shallow lakes undergoing restoration: expectations and experiences from the Norfolk Broads (UK) ». *Shallow Lakes' 98: Trophic Interactions in Shallow Freshwater and Brackish Waterbodies*, 85-100.
- Perrow, Martin R., et Anthony J. Davy. 2002. *Handbook of Ecological Restoration*. Cambridge University Press.
- Persic, Ana, Hélène Roche, et François Ramade. 2004. « Stable carbon and nitrogen isotope quantitative structural assessment of dominant species from the Vaccarès Lagoon trophic web (Camargue Biosphere Reserve, France) ». *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 60 (2): 261-72.
- Pethick, John. 2002. « Estuarine and tidal wetland restoration in the United Kingdom: policy versus practice ». *Restoration ecology* 10 (3): 431-37.
- Pierce, Clay L., Mark D. Sexton, Mark E. Pelham, et Joe G. Larscheid. 2001. « Short-term variability and long-term change in the composition of the littoral zone fish community in Spirit Lake, Iowa ». *The American Midland Naturalist* 146 (2): 290-99.
- Pihl, L., A. Cattrijsse, I. Codling, S. Mathieson, D. S. McLusky, et C. Roberts. 2002. « Habitat use by fishes in estuaries and other brackish areas ». *Fishes in estuaries*, 10-53.
- Piorski, N. M., A. Sanches, L. F. Carvalho-Costa, T. Hatanaka, M. Carrillo-Avila, P. D. Freitas, et P. M. Galetti Jr. 2008. « Contribution of conservation genetics in assessing neotropical freshwater fish biodiversity ». *Brazilian Journal of Biology* 68: 1039-50.
- Point, Patrick. 2010. « Quelle méthodologie pour la confrontation des valeurs de conversion ou de conservation des zones humides ? » *Revue d'Économie Régionale & Urbaine* décembre (5): 855-76. <https://doi.org/10.3917/reru.105.0855>.

- Portal, Claire. 2010. « Reliefs et patrimoine géomorphologique. Applications aux parcs naturels de la façade atlantique européenne. » Université de Nantes.
- Post, David M. 2002. « Using stable isotopes to estimate trophic position: models, methods, and assumptions ». *Ecology* 83 (3): 703-18.
- Potter, Ian C., James R. Tweedley, Michael Elliott, et Alan K. Whitfield. 2015. « The ways in which fish use estuaries: a refinement and expansion of the guild approach ». *Fish and Fisheries* 16 (2): 230-39.
- Prach, Karel, et Lawrence R. Walker. 2011. « Four Opportunities for Studies of Ecological Succession ». *Trends in Ecology & Evolution* 26 (3): 119-23. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2010.12.007>.
- Préfet de la Charente-Maritime. 2023. « Les marais de la Charente-Maritime - Marais et zones humides - Milieux, Forêt et Biodiversité - Environnement, risques naturels et technologiques - Actions de l'État - Les services de l'État en Charente-Maritime ». 2023. <https://www.charente-maritime.gouv.fr/Actions-de-l-Etat/Environnement-risques-naturels-et-technologiques/Milieux-Forêt-et-Biodiversité/Marais-et-zones-humides/Les-marais-de-la-Charente-Maritime>.
- Purcell, Andrew D., Puskar N. Khanal, Thomas J. Straka, et David B. Willis. 2020. « Valuing ecosystem services of coastal marshes and wetlands ».

R

- Ramat, E. 2018. « Etude de l'identité patrimoniale des marais salés du Fier d'Ars, Île de Ré ».
- Ren, Qingliu, Baoshi He, Xiaodong Chen, Jiali Han, et Fang Han. 2021. « The Mechanism and Mediating Effect of the "Perception–Emotion–Behaviour" Chain of Tourists at World Natural Heritage Sites—A Case Study from Bayanbulak, China ». *International Journal of Environmental Research and Public Health* 18 (23): 12531. <https://doi.org/10.3390/ijerph182312531>.
- Riede, Klaus. 2004. *Global register of migratory species: from global to regional scales: final report of the R&D-Projekt 808 05 081*. Federal Agency for Nature Conservation.
- Riepe, Carsten, Ulf Liebe, Marie Fujitani, Sophia Kochalski, Øystein Aas, et Robert Arlinghaus. 2021. « Values, Beliefs, Norms, and Conservation-Oriented Behaviors toward Native Fish Biodiversity in Rivers: Evidence from Four European Countries ». *Society & Natural Resources* 34 (6): 703-24. <https://doi.org/10.1080/08941920.2021.1890865>.
- Righton, David, Håkan Westerberg, Eric Feunteun, Finn Økland, Patrick Gargan, Elsa Amilhat, Julian Metcalfe, Javier Lobon-Cervia, Niklas Sjöberg, et Janek Simon. 2016. « Empirical observations of the spawning migration of European eels: The long and dangerous road to the Sargasso Sea ». *Science Advances* 2 (10): e1501694.
- Rivaud, A., et C. Cazals. 2012. « For a broader vision of the performances of the oyster farming industry from an approach in terms of heritage. » *Developpement durable et territoires* 3 (1).

- Rochette, S., Etienne Rivot, Jocelyne Morin, S. Mackinson, Philippe Riou, et Olivier Le Pape. 2010. « Effect of nursery habitat degradation on flatfish population: Application to *Solea solea* in the Eastern Channel (Western Europe) ». *Journal of sea Research* 64 (1-2): 34-44.
- Rohtla, Mehis, Even Moland, Anne Berit Skiftesvik, Eva B. Thorstad, Sebastian Bosgraaf, Esben M. Olsen, Howard I. Browman, et Caroline MF Durif. 2022. « Overwintering behaviour of yellow-stage European eel (*Anguilla anguilla*) in a natural marine fjord system ». *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 276: 108016.
- Romañach, Stephanie S., James M. Beerens, Brett A. Patton, Julia P. Chapman, et Matthew R. Hanson. 2019. « Impacts of saltwater intrusion on wetland prey production and composition in a historically freshwater marsh ». *Estuaries and Coasts* 42 (6): 1600-1611. <https://doi.org/10.1007/s12237-019-00572-8>.
- Rosenberg, Daniel K., Barry R. Noon, et E. Charles Meslow. 1997. « Biological corridors: form, function, and efficacy ». *BioScience* 47 (10): 677-87.
- Rozas, Lawrence P., et William E. Odum. 1988. « Occupation of Submerged Aquatic Vegetation by Fishes: Testing the Roles of Food and Refuge ». *Oecologia* 77 (1): 101-6. <https://doi.org/10.1007/BF00380932>.
- Rubenstein, Dustin R., et Keith A. Hobson. 2004. « From birds to butterflies: animal movement patterns and stable isotopes ». *Trends in ecology & evolution* 19 (5): 256-63.

S

- Sacca, Céline, et Hervé Cubizolle. 2008. « La patrimonialisation des zones humides. L'exemple de tourbières de l'Est de la France ». *Géographie et cultures*, n° 66: 11-26.
- Salgado, João P., Henrique N. Cabral, Maria José Costa, et Linda Deegan. 2004. « Nekton use of salt marsh creeks in the upper Tejo estuary ». *Estuaries* 27: 818-25.
- Schaller, Nathalie, Alison L. Kay, Rob Lamb, Neil R. Massey, Geert Jan Van Oldenborgh, Friederike EL Otto, Sarah N. Sparrow, Robert Vautard, Pascal Yiou, et Ian Ashpole. 2016. « Human influence on climate in the 2014 southern England winter floods and their impacts ». *Nature Climate Change* 6 (6): 627-34.
- Schlosser, Isaac J. 1991. « Stream fish ecology: a landscape perspective ». *BioScience* 41 (10): 704-12.
- Schmidt, Paul R. 2006. « North American Flyway Management: a century of experience in the United States ». *Waterbirds around the World'. Eds. GC Boere, CA Galbraith and DA Stroud. (The Stationery Office: Edinburgh, UK.)*, 60-62.
- Seitz, Rochelle D., Håkan Wennhage, Ulf Bergström, Romuald N. Lipcius, et Tom Ysebaert. 2014. « Ecological value of coastal habitats for commercially and ecologically important species ». *ICES Journal of Marine Science* 71 (3): 648-65. <https://doi.org/10.1093/icesjms/fst152>.
- SER. 2005. « The SER International Primer on Ecological Restoration. Society for Ecological Restoration International ». *Science & Policy Working Group*. <https://www.ser.org/>.

- Serpell, J. A. 2004. « Factors Influencing Human Attitudes to Animals and Their Welfare ». *Animal Welfare* 13 (S1): S145-51. <https://doi.org/10.1017/S0962728600014500>.
- Sheaves, Marcus, Ronald Baker, Ivan Nagelkerken, et Rod M. Connolly. 2015. « True value of estuarine and coastal nurseries for fish: incorporating complexity and dynamics ». *Estuaries and Coasts* 38: 401-14.
- Sheaves, Marcus, et Ross Johnston. 2008. « Influence of marine and freshwater connectivity on the dynamics of subtropical estuarine wetland fish metapopulations ». *Marine Ecology Progress Series* 357: 225-43.
- Silver, Brook P., J. Michael Hudson, Samuel C. Lohr, et Timothy A. Whitesel. 2017. « Short-term response of a coastal wetland fish assemblage to tidal regime restoration in Oregon ». *Journal of Fish and Wildlife Management* 8 (1): 193-208.
- Simberloff, Daniel, Jean-Louis Martin, Piero Genovesi, Virginie Maris, David A. Wardle, James Aronson, Franck Courchamp, et al. 2013. « Impacts of Biological Invasions: What's What and the Way Forward ». *Trends in Ecology & Evolution* 28 (1): 58-66. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2012.07.013>.
- Simenstad, Charles, Denise Reed, et Mark Ford. 2006. « When is restoration not?: Incorporating landscape-scale processes to restore self-sustaining ecosystems in coastal wetland restoration ». *Ecological Engineering* 26 (1): 27-39.
- Smith, Val H., G. David Tilman, et Jeffery C. Nekola. "Eutrophication: impacts of excess nutrient inputs on freshwater, marine, and terrestrial ecosystems." *Environmental pollution* 100.1-3 (1999): 179-196.
- Stamp, Thomas, Elizabeth West, Steve Colclough, Shaun Plenty, Benjamin Ciotti, Tim Robbins, et Emma Sheehan. 2023. « Suitability of compensatory saltmarsh habitat for feeding and diet of multiple estuarine fish species ». *Fisheries Management and Ecology* 30 (1): 44-55.
- Stedman, Richard C. 2002. « Toward a social psychology of place: Predicting behavior from place-based cognitions, attitude, and identity ». *Environment and behavior* 34 (5): 561-81.
- Stephenson, Tasha D. 1990. « Fish Reproductive Utilization of Coastal Marshes of Lake Ontario Near Toronto ». *Journal of Great Lakes Research* 16 (1): 71-81. [https://doi.org/10.1016/S0380-1330\(90\)71399-8](https://doi.org/10.1016/S0380-1330(90)71399-8).
- Strayer, David L., and David Dudgeon. "Freshwater biodiversity conservation: recent progress and future challenges." *Journal of the North American Benthological Society* 29.1 (2010): 344-358.
- Stroud, J. T., Bush, M. R., Ladd, M. C., Nowicki, R. J., Shantz, A. A., & Sweatman, J. (2015). Is a community still a community? Reviewing definitions of key terms in community ecology. *Ecology and evolution*, 5(21), 4757-4765.
- Sturbois, A., A. Cozic, G. Schaal, N. Desroy, P. Riera, O. Le Pape, P. Le Mao, A. Ponsero, et A. Carpentier. 2022. « Stomach content and stable isotope analyses provide complementary insights into the trophic ecology of coastal temperate benthic-demersal assemblages under environmental and anthropogenic pressures ». *Marine Environmental Research* 182 (décembre): 105770. <https://doi.org/10.1016/j.marenvres.2022.105770>.

Sturbois, A., M. De Cáceres, M. Sánchez-Pinillos, G. Schaal, O. Gauthier, P. Le Mao, A. Ponsero, et N. Desroy. 2021. « Extending community trajectory analysis: New metrics and representation ». *Ecological Modelling* 440 (janvier): 109400. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2020.109400>.

T

Teal, John M. 1962. « Energy flow in the salt marsh ecosystem of Georgia ». *Ecology* 43 (4): 614-24.

Temmerman, Stijn, Mindert B. De Vries, et Tjeerd J. Bouma. 2012. « Coastal marsh die-off and reduced attenuation of coastal floods: A model analysis ». *Global and Planetary Change* 92-93 (juillet): 267-74. <https://doi.org/10.1016/j.gloplacha.2012.06.001>.

Thomaz, Sidinei Magela, et Eduardo Ribeiro da Cunha. 2010. « The Role of Macrophytes in Habitat Structuring in Aquatic Ecosystems: Methods of Measurement, Causes and Consequences on Animal Assemblages' Composition and Biodiversity ». *Acta Limnologica Brasiliensia* 22 (juin): 218-36. <https://doi.org/10.4322/actalb.02202011>.

Tortajada, Sébastien. 2011. « De l'étude du fonctionnement des réseaux trophiques planctoniques des marais de Charente Maritime vers la recherche d'indicateurs ». Université de La Rochelle.

Trenberth, Kevin E., John T. Fasullo, et Theodore G. Shepherd. 2015. « Attribution of Climate Extreme Events ». *Nature Climate Change* 5 (8): 725-30. <https://doi.org/10.1038/nclimate2657>.

Tsukamoto, Katsumi, J. Aoyama, et Michael J. Miller. 2009. « Present status of the Japanese eel: resources and recent research ». In *Eels at the edge: American Fisheries Society, symposium*, 58:21-35. American Fisheries Society Bethesda, MD.

Tsukamoto, Katsumi, et Mari Kuroki. 2014. *Eels and humans*. Springer.

U

Underwood, A. J. 1991. « Beyond BACI: experimental designs for detecting human environmental impacts on temporal variations in natural populations ». *Marine and Freshwater Research* 42 (5): 569-87.

V

Valiela, Ivan, Deborah Rutecki, et Sophia Fox. 2004. « Salt marshes: biological controls of food webs in a diminishing environment ». *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 300 (1-2): 131-59.

Verger, Fernand, et Raymond Ghirardi. 2009. *Les zones humides du littoral français*. Belin.

Verheijen, Bram HF, Dana M. Varner, et David A. Haukos. 2018. « Effects of large-scale wetland loss on network connectivity of the Rainwater Basin, Nebraska ». *Landscape Ecology* 33: 1939-51.

Villéger, Sébastien, Simon Blanchet, Olivier Beauchard, Thierry Oberdorff, et Sébastien Brosse. 2011. « Homogenization patterns of the world's freshwater fish faunas ». *Proceedings of the National Academy of Sciences* 108 (44): 18003-8.

- Villéger, Sébastien, Sébastien Brosse, Maud Mouchet, David Mouillot, et Michael J. Vanni. 2017. « Functional ecology of fish: current approaches and future challenges ». *Aquatic Sciences* 79: 783-801.
- Villéger, Sébastien, Norman WH Mason, et David Mouillot. 2008. « New multidimensional functional diversity indices for a multifaceted framework in functional ecology ». *Ecology* 89 (8): 2290-2301.
- Villéger, Sébastien, Julia Ramos Miranda, Domingo Flores Hernández, et David Mouillot. 2010. « Contrasting changes in taxonomic vs. functional diversity of tropical fish communities after habitat degradation ». *Ecological applications* 20 (6): 1512-22.
- Vinsonneau, Geneviève. 2000. *Culture et comportement*. FeniXX.
- Violle, Cyrille, Marie-Laure Navas, Denis Vile, Elena Kazakou, Claire Fortunel, Irène Hummel, et Eric Garnier. 2007. « Let the concept of trait be functional! » *Oikos* 116 (5): 882-92.

W

- Wainright, Sam C., Michael P. Weinstein, Kenneth W. Able, et Carolyn A. Currin. 2000. « Relative Importance of Benthic Microalgae, Phytoplankton and the Detritus of Smooth Cordgrass *Spartina Alterniflora* and the Common Reed *Phragmites Australis* to Brackish-Marsh Food Webs ». *Marine Ecology Progress Series* 200 (juillet): 77-91. <https://doi.org/10.3354/meps200077>.
- Walker, Lawrence R., Eduardo Velázquez, et Aaron B. Shiels. 2009. « Applying Lessons from Ecological Succession to the Restoration of Landslides ». *Plant and Soil* 324 (1): 157-68. <https://doi.org/10.1007/s11104-008-9864-1>.
- Walker, Lawrence R., et David A. Wardle. 2014. « Plant succession as an integrator of contrasting ecological time scales ». *Trends in ecology & evolution* 29 (9): 504-10.
- Wang, Junyan, Qianyan Zhou, Wei Wu, Wei Liang, Qiang Ma, et Zhijun Ma. 2019. « Managed marshes can be good alternatives to natural marshes as breeding habitats for birds ». *Ecological Engineering* 139: 105584.
- Webb, Campbell O., David D. Ackerly, Mark A. McPeck, et Michael J. Donoghue. 2002. « Phylogenies and community ecology ». *Annual review of ecology and systematics* 33 (1): 475-505.
- Wesselink, Anna J. 2007. « Flood safety in the Netherlands: The Dutch response to Hurricane Katrina ». *Technology in society* 29 (2): 239-47.
- Whiterod, Nick S., Lauren Brown, Mark Bachmann, Lachlan Farrington, et Lorenzo Vilizzi. 2021. « Long and lasting: spatial patterns and temporal trends in a fish community responding to landscape-scale hydrological restoration of a coastal freshwater wetland complex ». *Landscape Ecology* 36: 1511-32.

- Więski, Kazimierz, Hongyu Guo, Christopher B. Craft, et Steven C. Pennings. 2010. « Ecosystem functions of tidal fresh, brackish, and salt marshes on the Georgia coast ». *Estuaries and Coasts* 33: 161-69.
- Williams, Christopher K., Göran Ericsson, et Thomas A. Heberlein. 2002. « A Quantitative Summary of Attitudes toward Wolves and Their Reintroduction (1972-2000) ». *Wildlife Society Bulletin (1973-2006)* 30 (2): 575-84. <https://www.jstor.org/stable/3784518>.
- Williamshen, Brian O., Teejay A. O'Rear, Melissa K. Riley, Peter B. Moyle, et John R. Durand. 2021. « Tidal restoration of a managed wetland in California favors non-native fishes ». *Restoration Ecology* 29 (5): e13392. <https://doi.org/10.1111/rec.13392>.
- Wilson, R. W., Frank J. Millero, J. R. Taylor, P. J. Walsh, Villy Christensen, Simon Jennings, et Martin Grosell. 2009. « Contribution of fish to the marine inorganic carbon cycle ». *Science* 323 (5912): 359-62.
- Winemiller, Kirk O. 2005. « Life history strategies, population regulation, and implications for fisheries management ». *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 62 (4): 872-85.
- Wolters, Mineke, Angus Garbutt, et Jan P. Bakker. 2005. « Salt-marsh restoration: evaluating the success of de-embankments in north-west Europe ». *Biological Conservation* 123 (2): 249-68. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2004.11.013>.
- Wu, Wen-ting, Yun-xuan Zhou, et Bo Tian. 2017. « Coastal wetlands facing climate change and anthropogenic activities: A remote sensing analysis and modelling application ». *Ocean & Coastal Management* 138: 1-10.
- Wu, Yanfeng, Guangxin Zhang, et Alain N. Rousseau. 2020. « Quantitative assessment on basin-scale hydrological services of wetlands ». *Science China Earth Sciences* 63: 279-91.

X

- Xu, Ting, Baisha Weng, Denghua Yan, Kun Wang, Xiangnan Li, Wuxia Bi, Meng Li, Xiangjun Cheng, et Yinxue Liu. 2019. « Wetlands of International Importance: Status, Threats, and Future Protection ». *International Journal of Environmental Research and Public Health* 16 (10): 1818. <https://doi.org/10.3390/ijerph16101818>.

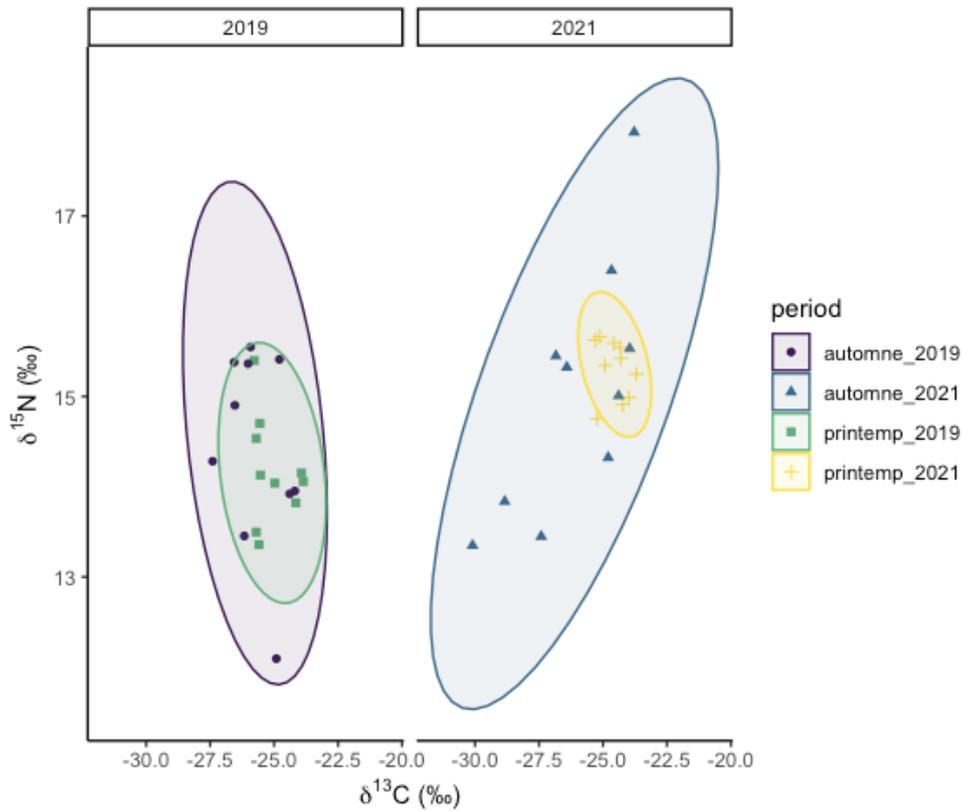
Z

- Zedler, Joy B., John C. Callaway, et Gary Sullivan. 2001. « Declining Biodiversity: Why Species Matter and How Their Functions Might Be Restored in Californian Tidal Marshes: Biodiversity was declining before our eyes, but it took regional censuses to recognize the problem, long-term monitoring to identify the causes, and experimental plantings to show why the loss of species matters and which restoration strategies might reestablish species ». *BioScience* 51 (12): 1005-17.
- Zeug, S. C., et K. O. Winemiller. 2008. « Relationships between hydrology, spatial heterogeneity, and fish recruitment dynamics in a temperate floodplain river ». *River Research and Applications* 24 (1): 90-102.

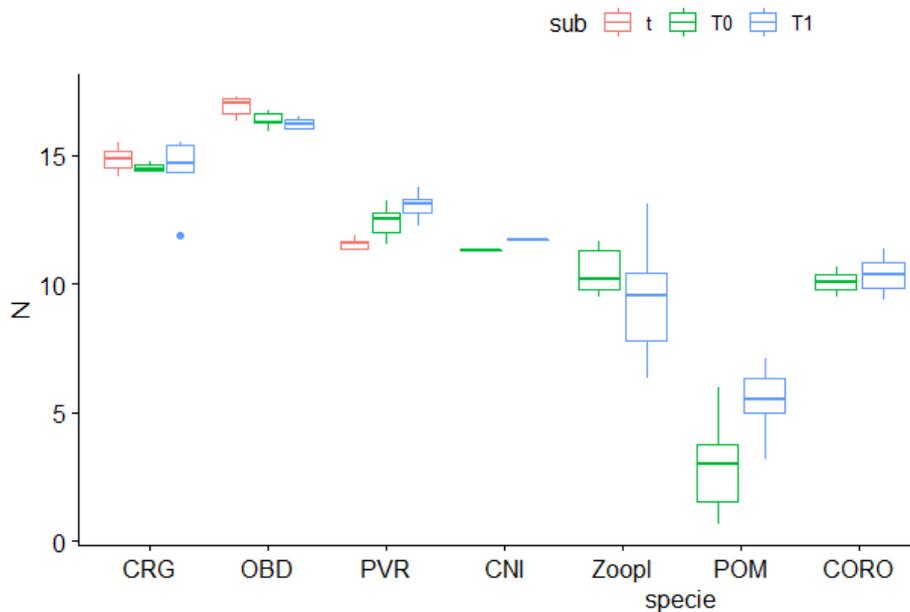
Annexe 1

Annexe 1.S1. Tableau des positions trophiques des espèces échantillonnées. Les moyenne \pm SD ont été calculées en regroupant les réplicats par année (2019 et 2021) et saisons (printemps et automne). Tableau réalisé par Jeanne Latreille de Lavarde dans le cadre de stage M1.

Année	Période	Espèces	Moyenne \pm écart-type PT des N	base de la chaîne
2019	printemps 2019	Perche soleil	1,83 \pm 0,36	POM
		Anguille	1,15 \pm 0,18	
	automne 2019	Perche soleil	3,11 \pm 0,25	POM
		Anguille	2,79 \pm 0,33	
		Gambusie	2,44 \pm 0,51	
		Crevette	2,22 \pm 0,13	
		Ecrevisse	1,65 \pm 0,38	
Thermocyclops	1,36			
2021	printemps 2021	Epinoche	3,97 \pm 0,12	sédiment
		Gambusie	3,40 \pm 0,26	
		Perche soleil	3,10 \pm 0,56	
		Mulet	3,05 \pm 0,17	
		Anguille	2,68 \pm 0,10	
		Crevette	2,67 \pm 0,51	
		Tanypodinae	2,74	
		Notonecte	2,43 \pm 0,04	
		Chironomes	2,38 \pm 0,07	
		Physae	2,34 \pm 0,11	
		Melitidae	2,22 \pm 0,14	
		Daphnia magna	2,18	
		Ecrevisse	2,06 \pm 0,35	
		Scapholeberis	1,98	
		Oligochete	1,79	
		Zygnemataceae	1,54 \pm 0,08	
		Ostracoda	1,49 \pm 0,63	
	Debris	1,30 \pm 0,24		
	Thermocyclops	1,03 \pm 0,09		
	POM	0,78 \pm 0,02		
	automne 2019	Epinoche	3,62 \pm 0,23	sédiment
		Perche soleil	3,33 \pm 0,08	
		Gambusie	3,25 \pm 0,15	
		Mulet	3,03 \pm 0,42	
		Crevette	2,85 \pm 0,06	
		Anguille	2,42 \pm 0,42	
		Ecrevisse	2,06 \pm 0,56	
vegetaux		2,05 \pm 0,41		
Chironomes		1,86 \pm 0,08		
Ruppia		1,51 \pm 0,25		
Polypogon	0,87 \pm 0,39			
POM	0,65 \pm 0,01			
Debris	0,25 \pm 0,79			



Annexe 1.S2. Projection des signatures isotopiques de l'anguille Européenne (*Anguilla anguilla*) avec $\delta^{13}\text{C}$ en abscisse et $\delta^{15}\text{N}$ en ordonnée. Les ellipses représentent la variance des échantillons avec un seuil alpha de 90%. Figure réalisée par Jeanne Latreille de Lavarde dans le cadre de stage M1.



Annexe 1.S3. Projection des signatures isotopique $\delta^{15}\text{N}$ en ordonnée pour différentes espèces présentes dans les bassins contrôles et impactés, selon la temporalité t (en rouge), T0 (en vert) et T1 (en bleu) pour toute modalité (contrôle et impact) confondue.

Annexe 2

Annexe 2.S1. Guide d'entretien du questionnaire ouvert administré aux résident, socio-professionnels et acteur public du marais de Tasdon dans la phase exploratoire.

Grille d'entretiens dans le cadre du projet PAMPAS				
Présentation de l'interlocuteur, phrase d'explication sur le dérouler du questionnaire (40 min).				
Thématique	Question principale	Question de relance	Informations recherchées	
Identité Code entretien :	1: Pouvez-vous vous présenter rapidement ?	Où habitez-vous ?	- Fonction - Catégorie d'acteurs	Facteurs de perception
Les poissons et le rapport aux poissons	2: Avez-vous un rapport professionnel en lien avec les poissons des marais ?	Dans votre travail, êtes-vous en lien direct ou indirect avec les poissons ?	Rapport	
	3: Quel est type de lien avez-vous avec les poissons (Êtes-vous pêcheur, promeneur ? Voyez-vous des poissons ?)	Qu'est-ce qui vous lie aux poissons ? Pêche, naturalisme, documentaires...?	Rapport	
	4: Avez-vous de la curiosité pour les poissons ?	Est-ce que vous-vous documentez ?	Connaissances, curiosité	
	5: Avez-vous déjà lu des informations sur les poissons de la région ?	Avez-vous déjà vu des panneaux, articles locaux...?	Informations	
	6: D'une manière générale, quels intérêts/valeurs les poissons présentent-ils selon-vous ?	(Quelles sont les raisons qui nous rattachent aux poissons ?) D'une manière générale, qu'est-ce que les poissons apportent ?	Intérêts esthétiques, pédagogiques, récréatifs, Valeur socio-culturelle, économique, écologique	
	7: Avez-vous des idées d'espèces de poissons du marais ?	Y a-t-il des espèces qui vous viennent à l'esprit ?	Connaissances	
	8: Comment ces espèces vous sont venues à l'esprit ? (pourquoi ces espèces en particulier ?)	À quels éléments ce poisson vous fait penser ? Pourquoi celles-ci ?	Affect, symbolique	

Le marais	9: Selon-vous, le marais a-t-il évolué récemment (2-3 dernières années) ?	Selon-vous, la façon dont le marais est géré a-t-elle évolué récemment ? (niveau d'eau, l'eau, entrée d'eau salée...)	Connaissances (mode de gestion)	
Le marais et les poissons	10: [En quoi ?] Cela, a-t-il influencé les poissons ?	Cela change-t-il quelque chose pour les poissons selon-vous ? (Comment ? Appel à la notion de connectivité)	Connaissances	
Les poissons	11: En considérant que le marais est l'environnement des poissons, quelle utilisation les poissons font-ils du marais ? Utilisent-ils tout le marais de la même manière selon-vous ?	Qu'est-ce que le marais offre au poisson selon vous ?	Fonctions : Nourricerie, Habitat, Trophique, Reproduction.	Fonctions perçues
Le marais	12: En considérant que le poisson vit dans le marais, en quoi le poisson est-il bénéfique pour le marais selon-vous ? Apportent-ils toute la même chose selon-vous ?	D'après-vous, qu'est-ce que les poissons apportent au marais ?	Fonctions : Stockage de carbone et épuratrice.	

Annexes 2.S2. Guide d'entretien à l'issue de la phase exploratoire du questionnaire semi-directif. Questions administrées à 7 usagers (2 résidents ; 3 socio-professionnels et 2 acteurs publics).

		Les poissons et le rapport aux poissons					Perception du marais		Perception des fonctions et évolutions			Analyse catégorique		
Acteur public	Tasdon	J'en ai une mais d'un point de vue faunistique (surpêche, ...). C'est important en termes de chaîne alimentaire, (a fortiori sur des poissons). Pour l'hivernage des poissons. Intérêt sociaux (repos mental de la pêche).	Par le biais des manipulations de gestion. (pelles). Et puis qui dit milieu aquatique dit poissons.	Y avait 20ha de gérées en zone naturelle. La partie est du marais était en déséquilibre. Récorder la zone humide à tous pour répondre aux besoins de la flore. Reconfection identifiée	Alimentation: Équilibre. (Tropique). Forme de qualité d'eau selon les années. Frais.	Anguille, Bar, Mulet, dorade, gardons, black bass, sandre, silure...	La renaturation de la moulinerie qui ressemble à un fossé fonctionnant de petit ruisseau, avec un lit majeur (zone de crues). C'est cette année qu'on va voir la transformation d'eau salée qui alimente en eaux saumâtres.	En fonction des espèces aussi (fouisseurs, brouetteurs...)	Aspect social, équilibre (éviter la démondication)	Anguille poisson migrateur, besoins spécifiques.	Non. Pas les mêmes besoins, en stockage de nourriture, certains vont se reproduire (carpes) d'autres non (anguilles).	En fonction des espèces aussi (fouisseurs, brouetteurs...)	X	<p>Une manière générale, les acteurs publics interrogés sont effectivement en rapport avec les poissons, plus ou moins directement. Les acteurs d'institutions aux compétences naturalistes (OFB, LPO) sont en rapport direct par la réalisation d'inventaires d'espèces (anguilles par exemple). Cela se matérialise donc par la réalisation de pêches. Les agents de collectivités sont moins en contact direct. Ils sont en rapport avec les poissons dans leur quotidien, c'est à dire lors de manipulations et des sorties de terrain. Par exemple, c'est le cas lors des mouvements d'eau. Ces agents peuvent aussi suivre les études de sautier de l'anguille, de l'acteurs socio-professionnels rapportent un lien professionnel direct avec les poissons. Ce lien est induit par la pêche de poissons. Un pratique une pêche de loisir, l'autre se rend sur le marais avec des groupes scolaires, muni d'épuisettes. Trois autres personnes estiment ne pas avoir de rapport direct avec les</p>
	AP1	Oui, mais éloigner. Compétence naturaliste, qui prends du temps, pas de lien interne.	Pêcheur par le passé. (no kill). Voit des poissons sur des mouvements de "bellas".	Oui, sur le cadre professionnel. Peu de communication paneaux diluant des informations doivent arrivés.	Anguille, Bar, Mulet, dorade, gardons, black bass, sandre, silure...	La renaturation de la moulinerie qui ressemble à un fossé fonctionnant de petit ruisseau, avec un lit majeur (zone de crues). C'est cette année qu'on va voir la transformation d'eau salée qui alimente en eaux saumâtres.	Alimentation: Équilibre. (Tropique). Forme de qualité d'eau selon les années. Frais.	Anguille poisson migrateur, besoins spécifiques.	Non. Pas les mêmes besoins, en stockage de nourriture, certains vont se reproduire (carpes) d'autres non (anguilles).	Aspect social, équilibre (éviter la démondication)	Anguille poisson migrateur, besoins spécifiques.	Non. Pas les mêmes besoins, en stockage de nourriture, certains vont se reproduire (carpes) d'autres non (anguilles).	En fonction des espèces aussi (fouisseurs, brouetteurs...)	X
Acteur public	Tasdon	J'en ai une mais d'un point de vue faunistique (surpêche, ...). C'est important en termes de chaîne alimentaire, (a fortiori sur des poissons). Pour l'hivernage des poissons. Intérêt sociaux (repos mental de la pêche).	Par le biais des manipulations de gestion. (pelles). Et puis qui dit milieu aquatique dit poissons.	Y avait 20ha de gérées en zone naturelle. La partie est du marais était en déséquilibre. Récorder la zone humide à tous pour répondre aux besoins de la flore. Reconfection identifiée	Alimentation: Équilibre. (Tropique). Forme de qualité d'eau selon les années. Frais.	Anguille, Bar, Mulet, dorade, gardons, black bass, sandre, silure...	La renaturation de la moulinerie qui ressemble à un fossé fonctionnant de petit ruisseau, avec un lit majeur (zone de crues). C'est cette année qu'on va voir la transformation d'eau salée qui alimente en eaux saumâtres.	En fonction des espèces aussi (fouisseurs, brouetteurs...)	Aspect social, équilibre (éviter la démondication)	Anguille poisson migrateur, besoins spécifiques.	Non. Pas les mêmes besoins, en stockage de nourriture, certains vont se reproduire (carpes) d'autres non (anguilles).	En fonction des espèces aussi (fouisseurs, brouetteurs...)	X	
	AP2	Oui, mais éloigner. Compétence naturaliste, qui prends du temps, pas de lien interne.	Pêcheur par le passé. (no kill). Voit des poissons sur des mouvements de "bellas".	Oui, sur le cadre professionnel. Peu de communication paneaux diluant des informations doivent arrivés.	Anguille, Bar, Mulet, dorade, gardons, black bass, sandre, silure...	La renaturation de la moulinerie qui ressemble à un fossé fonctionnant de petit ruisseau, avec un lit majeur (zone de crues). C'est cette année qu'on va voir la transformation d'eau salée qui alimente en eaux saumâtres.	Alimentation: Équilibre. (Tropique). Forme de qualité d'eau selon les années. Frais.	Anguille poisson migrateur, besoins spécifiques.	Non. Pas les mêmes besoins, en stockage de nourriture, certains vont se reproduire (carpes) d'autres non (anguilles).	Aspect social, équilibre (éviter la démondication)	Anguille poisson migrateur, besoins spécifiques.	Non. Pas les mêmes besoins, en stockage de nourriture, certains vont se reproduire (carpes) d'autres non (anguilles).	En fonction des espèces aussi (fouisseurs, brouetteurs...)	X
Acteur public	Tasdon	J'en ai une mais d'un point de vue faunistique (surpêche, ...). C'est important en termes de chaîne alimentaire, (a fortiori sur des poissons). Pour l'hivernage des poissons. Intérêt sociaux (repos mental de la pêche).	Par le biais des manipulations de gestion. (pelles). Et puis qui dit milieu aquatique dit poissons.	Y avait 20ha de gérées en zone naturelle. La partie est du marais était en déséquilibre. Récorder la zone humide à tous pour répondre aux besoins de la flore. Reconfection identifiée	Alimentation: Équilibre. (Tropique). Forme de qualité d'eau selon les années. Frais.	Anguille, Bar, Mulet, dorade, gardons, black bass, sandre, silure...	La renaturation de la moulinerie qui ressemble à un fossé fonctionnant de petit ruisseau, avec un lit majeur (zone de crues). C'est cette année qu'on va voir la transformation d'eau salée qui alimente en eaux saumâtres.	En fonction des espèces aussi (fouisseurs, brouetteurs...)	Aspect social, équilibre (éviter la démondication)	Anguille poisson migrateur, besoins spécifiques.	Non. Pas les mêmes besoins, en stockage de nourriture, certains vont se reproduire (carpes) d'autres non (anguilles).	En fonction des espèces aussi (fouisseurs, brouetteurs...)	X	
	U1	Oui, mais éloigner. Compétence naturaliste, qui prends du temps, pas de lien interne.	Pêcheur par le passé. (no kill). Voit des poissons sur des mouvements de "bellas".	Oui, sur le cadre professionnel. Peu de communication paneaux diluant des informations doivent arrivés.	Anguille, Bar, Mulet, dorade, gardons, black bass, sandre, silure...	La renaturation de la moulinerie qui ressemble à un fossé fonctionnant de petit ruisseau, avec un lit majeur (zone de crues). C'est cette année qu'on va voir la transformation d'eau salée qui alimente en eaux saumâtres.	Alimentation: Équilibre. (Tropique). Forme de qualité d'eau selon les années. Frais.	Anguille poisson migrateur, besoins spécifiques.	Non. Pas les mêmes besoins, en stockage de nourriture, certains vont se reproduire (carpes) d'autres non (anguilles).	Aspect social, équilibre (éviter la démondication)	Anguille poisson migrateur, besoins spécifiques.	Non. Pas les mêmes besoins, en stockage de nourriture, certains vont se reproduire (carpes) d'autres non (anguilles).	En fonction des espèces aussi (fouisseurs, brouetteurs...)	X

9. La gestion du marais peut-elle influencer les populations de poissons des marais ?	<input type="checkbox"/> Oui <input type="checkbox"/> Non
10. Quels usages le poisson fait-il du marais ? (quels bénéfices...)	<input type="checkbox"/> Trophique <input type="checkbox"/> Reproduction <input type="checkbox"/> Nourricerie <input type="checkbox"/> Habitat <input type="checkbox"/> Autre
11. Qu'est-ce que la présence des poissons apporte au marais ?	<input type="checkbox"/> Ressource <input type="checkbox"/> Régulation <input type="checkbox"/> Épuratrice <input type="checkbox"/> Stockage de carbone <input type="checkbox"/> Apport de vie <input type="checkbox"/> Autre
12. Quelle est votre activité professionnelle/statut ?	<input type="checkbox"/> Agriculteur exploitant <input type="checkbox"/> Artisan, commerçant, chef d'entreprise <input type="checkbox"/> Cadre et profession intellectuelle supérieur <input type="checkbox"/> Étudiant <input type="checkbox"/> Employé <input type="checkbox"/> Profession intermédiaire <input type="checkbox"/> Ouvrier <input type="checkbox"/> Retraité <input type="checkbox"/> Sans-emploi <input type="checkbox"/> Ne souhaite pas répondre <input type="checkbox"/> Autre
13. Dans quelle tranche d'âge êtes-vous ?	<input type="checkbox"/> 18 à 29 ans <input type="checkbox"/> 30 à 44 ans <input type="checkbox"/> 45 à 59 ans <input type="checkbox"/> 60 à 74 ans <input type="checkbox"/> 75 ans ou plus <input type="checkbox"/> Ne souhaite pas répondre
14. Quel est votre niveau de diplôme ?	<input type="checkbox"/> Aucun diplôme ou certificat d'études primaires <input type="checkbox"/> BEPC, brevet des collèges, DNB <input type="checkbox"/> CAP, BEP ou équivalent <input type="checkbox"/> Baccalauréat, brevet professionnel ou équivalent <input type="checkbox"/> Diplôme ESN bac +2 <input type="checkbox"/> Diplôme ESN bac +3 ou bac +4 <input type="checkbox"/> Diplôme ESN bac +5 ou plus
15. Quel est votre genre ?	<input type="checkbox"/> Femme <input type="checkbox"/> Homme <input type="checkbox"/> Autre
16. À quelle catégorie d'usager cette personne appartient-elle ?	<input type="checkbox"/> Acteur public <input type="checkbox"/> Usager socio-professionnel <input type="checkbox"/> Résident <input type="checkbox"/> Autre
17. Où le questionnaire est-il réalisé ?	<input type="checkbox"/> Tasdon <input type="checkbox"/> Ars <input type="checkbox"/> Loix <input type="checkbox"/> Les portes-en-Ré

Annexe 2.S4. Population de 15 ans ou plus selon la catégorie socio-professionnelle en 2009, 2014 et 2020 pour la ville de la Rochelle. Source : Insee, RP2009, RP2014 et RP2020, exploitations complémentaires, géographie au 01/01/2023.

	2009	%	2014	%	2020	%
Ensemble	64 584	100,0	65 188	100,0	67 292	100,0
Agriculteurs exploitants	42	0,1	58	0,1	42	0,1
Artisans, commerçants, chefs d'entreprise	1 707	2,6	1 889	2,9	2 310	3,4
Cadres et professions intellectuelles supérieures	4 609	7,1	5 274	8,1	6 203	9,2
Professions intermédiaires	8 030	12,4	8 044	12,3	8 184	12,2
Employés	10 241	15,9	9 873	15,1	10 073	15,0
Ouvriers	7 025	10,9	6 491	10,0	5 954	8,8
Retraités	18 721	29,0	19 629	30,1	19 715	29,3
Autres personnes sans activité professionnelle	14 209	22,0	13 930	21,4	14 811	22,0

Annexe 2.S5. Tranche d'âge de la population en 2019 et 2020 pour la ville de la Rochelle. Source : Insee, RP2019 et RP2020, exploitations complémentaires, géographie au 01/01/2023.

Grandes tranches d'âges INSEE	Pourcentage en 2019 à la Rochelle (Agglo) d'après l'INSEE	Grandes tranches d'âges recomposées	Pourcentage recomposé des personnes majeures en 2019 à la Rochelle d'après l'INSEE	Pourcentage dans la population observée
0 à 14 ans	13	X	X	X
15 à 29 ans	23,7	18 à 29 ans	23,04	16,5
30 à 44 ans	15,9	30 à 44 ans	19,32	28,1
45 à 59 ans	17,5	45 à 59 ans	21,27	29,5
60 à 74 ans	18,3	60 à 74 ans	22,24	17,3
75 ans et plus	11,6	75 ans et plus	14,10	8,6

Résumé

À l'interface entre terre et mer, les marais côtiers forment des habitats stratégiques dont la dimension patrimoniale est reconnue. Leur structure en mosaïque et leur forte productivité biologique accueillent une grande biodiversité. Parmi cette biodiversité, l'ichtyofaune est un compartiment clé à l'origine de nombreux services écosystémiques tels que la pêche, le tourisme et la séquestration de carbone. Cependant, ces habitats sont confrontés à de multiples pressions et risques liés à l'anthropisation et aux changements climatiques. La conservation de ces milieux est donc cruciale pour préserver leurs atouts. Cette thèse interdisciplinaire vise à caractériser le fonctionnement écologique et l'identité patrimoniale des marais côtiers sous l'angle de l'ichtyofaune. Les travaux de recherche ont révélé la réponse des communautés de poissons à la restauration de ces marais à court terme, montrant notamment des changements dans la structure fonctionnelle et une favorisation des espèces allochtones et des poissons migrateurs. De plus, les réseaux trophiques ont été enrichis suite à la restauration, avec une augmentation du nombre de niveaux trophiques et une diversification des sources alimentaires. Les perceptions des usagers des marais concernant l'ichtyofaune et les fonctions du marais pour celle-ci se sont avérées contrastées. Cependant, les usagers interrogés ont mis en avant les valeurs écologiques, récréatives et éducatives portées par l'ichtyofaune et ont perçu son importance patrimoniale. La nature interdisciplinaire de ces travaux a permis de mettre en lumière la manière dont l'ichtyofaune et la fonctionnalité des habitats qui lui sont associés s'intègrent dans les processus de patrimonialisation. Ils plaident en faveur de l'intégration de la fonctionnalité écologique et de la trajectoire des écosystèmes dans la définition du patrimoine naturel, dans une perspective d'écologie de la conservation.

Mots-clés : Icthyofaune, marais côtier, communautés de poissons, gestion, identité patrimoniale

Abstract

At the interface between land and sea, coastal marshes form strategic habitats with recognized heritage value. Their mosaic structure and high biological productivity host a rich biodiversity. Among this biodiversity, ichthyofauna is a key component responsible for numerous ecosystem services such as fishing, tourism, and carbon sequestration. However, these habitats face multiple pressures and risks associated with human activities and climate change. Therefore, the conservation of these environments is crucial to preserve their advantages.

This interdisciplinary thesis aims to characterize the ecological functioning and heritage identity of coastal marshes from the perspective of ichthyofauna. The research has highlighted the response of fish communities to the restoration of these marshes in the short term, showing changes in functional structure, as well as a preference for allochthonous species and migratory fish. Additionally, trophic networks have become enriched following restoration, with an increase in trophic levels and diversification of food sources.

User perceptions of ichthyofauna and its functions within the marshes varied. However, surveyed users have emphasized the ecological, recreational, and educational values associated with ichthyofauna and have recognized its heritage significance. The interdisciplinary nature of this work has shed light on how ichthyofauna and the functionality of associated habitats fit into the processes of heritage recognition. It advocates for the integration of ecological functionality and ecosystem trajectories in defining natural heritage within a conservation ecology framework.

Keywords: Ichthyofauna, coastal marshes, fish communities, management, heritage identity