

# ÉTUDE DU RÉGIME ALIMENTAIRE DES GOBIES DU GENRE *POMATOSCHISTUS* (*P. MICROPS* ET *P. MINUTUS*) DANS L'ESTUAIRE DE LA GIRONDE (FRANCE)

par

Stéphanie PASQUAUD, Michel GIRARDIN & Pierre ÉLIE (1)

**RÉSUMÉ.** - L'étude du régime alimentaire des gobies du genre *Pomatoschistus* (*P. minutus* Pallas et *P. microps* Krøyer), dans l'estuaire de la Gironde, a été réalisée sur des échantillons formolés de l'année 2001, ceci en deux stations distinctes, une en zone oligohaline et l'autre en zone mésohaline. L'analyse des tubes digestifs a révélé que ces deux espèces basent essentiellement leur alimentation sur des proies pélagiques (copépodes) et sur l'hyperbenthos (stade mysis de crustacés, mysidacés, amphipodes, isopodes, poissons). Les pollens participent aussi, de façon importante, au bol alimentaire de ces gobies. Les indices utilisés (coefficient de vacuité, fréquence d'occurrence, pourcentage numérique, pourcentage en points, indice d'aliment principal) ont mis en évidence une variabilité des régimes alimentaires des gobies en fonction de la saison, de l'espace et de la taille du poisson considéré. Il existe une corrélation entre les changements saisonniers du régime alimentaire des gobies et les variations saisonnières d'abondance de leurs proies dans le milieu. De plus, une plus grande diversité de l'alimentation des gobies tout au long de l'année est observée dans le secteur mésohalin. Ceci est à mettre en parallèle avec une augmentation de la richesse spécifique des communautés dans le sens amont-aval. Ces espèces de gobies présentent donc une alimentation de type opportuniste, adaptant leur alimentation en fonction de la disponibilité des proies qui varie selon la zone haline estuarienne et selon la saison. De plus, l'accroissement de la taille des gobies s'accompagne d'une augmentation de la taille des proies ingérées. Les petits individus (taille < 29 mm) consomment principalement des copépodes et des pollens tandis que les plus grands (taille > 29 mm) se nourrissent majoritairement de mysidacés, d'amphipodes, d'isopodes et de poissons. Les gobies de grande taille présentent un comportement cannibale.

**ABSTRACT.** - Diet of gobies of the genus *Pomatoschistus* (*P. microps* and *P. minutus*), in the Gironde estuary (France).

Like in many similar ecosystems, understanding of the trophic relationships in fish populations of the Gironde estuary is limited due to an insufficient knowledge of the diets for the main species. Gobies (*Pomatoschistus* spp.) are the dominant species in the Gironde estuary regarding to frequency and abundance, and can be considered as key species in the estuarine trophic web. They are the only resident estuarine fish species. The aim of this study was to analyse the qualitative and quantitative variability of the goby diet. Two species were identified using morphological and anatomical features: *Pomatoschistus minutus* (Pallas, 1770) and *P. microps* (Krøyer, 1838). Identification was only possible on large fresh frozen fish. Gut content analyses were made on individuals sampled monthly with an epibenthic sledge through year 2001. These fish were preserved in buffered formalin. Then, only the genus level *Pomatoschistus* was considered. The two sampling stations were located near the mouth of the estuary and in the upper reaches. The results showed that goby diet is based on pelagic (copepods) and hyperbenthic (mysids, amphipods, isopods, fishes) prey. Pollens appeared to be not negligible in the gut contents. The food indices used (vacuity coefficients, occurrence frequency, numerical and point percentages, main food index) showed variability according to the season, the time and the size of the fish considered. A correlation existed between the seasonal changes occurring in their diet and seasonal variations of the abundance of their prey in the environment. Furthermore, an increase in the diversity of prey was noted in the downstream station. The increase in the specific richness of communities towards the mouth of the estuary could explain this pattern. These species have an opportunistic feeding mode, adapting their diet according to the density and the availability of prey which change in space and time. Increase in gobies size was accompanied by an increase in the consumed prey size. Small individuals (Lt < 29 mm) consumed mainly copepods and pollens, while larger fish (Lt > 29 mm) ate mostly mysids, amphipods, isopods and fishes. The largest fish seemed to have a cannibalism behaviour.

Key words. - Gobiidae - *Pomatoschistus minutus* - *Pomatoschistus microps* - France - Gironde estuary - Diet.

Les gobies du genre *Pomatoschistus* sont les poissons benthiques les plus abondants des zones côtières, des estuaires et des baies de l'Ouest européen (Claridge *et al.*, 1986 ; Costa, 1986 ; Le Mao, 1986 ; Elliott et Taylor, 1989 ; Henderson, 1989 ; Zander, 1990). Ils sont considérés comme des espèces fourrages de première importance, tant pour les prédateurs piscicoles, que pour les oiseaux et mammifères

côtiers (Hamerlynck et Cattrijsse, 1994 ; Laffaille *et al.*, 1999).

Bien qu'il existe de nombreux travaux sur l'écologie alimentaire des espèces composant ce genre, peu concernent le milieu estuarien (Healey, 1972 ; Claridge *et al.*, 1986 ; Costa, 1988 ; Le Mao, 1986 ; Marshall et Elliott, 1996 ; Mouny, 1998). Par ailleurs, les auteurs se sont plus attachés à décrire

(1) CEMAGREF, Unité des Ressources aquatiques continentales, 50 avenue de Verdun, Gazinet, 33612 Cestas cedex, FRANCE.  
[stephanie.pasquaud@bordeaux.cemagref.fr]

le spectre alimentaire qu'à en analyser la variabilité spatiale et temporelle.

L'objectif de ce travail était donc de caractériser le régime alimentaire de ces gobies et de décrire l'étendue de sa variabilité en fonction du temps, de l'espace et de la taille des individus capturés dans l'estuaire de la Gironde. Cette dernière information nous permet d'avoir une idée de l'évolution du régime alimentaire en fonction de l'âge des individus.

Cette étude permettra d'amorcer un travail sur la compréhension des relations trophiques concernant les populations ichtyologiques dans l'estuaire de la Gironde, car les gobies dominent le peuplement en terme de fréquence et d'abondance et sont les seules espèces piscicoles effectuant l'ensemble de leur cycle vital dans ce milieu. Elles peuvent donc constituer une bonne clé d'entrée pour l'étude du réseau trophique estuarien.

## MATÉRIEL ET MÉTHODES

### Site d'étude

Cette étude a été réalisée dans l'estuaire de la Gironde (Fig. 1) situé sur la côte atlantique sud-ouest de la France. Cet estuaire couvre une superficie de 625 km<sup>2</sup> à marée haute, ce qui en fait le plus grand estuaire français et l'un des plus grands d'Europe occidentale. Il est formé par les cours d'eau Garonne et Dordogne qui drainent respectivement une surface de 24 000 et 57 000 km<sup>2</sup> (Sottolichio, 1999). Zone de transition entre le milieu fluvial continental et le milieu marin, l'estuaire de la Gironde présente une salinité croissante de la jonction des fleuves Garonne et Dordogne jusqu'à son embouchure sur la mer. Ce gradient constitue un facteur clé de la distribution des espèces dans le milieu (Sorbe, 1978). Quatre zones ont été définies (Fig. 1) :

- la zone dulcicole, dont la salinité se situe en moyenne entre 0 et 0,5 PSU<sup>1</sup> (Practical Salinity Unit), en amont du point kilométrique<sup>2</sup> 20 (pK 20) : domaine fluvial de la Dordogne et de la Garonne ;
- la zone oligohaline, de 0,5 à 5 PSU, la plus étendue, allant du pK 20 au pK 55 ;
- la zone mésohaline, de 5 à 18 PSU, du pK 55 au pK 70, sous l'influence des eaux océaniques ;
- la zone polyhaline de 18 à 30 PSU, en aval, envahie au flot par les eaux néritiques.

### Échantillonnage

Les gobies utilisés pour l'étude des régimes alimentaires proviennent de campagnes de pêche mensuelles, réalisées en

2001 sur des transects aux abords du Centre nucléaire de production d'électricité du Blayais, dans le cadre d'un programme de surveillance des effets de cette centrale. Deux stations de fond ont été choisies (Fig. 1), une dans la zone oligohaline (pK 50, "station amont"), l'autre dans la zone mésohaline (pK 70, "station aval"). Les échantillonnages ont été réalisés de jour, entre la moitié du flot et l'étalement de pleine mer. Les poissons ont été récoltés par un traîneau suprabenthique (cadre métallique de 2 m x 1,2 m, monté sur patins ; maillage étiré de 18 mm dans la partie principale de l'engin (ventre et dos) et de 0,95 mm dans la poche terminale). La durée des prélèvements était de sept minutes, durée courte, bien adaptée à l'étude du régime alimentaire. Tous les gobies ainsi capturés ont été fixés immédiatement dans une solution de formaldéhyde à 10% tamponnée et conditionnés dans des bocaux sur le navire.

### Détermination des espèces

Le recours à la clé de détermination de Carrel et Laffaille (2001) pour déterminer les gobies formolés n'a pas permis de préciser leur statut spécifique (perte de couleur, d'écaillés,...). Seul un examen minutieux des pores céphaliques (Bauchot et Pras, 1980) sur des gobies frais, récoltés lors de pêches complémentaires (avril : pK 50 et mai : pK 70), a permis de les identifier avec exactitude : *Pomatoschistus minutus* (Pallas, 1770) et *Pomatoschistus microps* (Krøyer, 1838). Le type de

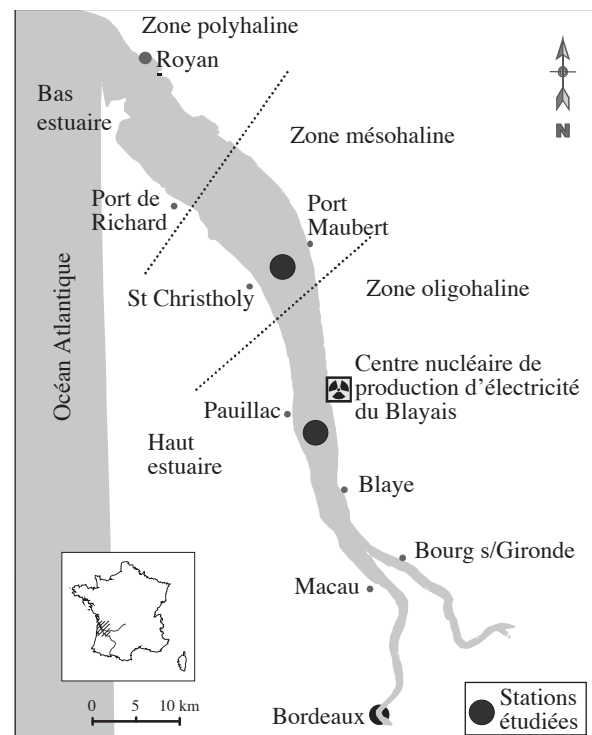


Figure 1. - Localisation des stations étudiées dans l'estuaire de la Gironde. [Localisation of the stations studied in the Gironde estuary.]

<sup>1</sup> Dans le système international d'unité, la salinité n'a pas d'unité.

<sup>2</sup> Pour faciliter le positionnement géographique le long de l'estuaire, les distances sont exprimées en points kilométriques dont l'origine est le pont de Pierre à Bordeaux (pK 0).

conservation des individus (formolés), a impliqué une étude du régime alimentaire au niveau du genre *Pomatoschistus* dans l'estuaire de la Gironde.

### Détermination du régime alimentaire

Les gobies fixés au formol ont été lavés abondamment au laboratoire puis mesurés (longueur totale, Lt) au millimètre près, à l'aide d'un pied à coulisse. Pour chaque mois et chaque station, les poissons ont été regroupés en trois classes de taille semblables à celles utilisées par Mouny (1998) : L1 < 29 mm, L2 : 30-39 mm et L3 > 40 mm. Leur tube digestif a été prélevé après incision ventrale entre les nageoires pectorales et l'anus. Ouverts et vidés, leurs contenus ont ensuite été examinés sous une loupe binoculaire, puis au microscope. Les proies ingérées, identifiées jusqu'au niveau spécifique, quand l'état de digestion n'était pas trop avancé, ont alors été dénombrées et conservées dans de l'alcool à 70%. Lorsque les proies étaient endommagées, le nombre d'individus a été déduit du comptage des pièces osseuses ou cuticulaires identifiables. Les écailles ont été assimilées à un poisson quel que soit leur nombre. Les pollens ont également été dénombrés. À partir de ces résultats, différents indices, proposés par Hureau (1970) et Berg (1979), ont été calculés :

- le coefficient de vacuité (en %) :

$$Cv = \frac{Nv}{Ne} \times 100$$

- la fréquence d'occurrence d'une proie (en %) :

$$\%FO = \frac{Ndi}{Nnv} \times 100$$

- le pourcentage en nombre ou abondance relative d'une proie :

$$\%N = \frac{Nti}{Ni} \times 100$$

*Nv* : nombre de tubes digestifs vides

*Ne* : nombre total de tubes digestifs examinés

*Ndi* : nombre de tubes digestifs contenant un type de proie *i*

*Nnv* : nombre total de tubes digestifs non vides

*Nti* : nombre total d'individus d'une proie *i*

*Ni* : nombre total de proies ingérées

Afin d'estimer la biomasse ingérée de chaque item, la méthode des points (Hynes, 1950 ; Pillay, 1952), modifiée par Joyeux *et al.* (1991) et Pampoulie et Bouchereau (1996), a été utilisée. Cette méthode attribue à chaque proie un certain nombre de points en fonction de leur digestibilité et de leur taille (masse) moyenne (Tab. I).

- le pourcentage en points :

$$\%P = \frac{Npi}{Ntp} \times 100$$

*Npi* : nombre total de points des individus d'une proie *i*

*Ntp* : nombre total de points

Tableau I. - Points attribués aux items consommés par *Pomatoschistus* spp. d'après leur digestibilité et leur taille, selon Joyeux *et al.* (1991) et Pampoulie et Bouchereau (1996). [Points given to items, eaten by *Pomatoschistus* spp., according to their digestibility and size, according to Joyeux *et al.* (1991) and Pampoulie and Bouchereau (1996).]

Taxons	Points
Poissons	100
Stade mysis de crustacés	5
Isopodes	10
Amphipodes	10
Mysidacés	5
Copépodes	0,5
Pollen	0,25

Afin de synthétiser le régime alimentaire des gobies, l'indice d'aliment principal (the Main Food Index, MFI) proposé par Zander (1982) a été calculé pour chaque taxon

$$MFI_i = \left[ \left( \sqrt{\%P_i * (\%N_i + \%FO_i) / 2} \right) / \left[ \bullet_i (MFI_i) \right] \right] * 100$$

*i* = proie *i*

Les proies sont classées selon les valeurs de cet indice comme suit (Zander, 1982) : MFI > 75 : proie préférentielle, 50 < MFI < 75 : proie principale, 25 < MFI < 50 : proie secondaire, MFI < 25 : proie accessoire.

## RÉSULTATS

### Variabilité saisonnière des régimes alimentaires

Sur les 265 gobies examinés, 66 ont été récoltés en hiver (décembre, janvier, février), 63 au printemps (mars, avril, mai), 62 en été (juin, juillet, août) et 74 en automne. Le taux de vacuité est très faible au printemps (proche de 0%) ; il augmente ensuite en été (11,4%) pour atteindre un maximum en automne (35,4%). Il diminue finalement pendant l'hiver (8,9%).

Sur l'ensemble des contenus digestifs analysés, onze taxons ont été identifiés (Tab. II). Au printemps, les *Pomatoschistus* spp. montrent un régime peu diversifié : seulement six taxons ont été trouvés dans les tubes digestifs (Tabl. II). Parmi eux, le copépode, *Eurytemora affinis* (Poppe, 1980) domine aussi bien numériquement (94,31%) que pondéralement (78,54%) et présente une fréquence d'occurrence maximale (87,5%). Selon l'indice d'aliment principal (Tab. II ; Fig. 2), ce copépode est la proie préférentielle (MFI = 84,5). Les autres taxons ne sont qu'accessoires (MFI < 25).

En été et en automne, le régime alimentaire des gobies est plus diversifié que celui du printemps avec respectivement dix et neuf taxons trouvés (Tab. II ; Fig. 2). Selon l'indice d'aliment principal, tous les taxons sont accessoires pendant la période estivale. Néanmoins, le copépode *Euryte-*

Tableau II. - Taxons identifiés dans les contenus digestifs de *Pomatoschistus* spp. pour chaque saison de l'année 2001. %FO : fréquence d'occurrence ; %N : pourcentage numérique ; %P : pourcentage en points ; MFI : indice d'aliment principal. [Items encountered in the diet of *Pomatoschistus* spp. at each season in 2001. %FO: occurrence frequency; %N: numerical percentage; %P: point percentage; MFI: Main Food Index.]

Taxon	Printemps				Été				Automne				Hiver			
	%FO	%N	%P	MFI	%FO	%N	%P	MFI	%FO	%N	%P	MFI	%FO	%N	%P	MFI
Pollen	46,88	4,33	1,80	6,79	45,95	21,92	2,22	8,68	37,25	47,26	2,70	10,68	39,22	7,86	2,78	8,09
Crustacés Copépodes																
<i>Eurytemora affinis</i>	87,5	94,31	78,54	84,5	67,57	48,40	9,82	23,86	54,9	37,55	4,29	14,08	82,35	84,9	60,09	70,89
Autres copépodes	3,12	0,12	0,10	0,41	-	-	-	-	-	-	-	-	7,84	3,08	2,18	3,45
Mysidacés																
<i>Mesopodopsis slabberi</i>	-	-	-	-	13,51	4,57	9,26	9,15	25,49	6,33	7,23	10,72	1,96	1,08	7,64	3,41
<i>Neomysis integer</i>	-	-	-	-	16,22	5,02	10,19	10,40	3,92	0,84	0,96	1,52	13,73	1,85	13,09	10,10
Mysidacés indét.	3,12	0,12	0,21	0,59	8,11	1,37	2,78	3,63	11,70	2,53	2,89	4,55	11,76	0,46	3,27	4,47
Mysidacés totaux	3,12	0,12	0,21	0,59	37,84	10,96	22,22	23,18	41,18	9,70	11,08	16,79	27,45	3,39	24	17,98
Isopodes																
<i>Synidotea laticauda</i>	-	-	-	-	2,70	0,46	1,85	1,71	3,92	1,27	2,89	2,74	-	-	-	-
Amphipodes																
<i>Gammarus</i> spp.	18,75	1,11	18,53	13,56	16,22	4,57	18,52	13,87	3,92	0,84	1,93	2,14	9,8	0,77	10,91	7,60
Décapodes																
Stade mysis	-	-	-	-	29,73	13,24	26,85	24,02	-	-	-	-	-	-	-	-
Poissons	-	-	-	-	2,70	0,46	18,52	5,41	15,69	3,38	77,11	27,11	-	-	-	-

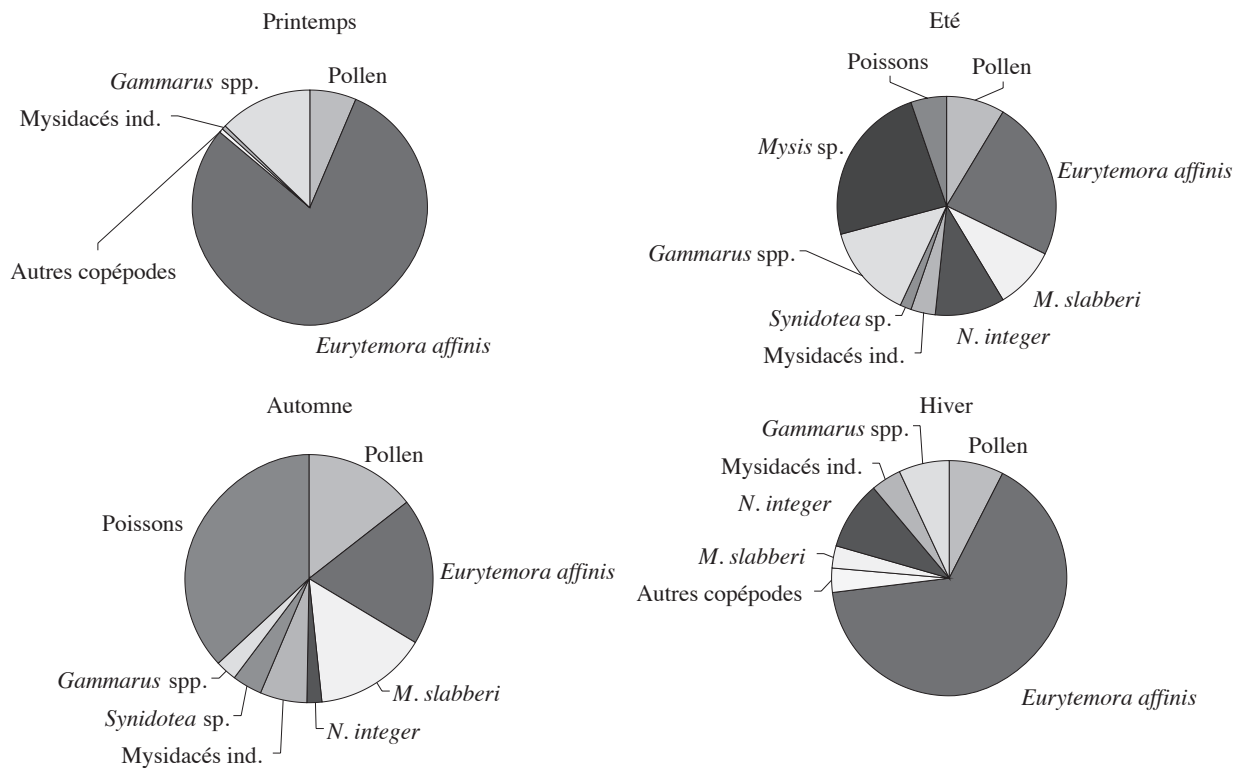


Figure 2. - Variations saisonnières des MFI (indice d'aliment principal) pour chaque item alimentaire identifié dans les contenus digestifs des *Pomatoschistus* spp. capturés en 2001. [MFI (Main Food Index) seasonal variations for each item encountered in the diet of *Pomatoschistus* spp. in 2001.]

*mora affinis* domine encore numériquement (48,4%) et présente la fréquence d'occurrence la plus élevée (67,57%). Pondéralement, ce sont les larves mysis qui dominent (26,85%).

En automne, les grains de pollen présentent le plus fort pourcentage numérique (47,26%) mais le copépode *Eurytemora affinis* reste la proie la plus fréquemment rencontrée dans les estomacs (%FO = 54,9%). Les gobies ingèrent également une quantité importante de poissons qui constituent les proies dominantes pondéralement (77,11%). Cet item est le seul qui puisse être considéré comme secondaire (MFI = 27,11). Tous les autres ne sont qu'accessoires. Notons que parmi les poissons ingérés, 40% ont été identifiés comme *Pomatoschistus* spp. Les gobies présentent donc un fort taux de cannibalisme (Tab. II ; Fig. 2).

En hiver, le copépode *E. affinis* redevient l'item principal consommé (%N = 84,9 ; %P = 60,09 ; % FO = 82,35 ; MFI = 70,89) (Tab. II ; Fig. 2).

### Variabilité spatiale du régime alimentaire

Sur les 265 contenus digestifs analysés, 169 appartiennent à des gobies capturés en zone oligohaline et 96 en zone polyhaline. À la station amont, le copépode *Eurytemora affinis* est la proie principale des *Pomatoschistus* spp. (MFI = 52,8) (Fig. 3). Les autres taxons ne sont qu'accessoires (MFI < 12). À la station aval, les gobies présentent un régime alimentaire plus équilibré, et aucune proie ne peut être considérée comme préférentielle ou principale. Seuls les copépodes sont des proies secondaires. Toutes les autres proies sont accessoires. Par ailleurs, deux nouvelles proies apparaissent dans le bol alimentaire des ces gobies récoltés dans la zone mésohaline : une espèce de copépode (indéterminée) et des stades mysis de crustacés. En revanche, contrairement à la station amont, l'isopode *Synidotea laticauda* (Benedict, 1897) n'apparaît pas dans le bol alimentaire des gobies récoltés dans la station aval (Fig. 3).

### Variabilité du régime alimentaire en fonction de la taille des poissons

Parmi les gobies analysés, 88 appartiennent à la plus petite classe de taille (L1), 88 à la classe intermédiaire (L2) et 79 à la plus grande classe de taille (L3). *Eurytemora affinis* est la proie préférée des plus petits gobies (MFI = 75,87) et la proie principale des gobies de taille intermédiaire (MFI = 51,67) (Fig. 4). Tous les autres taxons ne sont qu'accessoires. Aucune proie ne domine réellement le bol alimentaire des gobies de plus grande taille. Seuls les poissons sont des proies secondaires (MFI = 30,64). Parallèlement à l'accroissement de la taille des gobies, une augmentation de la taille et une augmentation de l'importance relative des proies de plus grandes tailles est observée (Fig. 4).

## DISCUSSION

Les gobies examinés dans cette étude, provenant de la zone oligohaline et mésohaline de l'estuaire de la Gironde, n'ont à leur disposition qu'un nombre très limité de types de proies (Bachelet *et al.*, 1981 ; Castel, 1981 ; Sorbe, 1978, 1981 ; Mees et Fockedey, 1993 ; Poore, 1996). Parmi elles, seuls les annélides polychètes, *Boccardiella ligerica* (Ferronière, 1898) et *Heteromastus filiformis* (Clarapède, 1864), vivant dans le sédiment, ne sont pas consommées par ces poissons. Bien que les gobies soient des poissons peu mobiles, plutôt inféodés au substrat sur lequel ils se déplacent surtout par saltation, les conditions hydrodynamiques de l'estuaire de la Gironde (forts courants) les remettraient "en suspension" dans la masse d'eau. De ce fait, ils s'y nourriraient de l'hyperbenthos (copépodes, mysidacés, isopodes, gammaridés, poissons). Dans d'autres systèmes estuariens ou côtiers, le régime alimentaire de ces espèces est plus diversifié : dans l'estuaire de Ythan, situé au nord-est de l'Écosse (Healey, 1972), des espèces benthiques, appartenant notam-

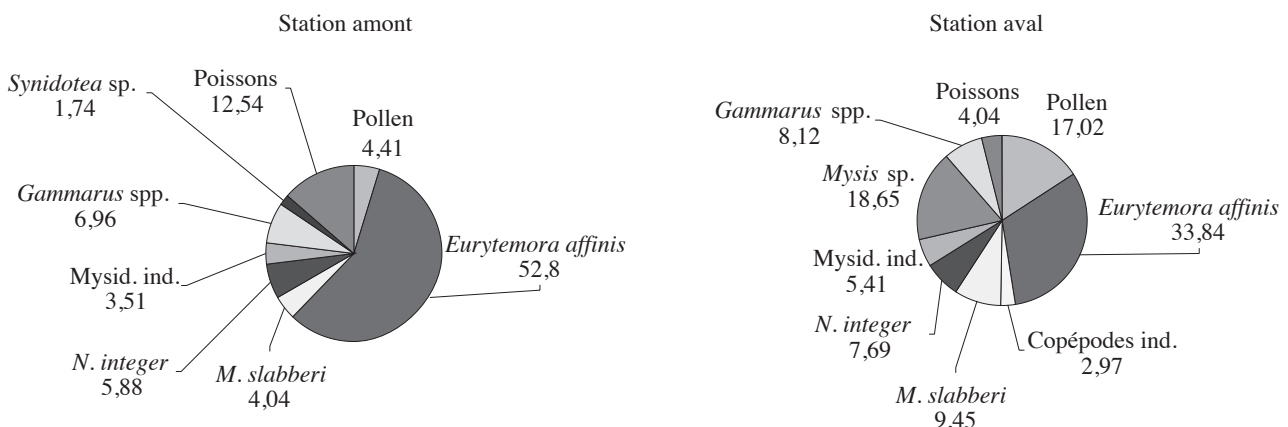


Figure 3. - Variations spatiales (stations amont et aval) des MFI pour chaque item alimentaire identifié dans les contenus digestifs des *Pomatoschistus* spp. capturés en 2001. [MFI spatial variations (upstream and downstream stations) for each item encountered in the diet of *Pomatoschistus* spp. in 2001.]

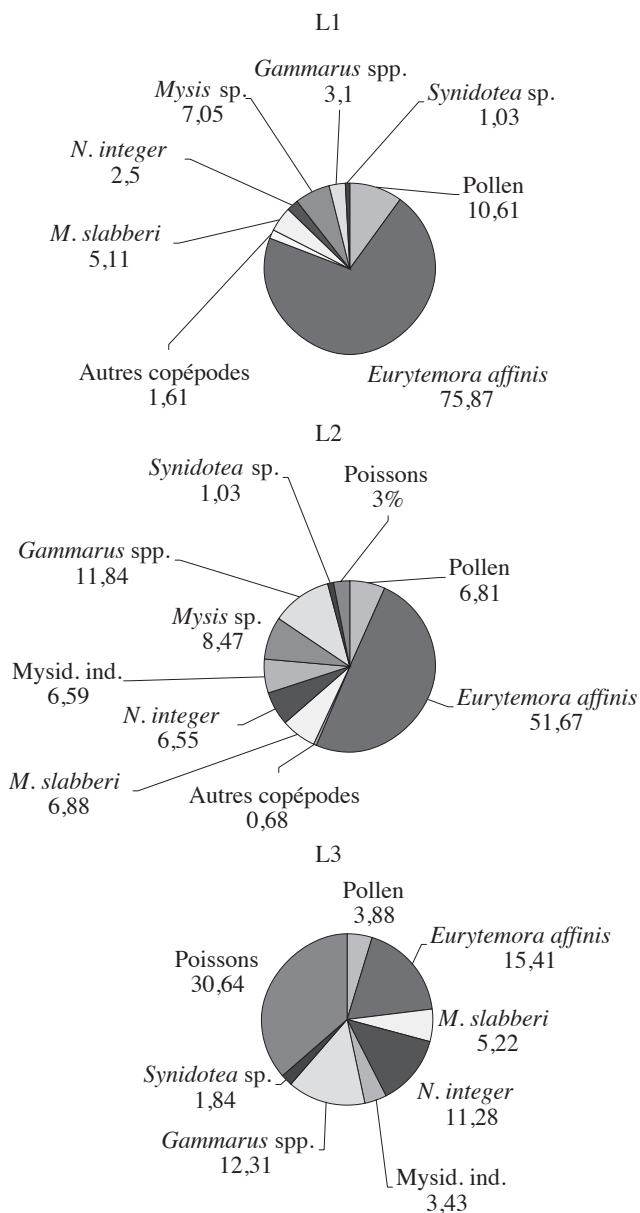


Figure 4. - Variations du régime alimentaire (MFI) de *Pomatoschistus* spp. en fonction de la taille. L1 : Longueur totale < 30 mm ; L2 : 30-39 mm ; L3 > 40 mm. [Diet variations (MFI) of *Pomatoschistus* spp. of different size classes. L1 : Total length < 30 mm ; L2 : 30-39 mm ; L3 > 40 mm.]

ment aux annélides polychètes et aux bivalves, font également partie du régime alimentaire de *Pomatoschistus microps*. Ceci est aussi observé chez *Pomatoschistus minutus* dans les zones côtières de la Belgique (Hamerlynck et Cattrijsse, 1994). En revanche, dans l'estuaire de la Seine (Mouny, 1998), le spectre alimentaire de ces deux espèces est moins étendu : seuls des copépodes, des décapodes et des mysidacés ont été retrouvés dans le bol alimentaire.

Il est intéressant de noter que les grains de pollen participent aussi, de façon non négligeable, au bol alimentaire des

gobies dans l'estuaire de la Gironde (numériquement, ils représentent jusqu'à 47,26% du bol alimentaire en automne). Les autres études réalisées sur les régimes alimentaires de ces espèces de gobiidés ne signalent pas ce taxon (Antholz *et al.*, 1991 ; Aarnio et Bonsdorff, 1993 ; Hamerlynck et Cattrijsse, 1994 ; Mouny, 1998 ; Laffaille *et al.*, 1999). Deux questions peuvent donc être posées : ces pollens sont-ils consommés par accident ou ont-ils un intérêt énergétique ? La diversité et la structure du régime alimentaire de ces deux espèces de gobiidae varie donc en fonction des systèmes estuariens ou côtiers étudiés, ayant des caractéristiques environnementales (biologiques, physico-chimiques) différentes. Par conséquent, il semble que ces espèces présentent une alimentation de type opportuniste, adaptée aux ressources trophiques disponibles localement. Cette idée est renforcée par les différences saisonnières du régime alimentaire observées dans l'estuaire de la Gironde. En effet, il existe une corrélation entre les variations saisonnières de la composition du bol alimentaire des gobies (faible diversité des proies au printemps, dominance d'*E. affinis* en hiver et au printemps, augmentation du nombre d'espèces de proies et importance relative de chaque proie équivalente en été et en automne) et les variations saisonnières d'abondance des différentes proies dans le milieu (Sorbe, 1978, 1981, 1983 ; Arousseau, 1984 ; Boigontier et Mounié, 1984 ; David, 2001).

Les coefficients de vacuité mettent en évidence une diminution de la prise alimentaire globale en été et en automne. Les résultats de cette étude montrent l'ingestion par *Pomatoschistus* spp. des proies inféodées aux différentes masses d'eau, passant sur la zone étudiée. Des variations de salinité (minimum au printemps et maximum en automne) mettent en évidence une variation des masses d'eau considérées et par conséquent des proies disponibles (*E. affinis* domine les eaux dessalées ; les autres proies dominent les eaux plus salées). Ainsi, les poissons prélevés dans les masses d'eau plus salées d'été, se nourrissent moins, sans doute à cause de la plus grande difficulté de capture des proies, constituées essentiellement de mysis, mysidacés et gammars beaucoup plus grandes et mobiles que les copépodes. Magnhagen (1985) a ainsi démontré expérimentalement une augmentation de la distance de réaction avec l'accroissement de la taille de la proie chez *P. microps*.

D'après la bibliographie, il existe plusieurs phénomènes qui expliquent les variations de rythme alimentaire autrement que par l'absence ou la présence de proies. Joyeux *et al.* (1991) et Mouny (1998) attribuent les faibles valeurs estivales et automnales à une diminution de l'activité nutritionnelle pendant la période de reproduction, les femelles gravides cessant de se nourrir du fait de la forte compression du tube digestif par les ovaires matures (Joyeux, 1991). Néanmoins, au vu de la non distinction des sexes, cette hypothèse ne suffit pas à expliquer ces résultats, mais elle peut être une source ponctuelle de variabilité. La baisse de l'alimentation

durant l'été peut également être mise en relation avec l'augmentation de la température de l'eau (maximum en août avec 25,7°C). Ce paramètre jouerait sur le métabolisme, d'une part en augmentant la vitesse de digestion et d'autre part en diminuant l'appétit, phénomène constaté chez plusieurs espèces de poissons d'eau tempérée, trouvant leur optimum thermique de croissance entre 20 et 25°C. En revanche, en octobre, la baisse de la température et la fin de la reproduction réduiraient certainement le stress physiologique expliquant donc une augmentation de l'ingestion (Joyeux, 1991). L'ensemble de ces hypothèses concourt à expliquer la variabilité quantitative saisonnière du régime alimentaire des *Pomatoschistus* spp. sans que l'on puisse, pour l'instant, privilégier l'une d'entre elles, sachant en outre que chacune de ces causes peut jouer aussi de façon synergique ou antagoniste.

Une variation du régime alimentaire des gobies en fonction de l'espace a été mise en évidence, avec une plus grande diversité de proies dans la zone mésohaline. Par ailleurs, aucune proie ne peut-être considérée comme préférentielle ou principale dans cette zone contrairement à la station amont où le copépode *E. affinis* domine. Les zones situées en amont de l'estuaire (oligohalines) sont paucispécifiques en terme de proies (David, 2001). En se déplaçant vers l'aval, une augmentation de la richesse spécifique, liée à l'augmentation de la salinité (Castel, 1981 ; Mees *et al.*, 1995) est observée. Ces gobiidés ont donc un plus grand nombre de proies à leur disposition. Ils présentent donc une alimentation de type opportuniste, adaptant leur régime en fonction des disponibilités des proies qui varient qualitativement et quantitativement dans l'espace.

Une évolution du régime alimentaire en fonction de la taille des poissons a été également observée. Au fur et à mesure que ces espèces grandissent, elles privilégient la prise de proies de plus en plus grandes. Ceci peut s'expliquer par leur morphologie : les plus grands ont une ouverture de bouche plus importante et ont des vitesses de déplacement plus rapides leur permettant de manger des proies plus grandes que les plus petits. De ce fait, ils disposeraient d'un plus grand choix de proies en capturant plus facilement les proies trop véloces pour les petits gobies. De telles observations ont déjà été mises en évidence chez *P. minutus* et *P. microps* (Aarnio et Bonsdorff, 1993 ; Mouny, 1998 ; Doornbos et Twisk, 1987). Du point de vue énergétique, la recherche et la collecte de petites proies par les gobies adultes s'avèrent plus coûteuses que celles de plus grande taille (Bouchereau et Guelorget, 1999). Par ailleurs, les plus grands gobies (Lt > 40mm) présentent un comportement de cannibalisme, phénomène également observé chez les populations de *Pomatoschistus minutus* de la baie du Mont-Saint-Michel (Laffaille *et al.*, 1999).

*Pomatoschistus minutus* et *Pomatoschistus microps* sont essentiellement carnivores, se nourrissant principalement de

copépodes dans l'estuaire de la Gironde mais également de l'hyperbenthos (mysis, mysidacés, gammares, isopodes, poissons). Ces poissons présentent un comportement alimentaire de type opportuniste et adaptent leur régime en fonction des disponibilités et abondances des proies qui fluctuent dans l'espace et dans le temps.

D'après Mouny (1998) et Edlund et Magnhagen (1981), l'alimentation de ces deux espèces vivant en sympatrie ne varie pas qualitativement mais quantitativement. La compétition alimentaire entre les espèces de gobies est un phénomène fréquent (Bouchereau et Guelorget, 1999 ; Joyeux *et al.*, 1991 ; Edlund et Magnhagen, 1981) mais n'est pas connu dans l'estuaire de la Gironde. Il serait cependant susceptible d'expliquer en partie la variabilité observée au niveau du genre *Pomatoschistus*, dans cette étude.

Dans un écosystème aussi fluctuant, le comportement alimentaire opportuniste de ces espèces autochtones est sans doute à l'origine de leur succès (Antholz *et al.*, 1991). Ces espèces, présentes en forte abondance dans l'estuaire de la Gironde, sont qualifiées d'espèces "fourrages" et joueraient un rôle fondamentale dans le réseau trophique de cet écosystème. L'étude de leur prédation reste donc à étudier afin d'approfondir la connaissance du fonctionnement de cet écosystème très fluctuant.

**Remerciements.** - Cette étude a bénéficié du soutien du Groupe d'Intérêt Scientifique Écologie et Économie du Bassin Adour-Garonne (GIS-ECOBAG). Nous remercions chaleureusement Pascal Laffaille pour sa participation à la détermination des espèces de gobies.

## RÉFÉRENCES

- AARNIO K. & E. BONSDORFF, 1993. - Seasonal variation in abundance and diet of the sand goby *Pomatoschistus minutus* (Pallas) in a northern Baltic archipelago. *Ophelia*, 37: 19-30.
- ANTHOLZ B., MEYER-ANTHOLZ W. & C. DIETER ZANDER, 1991. - Feeding activities of two euryhaline small-sized fish in a Western Baltic brackish fjord. *Helgol. Meeresunt.*, 45: 287-300.
- AUROUSSEAU J.-M., 1984. - Éléments d'écologie de la crevette blanche, *Palaemon longirostris*, dans l'estuaire de la Gironde. Dynamique de la population et production. Thèse de doctorat, 227 p. Univ. Paris VI.
- BACHELET G., BOUCHET J.M. & J.P. LISSALDE, 1981. - Les peuplements benthiques dans l'estuaire de la Gironde : biomasse, productivité et évolution structurale. *Océanis*, 6: 593-620.
- BAUCHOT M.-L. & A. PRAS, 1980. - Guide des Poissons marins d'Europe. 427 p. Lausanne - Paris: Delachaux & Niestlé.
- BERG J., 1979. - Discussion of methods of investigating the food of fishes, with reference to a preliminary study of the prey of *Gobiusculus flavescens* (Gobiidae). *Mar. Biol.*, 50: 263-273.
- BOIGONTIER B. & D. MOUNIE, 1984. - Contribution à la connaissance de la dynamique de la macrofaune benthodémersale et pélagique en Gironde. Tentatives et difficultés pour relativiser l'impact mécanique d'une centrale nucléaire : le Blayais (Gironde). Thèse de 3ème cycle, 491 p. ENSAT/CEMAGREF.

- BOUCHEREAU J.-L. & O. GUELORGET, 1999. - Régime alimentaire de deux Gobiidés (Pisces ; Teleostei) sympatriques *Gobius bucchichi* et *Millerigobius macrocephalus* des Bouches de Bonifacio. *Cah. Biol. Mar.*, 40: 263-271.
- CARREL G. & P. LAFFAILLE, 2001. - Clé des espèces de Gobiidae présentes en France. In: Atlas des Poissons d'Eau douce de France (Keith P. & J. Allardi, eds), pp. 331-333. Paris: Patri-moines Naturels.
- CASTEL J., 1981. - Aspects de l'étude écologique du plancton de l'estuaire de la Gironde. *Océanis*, 6: 535-577.
- CLARIDGE P.N., POTTER I.C. & M.W. HARDISTY, 1986. - Seasonal changes in movements, abundance, size composition and diversity of the fish fauna of the Severn estuary. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.*, 66: 229-258.
- COSTA J.L., 1986. - Les poissons de l'estuaire du Tage. *Cybiurn*, 10: 57-75.
- COSTA M.J., 1988. - Écologie alimentaire des poissons de l'estuaire du Tage. *Cybiurn*, 12: 301-320.
- DAVID V., 2001. - Réseau trophique zooplanctonique dans l'estuaire de la Gironde : caractérisation et modélisation de la relation mysidacés-copépodes. DEA, 33 p. Univ. Bordeaux I.
- DOORNBOS G. & F. TWISK, 1987. - Density, growth and annual food consumption of Gobiid fish in the saline lake Grevelingen, The Netherlands. *Neth. J. Sea Res.*, 21: 45-74.
- EDLUND A.-M. & C. MAGNHAGEN, 1981. - Food segregation and consumption suppression in two coexisting fishes, *Pomatoschistus minutus* and *P. microps*: an experimental demonstration of competition. *Oikos*, 36: 23-27.
- ELLIOTT M. & C.J.L. TAYLOR, 1989. - The structure and functioning of an estuarine/marine fish community in the Forth estuary, Scotland. In: Proceedings of the 21st European Marine Biology Symposium (Klekowski R.Z., Styczynska E. & L. Falkowski, eds.), pp. 227-240. Gdansk: Polish Academy of Sciences.
- HAMERLYNCK O., 1990. - The identification of *Pomatoschistus minutus* (Pallas) and *Pomatoschistus lozanoi* (de Buen) (Pisces, Gobiidae). *J. Fish Biol.*, 37: 723-728.
- HAMERLYNCK O. & A. CATTRIJSSE, 1994. - The food of *Pomatoschistus minutus* (Pisces, Gobiidae) in Belgian coastal waters, and a comparison with the food of its potential competitor *P. lozanoi*. *J. Fish Biol.*, 44: 753-771.
- HEALEY M.C., 1972. - On the population ecology of the common goby in the Ythan estuary. *J. Nat. Hist.*, 6: 133-145.
- HENDERSON P.A., 1989. - On the structure of the inshore fish community of England and Wales. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.*, 69: 145-163.
- HUREAU J.-C., 1970. - Biologie comparée de quelques poissons antarctiques (Nototheniidae). *Bull. Inst. Océan. Monaco*, 68: 244.
- HYNES H.B.N., 1950. - The food of freshwater sticklebacks (*Gasterosteus aculeatus* and *Pygosteus pungitius*) with a review of methods used in studies of the food of fishes. *J. Anim. Ecol.*, 19: 36-58.
- JOYEUX J.-C., 1991. - Biologie des populations de *Gobius niger* (Linné, 1758), *Pomatoschistus minutus* (Pallas, 1770) et *Pomatoschistus microps* (Krøyer, 1838) (Teleostei, Gobiidae) dans une lagune Nord-Méditerranéenne, la lagune de Mauguio (France). Thèse de doctorat, 214 p. Univ. Montpellier II.
- JOYEUX J.-C., TOMASINI J.-A. & J.-L. BOUCHEREAU, 1991. - Le régime alimentaire de *Gobius niger* Linné, 1758 (Teleostei, Gobiidae) dans la lagune de Mauguio - France. *Ann. Sci. Nat., Zool.*, 12: 57-69.
- LAFFAILLE P., FEUNTEUN E. & J.-C. LEFEUVRE, 1999. - Compétition alimentaire entre deux espèces de gobies, *Pomatoschistus lozanoi* (de Buen) et *P. minutus* (Pallas), dans un marais salé macrotidal. In: Sciences de la Vie, pp. 897-906. Académie des Sciences. Paris: Elsevier édit.
- LE MAO P., 1986. - Feeding relationships between the benthic infauna and the dominant benthic fish of the Rance estuary (France). *J. Mar. Biol. Ass. U.K.*, 66: 391-401.
- MAGNHAGEN C., 1985. - Random prey capture or active choice? An experimental study on prey selection in three marine fish species. *Oikos*, 44: 182-184.
- MARSHALL S. & M. ELLIOTT, 1996. - The structure of the fish assemblage in the Humber estuary, United Kingdom. *Publ. Espec. Esp. Oceanogr.*, 21: 231-242.
- MEES J. & N. FOCKEDEY, 1993. - First record of *Synidotea laeviodorsalis* (Miers, 1881) (Crustacea: Isopoda) in Europe (Gironde estuary, France). *Hydrobiologia*, 264: 61-63.
- MEES J., FOCKEDEY N. & O. HAMERLYNCK, 1995. - Comparative study of the hyperbenthos of three European estuaries. *Hydrobiologia*, 311: 153-174.
- MOUNY P., 1998. - Structure spatio-temporelle du zooplancton et du suprabenthos de l'estuaire de la Seine. Dynamique et rôle des principales espèces dans la chaîne trophique pélagique. Thèse de doctorat, 239 p. Muséum national d'Histoire naturelle.
- PAMPOULIE C. & J.-L. BOUCHEREAU, 1996. - Éléments de systématique et de biologie de deux gobiidés (Poissons, Téléostéens) *Chromogobius quadrivittatus* (Steindachner, 1863) et *Chromogobius zebratus zebratus* (Kolombatovic, 1891), des Bouches de Bonifacio (Corse, France). *Ichthyophysiol. Acta*, 19: 153-178.
- PILLAY T.V.R., 1952. - A critique of the methods of study of food of fishes. *J. Zool. Soc. India*, 4: 185-200.
- POORE C.B., 1996. - Species differentiation in *Synidotea* (Isopoda: Idoteidae) and recognition of introduced marine species: a reply to Chapman and Carlton. *Crust. Biol.*, 16: 384-394.
- SORBE J.-C., 1978. - Inventaire faunistique des amphipodes de l'estuaire de la Gironde. *Bull. Cent. Etud. Rech. Sci. Biarritz*, 12: 369-381.
- SORBE J.-C., 1981. - La macrofaune vagile de l'estuaire de la Gironde : distribution et migration des espèces, modes de reproduction et régimes alimentaires. *Océanis*, 6: 579-562.
- SORBE J.-C., 1983. - Les décapodes natantia de l'estuaire de la Gironde (France). Contribution à l'étude morphologique et biologique de *Palaemon longirostris*, H. Milne Edwards, 1837. *Crustaceana*, 44: 251-270.
- SOTTOLICHIO A., 1999. - Modélisation de la dynamique des structures turbides (bouchon vaseux et crème de vase) dans l'estuaire de la Gironde. Thèse de doctorat, 184 p. Univ. Bordeaux I.
- ZANDER C.D., 1982. - Feeding ecology of littoral Gobiid and Blennioid fishes of the Banyuls area (Mediterranean sea) -I- Main food and trophic dimension of niche and ecotope. *Vie Milieu*, 32: 1-10.
- ZANDER C.D., 1990. - Prey selection of the shallow water fish *Pomatoschistus minutus* (Gobiidae, Teleostei) in the SW Baltic. *Helgol. Meeresunt.*, 44: 147-157.