

# *Feeding competition between two goby species, Pomatoschistus lozanoi (de Buen) and P. minutus (Pallas), in a macrotidal saltmarsh*

Compétition alimentaire entre deux espèces de gobies, *Pomatoschistus lozanoi* (de Buen) et *P. minutus* (Pallas), dans un marais salé macrotidal

Note présentée par Yvon Le Maho

- [Pascal Laffaille](#)  ,
- [Éric Feunteun](#),
- [Jean-Claude Lefeuvre](#)
  
- Laboratoire d'évolution des systèmes naturels et modifiés, UMR « ÉcoBio » 6553, université de Rennes-I, campus Beaulieu, 35042 Rennes cedex, France
  
- [http://dx.doi.org/10.1016/S0764-4469\(00\)86656-1](http://dx.doi.org/10.1016/S0764-4469(00)86656-1)

## Abstract

Two transient goby species (*Pomatoschistus minutus* and *P. lozanoi*) occurred in saltmarshes of the macrotidal Mont-Saint-Michel bay. They colonised the tidal creeks during each spring tide throughout the study conducted in 1997. *P. minutus* swallowed a least 4 % of its body weight. Its diet was dominated by the most abundant resident amphipod of the saltmarshes, *Orchestia gammarellus*. *P. lozanoi* ingested less food during their stay in the creek (2.4 % of its body weight). *O. gammarellus* also occurred in its diet, but mysids were the main food items both during flood and ebb. In addition to this trophic segregation, a temporal segregation was observed. In fact, *P. minutus* stayed longer than *P. lozanoi* in the saltmarsh; it colonised creeks first and returned to coastal waters the last. These two predatory and sympatric species have a different trophic behaviour that limits interspecific competition both from the trophic and temporal point of view.

---

## Résumé

Dans un chenal des marais salés macrotidaux de la baie du Mont-Saint-Michel, deux espèces de gobies (*Pomatoschistus minutus* et *P. lozanoi*) ont été capturées entre janvier et décembre 1997. Lors de chaque marée, chaque *P. minutus* prélève, en moyenne, au minimal près de 4 % de son poids frais en proies provenant des marais salés. Ils se nourrissent essentiellement d'un crustacé amphipode résident, *Orchestia gammarellus*. *P. lozanoi* présente un taux de prélèvement plus faible (2,4 %). Si *O. gammarellus* fait partie de son régime alimentaire, les mysidacés sont les proies principales. En plus de cette différence de régime alimentaire, il existe une différence temporelle d'occupation des marais. En effet, *P. minutus* reste plus longtemps que *P. lozanoi* dans les marais où il pénètre en premier et en repart en dernier.

Ainsi, ces deux espèces prédatrices et sympatriques ont un comportement trophique différent limitant toute compétition interspécifique par leur régime alimentaire et/ou par une répartition temporelle différente.

## Keywords

- sand goby;
- *Pomatoschistus lozanoi*;
- *Pomatoschistus minutus*;
- saltmarsh;
- feeding;
- competition

## Mots-clé

- gobie;
  - *Pomatoschistus lozanoi*;
  - *Pomatoschistus minutus*;
  - marais salés;
  - alimentation;
  - compétition
- 

## 1. Introduction

Les gobies du genre *Pomatoschistus* sont les poissons les plus abondants des eaux côtières, des estuaires et des baies de l'ouest européen (des îles Britanniques au Portugal). Ils sont considérés comme des espèces fourrages de première importance tant pour les prédateurs piscicoles, que les oiseaux et mammifères côtiers [1] and [2]. De nombreux travaux récents ont ignoré l'existence de *Pomatoschistus lozanoi* (de Buen, 1923) [3]. En effet, la plupart de ces études ne prennent en compte que son espèce sympatrique, *P. minutus* (Pallas, 1770), du fait de la distinction difficile entre ces deux espèces [1] and [3]. Or, il semble qu'elles aient une écologie distincte [4], [5], [6] and [7]. Toutefois, bien qu'il existe de nombreux travaux concernant le régime alimentaire de *P. minutus* [3], peu ont porté sur l'estimation d'une compétition trophique entre ces deux espèces sympatriques [1], [6] and [8] et aucun dans les marais salés.

Les marais salés sont connus pour avoir un rôle essentiel dans le maintien des espèces littorales et marines [9]. Comparés aux autres habitats marins, saumâtres et dulçaquicole, on ne distingue que très peu d'études quantitatives sur l'alimentation des populations piscicoles exploitant les marais salés macrotidaux. En baie du Mont-Saint-Michel, *P. minutus* et *P. lozanoi* sont des espèces piscicoles autochtones parmi les plus abondantes [10]. Ils dominent aussi numériquement le peuplement exploitant les criches des marais salés macrotidaux [11].

L'objectif de cette note est double. Le premier est de décrire le régime alimentaire de *P. minutus* et *P. lozanoi* dans les marais salés de la baie du Mont-Saint-Michel. Le second est d'estimer les possibilités de compétition trophique entre ces deux espèces sympatriques. Pour

cela, nous avons analysé quantitativement et qualitativement leur alimentation, ainsi que le chevauchement des niches trophiques et géographiques, mensuellement, au cours d'une année.

## 2. Matériel et méthodes

### 2.1. Site d'étude

La baie du Mont-Saint-Michel ([figure 1](#)) est une grande zone littorale située au fond du golfe Normano-Breton (France). Elle couvre une superficie totale d'environ 500 km<sup>2</sup>, comprenant 180 km<sup>2</sup> de vasières et 40 km<sup>2</sup> de marais salés tidaux. Cette baie est caractérisée par une amplitude de marées pouvant atteindre 16 m. Les marais salés sont drainés par de très nombreux chenaux où la mer ne pénètre que lors des marées d'amplitudes supérieures à 11,25 m, soit dans environ 40 % des marées tout au long de l'année [\[11\]](#) and [\[12\]](#). Le chenal étudié, d'une largeur d'environ 10 m, couvre un bassin versant de 5,7 ha. Au niveau de la zone de capture, le marais est dominé par l'halophyte *Atriplex portulacoides* [\[13\]](#). Cette zone est située à environ 2,5 km du 0 marin.

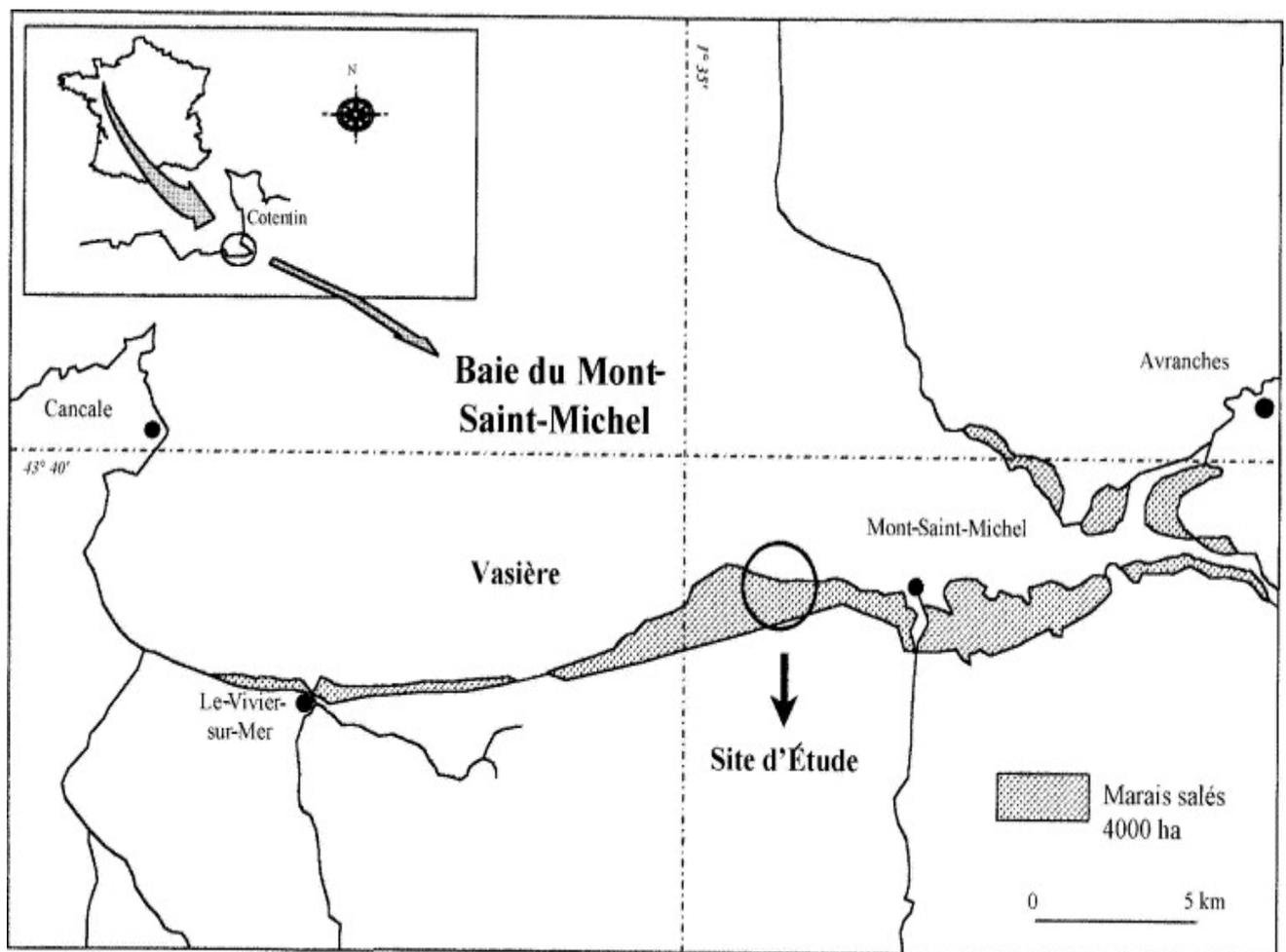


Figure 1. Localisation du site d'étude.

## 2.2. Capture des poissons

Les gobies ont été capturés dans le chenal durant 69 marées, entre janvier et décembre 1997. Les échantillonnages ont été effectués tous les mois durant les flots (lors de 15 marées) et les jusant (lors de 54 marées) du soir afin de pouvoir comparer les contenus stomacaux avant et après résidence dans le marais salé. Les poissons ont été échantillonnés par un filet verveux (4 mm de maille, 5 m de profondeur, 1,80 m de hauteur et 20 m de long) placé au travers du chenal selon la méthode développée par Laffaille et al. [11]. Lors de chaque marée, nous avons capturé les gobies pendant trois périodes de 10 min lors du flot et autant lors du jusant. Tous les gobies ainsi capturés ont été congelés (-18 °C) avant les analyses au laboratoire. Les différentes espèces ont été identifiées à partir des travaux de Webb [4], Miller [14] et Hamerlynck [3]. Les individus ont été mesurés au millimètre près (taille totale, TL) et pesés à 0,01 g près (poids frais individuel, BW).

## 2.3. Régimes alimentaires

Le contenu entier du tube digestif a été retiré des gobies d'une taille minimale de 20 mm. Le nombre d'estomacs vides a ainsi été compté (indice de vacuité, %V). Puis, chaque contenu digestif a été pesé à 0,01 g près (poids frais du contenu digestif, FW), ainsi que les gonades et les testicules (poids frais des organes génitaux, GW). La ration instantanée (%Ir) a été calculée par la formule suivante [15] :

$$\%Ir = [FW / (BW - GW)] \times 100.$$

Les différences mensuelles des rations alimentaires instantanées entre le jusant et le flot permettent d'estimer la quantité minimale de nutriments ingérés dans les marais salés lors de chaque marée.

Les items alimentaires ont été identifiés et pesés à 0,001 g près (poids frais des items, IW). Pour chaque mois, nous avons calculé la fréquence d'occurrence des proies (%FO), la structure numérique (%N) et la structure pondérale (%B) du régime alimentaire de chaque prédateur piscicole. Afin de synthétiser le régime alimentaire des gobies, nous avons calculé l'indice d'aliment principal (the Main Food Index, MFI) proposé par Zander [16] et rapporté à 100, pour chaque item alimentaire et pour chaque espèce prédatrice :

$$MFI_i = [( \%B_i \times (\%N_i + \%FO_i) / 2 )^{1/2}] / [\sum_i (MFI_i)] \times 100,$$

Avec  $i$  = item alimentaire  $i$ .

Les proies sont classées selon les valeurs de cet indice comme suit [16] :  $MFI > 75$  : proie préférentielle,  $50 < MFI < 75$  : proie principale,  $25 < MFI < 50$  : proie secondaire,  $MFI < 25$  : proie accessoire.

## 2.4. Chevauchement des niches

Le chevauchement des niches écologiques bidimensionnelles est calculé en utilisant le principe de Hansson [17]. Le chevauchement de niche (NO) entre deux espèces correspond au produit du chevauchement alimentaire (d) et du chevauchement géographique (g) pour chaque mois (m) :

$$NOm = (dm + gm) / 2$$

Cet indice varie entre 0 (lorsque les deux espèces n'ont pas d'item alimentaire commun ou qu'elles ne sont pas ensembles dans le même milieu) et 1 (lorsque l'alimentation et la distribution sont identiques pour les deux espèces étudiées).

L'indice de chevauchement alimentaire de Schoener [18] entre les espèces a été calculé pour chaque mois :

$$dm = 1 - 0,5 * (\sum_i |P_{xi} - P_{yi}|)$$

où  $P_{xi}$  et  $P_{yi}$  sont les proportions de la proie  $i$  (basée sur  $MFI_i / 100$ ) dans le régime alimentaire respectivement des espèces  $x$  et  $y$ .

Pour le calcul du chevauchement géographique nous n'avons pris en compte que l'échelle temporelle. En effet, lors de cette étude l'espace n'a pas varié car tous les poissons ont été capturés sur le même site. Pour cela, nous avons modifié l'indice de chevauchement alimentaire de Schoener [18] :

$$gm = 1 - 0,5 * (\sum_k (|\%CPUE_{xk} - \%CPUE_{yk}|))$$

où  $\%CPUE_{xk}$  et  $\%CPUE_{yk}$  sont les proportions des CPUE en effectif (nombre d'individus par minute) lors des échantillons  $k$  (trois échantillons pendant le jusant) respectivement pour les espèces  $x$  et  $y$ .

### 3. Résultats

Pendant la période d'étude, près de 14 000 gobies du genre *Pomatoschistus* ont été capturés dans le chenal des marais salés de la baie du Mont-Saint-Michel. Trois espèces peuvent être identifiées : le gobie commun (*P. microps* Kroyer, 1838), le gobie de Lozanoi (*P. lozanoi*) et le gobie buhotte (*P. minutus*). Toutefois, *P. microps* représentant moins de 1 % des gobies capturés, il est trop peu abondant pour être pris en compte dans cette étude.

#### 3.1. Régime alimentaire général

##### 3.1.1. Pomatoschistus minutus

Sur les 1 482 contenus digestifs examinés de *P. minutus*, 596 appartiennent à des poissons capturés pendant le flot et 886 pendant le jusant des marées du soir (tableau I). L'indice de ration instantané (%Ir) augmente significativement ( $t$ -test,  $T = -15,662$ ,  $P < 0,001$ ) entre le flot et le jusant, passant de 6,9 % à 10,9 %. Ainsi, les *P. minutus* ont ingéré en moyenne 4,0 %, au minimum, de leur poids frais en aliments dans les chenaux des marais salés de la baie du Mont-Saint-Michel lors de chaque marée. L'indice de vacuité (%V) suit la même évolution. En effet, en moyenne pendant le flot, 63,1 % des individus avaient l'estomac vide alors qu'ils ne sont plus que 13,2 % pendant le jusant.

Tableau I. Comparaison de la ration instantanée moyenne (%Ir) et de l'indice de vacuité moyen (%V) observés lors du flot et du jusant chez *Pomatoschistus minutus*.

	%Ir ± écart type	%V	nombre de gobies analysés
Flot	6,89 ± 5,27	63,09	596
Jusant	10,94 ± 4,22	13,21	886
Différence	4,05		
t-test	P < 0,001		

Pendant le flot, le régime alimentaire des *P. minutus* capturés est composé de douze taxons ([tableau II](#)). Aucune proie ne peut être considérée comme préférentielle ou principale. Seules les amphipodes *Orchestia gammarellus* (MFI = 26,4) et les mysidacés (MFI = 25,3) sont des proies secondaires. Toutes les autres ne sont qu'accessoires (MFI < 17). Numériquement, ce sont les copépodes harpacticoides qui dominent (%N = 42,4) alors que pondéralement ce sont les *O. gammarellus* (%B = 30,4). Les mysidacés ont la fréquence d'occurrence la plus élevée car on les trouve dans plus de 40 % des estomacs non vides.

Tableau II. Items alimentaires identifiés dans les contenus stomacaux des *Pomatoschistus minutus* capturés pendant les jusants et les flots.

Taxon	Flot (n = 217)				Jusant (n = 769)				
	%N	%B	%FO	MFI	%N	%B	%FO	MFI	
Poissons									
	<i>Liza sp.</i>	0,2	0,7	0,5	0,5	–	–	–	–
	<i>Pleuronectes platessa</i>	0,3	0,8	0,5	0,6	0,0	0,1	0,1	0,1
	<i>Pomatoschistus sp.</i>	4,4	18,3	13,4	13,4	0,4	1,3	1,6	1,0
Arachnides									
		–	–	–	–	0,1	0,1	0,3	0,1
Crustacés									
Décapodes									
	<i>Palaemonetes varians</i>	0,6	5,2	1,8	2,7	0,1	0,6	0,4	0,4
Amphipodes									
	<i>Orchestia gammarellus</i>	16,2	30,4	25,4	26,4	71,9	75,7	71,8	72,9
	<i>Corophium volutator</i>	3,0	1,1	4,2	2,1	0,8	0,2	2,1	0,6
Isopodes									
	<i>Sphaeroma rugicauda</i>	–	–	–	–	0,1	0,4	0,4	0,3
	<i>Eurydice pulchra</i>	4,2	2,2	8,3	3,9	2,8	1,1	7,2	2,3
Mysidacés									
		25,9	17,5	40,1	25,3	11,4	5,9	20,9	9,7
Copépodes harpacticoides									
		42,4	7,7	12,4	15,3	9,3	1,3	3,6	2,9
Indéterminés									
		0,8	2,0	2,3	1,9	0,7	0,3	2,7	0,7
Mollusques									
	<i>Cardium sp.</i>	0,2	1,2	0,5	0,7	–	–	–	–

## Annélides

	<i>Hediste diversicolor</i>	1,9	12,8	5,5	7,2	2,5	13,1	10,7	9,2
Débrits végétaux		-	-	-	-	0,0	0,1	0,1	0,1

%N : structure numérique, %B : structure pondérale, %FO : fréquence d'occurrence, MFI : indice d'aliment principal. *n* : nombre de contenus stomacaux non vides analysés.

Pendant le jusant, treize taxons ont été trouvés dans les estomacs des gobies buhottes. Contrairement au flot, un seul taxon, l'amphipode *O. gammarellus* domine le peuplement des proies alimentaires. Il domine alors aussi bien numériquement (%N = 71,9) que pondéralement (%B = 75,7) et présente la plus grande fréquence d'occurrence (%FO = 71,8). Selon l'indice d'aliment principal, les *O. gammarellus* représentent les proies principales (MFI = 72,9). Toutes les autres proies ne sont qu'accessoires (MFI < 25).

### 3.1.2. Pomatoschistus lozanoi

Sur les 1 140 contenus digestifs de *P. lozanoi* examinés, 329 appartiennent à des poissons capturés pendant le flot et 811 pendant le jusant des marées du soir (tableau III). Comme pour *P. minutus*, %Ir augmente significativement (*t*-test,  $T = -9,761$ ,  $P < 0,001$ ) entre le flot (%Ir = 5,6) et le jusant (%Ir = 8,0) montrant que les *P. lozanoi* se sont alimentés dans le chenal des marais salés. Toutefois, la quantité d'aliment ingéré est près de deux fois plus faible, en moyenne et au minimum 2.4 % du poids frais par marée et par poisson. L'indice de vacuité des *P. lozanoi* confirme cette observation : il diminue bien entre le flot (%V = 57,44) et le jusant (%V = 27,62) mais, la proportion d'individus ayant un estomac vide à la sortie du chenal est pratiquement le double de celle des gobies buhottes.

Tableau III. Comparaison de la ration instantanée moyenne (%Ir) et de l'indice de vacuité moyen (%V) observés lors du flot et du jusant chez *Pomatoschistus lozanoi*.

	%Ir ± écart type	%V	nombre de gobies analysées
Flot	5,58 ± 3,11	57,44	329
Jusant	8,02 ± 5,19	27,62	811
Différence	2,44		
t-test	$P < 0,001$		

Au niveau qualitatif, pendant le flot, le régime alimentaire des *P. lozanoi* est composé de quatorze taxons (tableau IV). Toutefois, bien que pratiquement identiques (seuls trois taxons diffèrent), tous les items alimentaires n'ont pas la même importance dans le régime alimentaire de *P. lozanoi* et de *P. minutus*. En effet, pour la première espèce, et d'après le MFI, ce sont les mysidacés qui dominent le peuplement des proies (MFI = 47,2), aussi bien numériquement (%N = 53,3), pondéralement (%B = 38,4), et qu'en fréquence d'occurrence (%FO = 61,4). Ce taxon est le seul qui peut être considéré comme secondaire. Toutes les autres proies ne sont qu'accessoires (MFI < 25).

Tableau IV. Items alimentaires identifiés dans les contenus stomacaux des *Pomatoschistus lozanoi* capturés pendant les jusants et les flots.

Taxon	Flot (n = 140)				Jusant (n = 592)				
	%N	%B	%FO	MFI	%N	%B	%FO	MFI	
Poissons									
	<i>Ammodytes tobianus</i>	0,2	0,5	0,7	0,5	0,0	0,1	0,2	0,1
	<i>Liza sp.</i>	0,2	0,6	0,7	0,5	–	–	–	–
	<i>Pleuronectes platessa</i>	1,3	3,7	1,4	2,3	0,2	0,5	0,7	0,4
	<i>Pomatoschistus sp.</i>	2,6	11,7	8,6	8,1	3,2	13,6	7,9	8,6
Insectes		0,4	0,2	0,7	0,4	0,0	0,0	0,2	0,1
Arachnides		0,2	0,6	0,7	0,5	–	–	–	–
Crustacés									
	Décapodes								
	<i>Palaemonetes varians</i>	2,0	17,5	6,4	8,6	0,8	6,4	2,7	3,3
	<i>Carcinus maenas</i>	–	–	–	–	0,0	0,2	0,2	0,2
	Amphipodes								
	<i>Orchestia gammarella</i>	1,3	2,0	2,9	2,1	13,8	20,8	23,5	19,3
	<i>Corophium volutator</i>	15,1	6,1	7,1	8,3	2,0	0,8	2,7	1,3
	Isopodes								
	<i>Sphaeroma rugicauda</i>	–	–	–	–	0,2	1,0	0,5	0,6
	<i>Eurydice pulchra</i>	17,3	9,6	30,7	15,3	13,6	7,1	21,3	11,0
	Mysidacés	53,3	38,4	61,4	47,2	52,2	35,7	57,6	43,5
	Copépodes harpacticoides	4,8	0,9	2,1	1,8	11,3	2,1	4,4	4,0
	Indéterminés	–	–	–	–	0,9	0,5	3,2	0,9
Mollusques									
	<i>Cardium sp.</i>	0,4	3,4	1,4	1,8	0,0	0,4	0,2	0,2
Annélides									
	<i>Hediste diversicolor</i>	0,7	4,7	2,1	2,6	1,5	10,5	5,8	6,1
Débrits									
Végétaux		–	–	–	–	0,2	0,5	0,8	0,5

Pendant le jusant, quinze taxons ont été trouvés dans les estomacs des gobies de Lozanoï. Mais, comme pour le flot, ce sont les mysidacés qui sont les proies les plus importantes (%N = 52,2, %B = 35,7, %FO = 57,6 et MFI = 43,5).

## 3.2. Variations mensuelles de l'alimentation

Le nombre d'individus des deux espèces de gobies, capturé pendant le flot et de taille minimale de 20 mm, a été trop faible en été car cette saison représente leur période de recrutement [11]. Ainsi, les variations mensuelles de l'alimentation n'ont pu être observées que lors du jusant des différentes marées étudiées. De même, en janvier, aucun indice ne peut être estimé car seuls huit *Pomatoschistus minutus* et un *P. microps* ont été capturés.

### 3.2.1. *Pomatoschistus minutus*

Les indices de ration instantanée (%Ir) calculés sur les gobies buhottes échantillonnés lors des jusants des onze autres mois d'études varient entre 9,5 % en février et 13,1 % en décembre (figure 2). Toutefois, bien que les valeurs mensuelles de cet indice soient statistiquement hétérogènes (Anova,  $F = 4,957$ ,  $P < 0,001$ ), les variations restent faibles. En effet, les variations ne sont significatives (test de comparaisons multiples de Tukey,  $P < 0,01$ ) qu'au printemps et en hiver, avec une augmentation entre février et mars puis entre novembre et décembre. Les écarts types montrent au contraire de fortes différences entre les individus. L'indice de vacuité est maximal en février (%V = 36,8) et en été (%V entre 29,4 et 31,3 en juin et août). Il est minimal en septembre (%V = 3,3 %) et au printemps (%V entre 5,7 et 12,1 entre mars et mai).

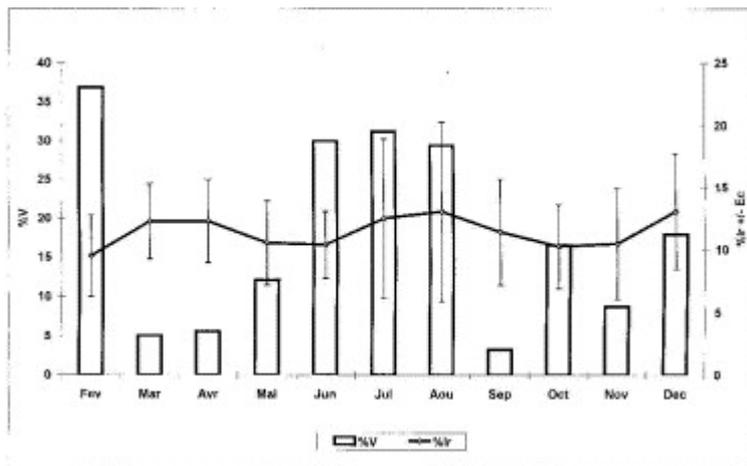


Figure 2. Variations mensuelles des rations instantanées moyennes (%Ir) et des indices de vacuité (%V) lors du jusant pour *Pomatoschistus minutus*. Ec : écart type.

Entre février et décembre 1997, à l'exception du mois d'avril, l'amphipode *Orchestia gammarellus* est la proie la plus importante (MFI entre 34,5 en août et 97,4 en décembre) (figure 3). En avril, le polychète *Hediste diversicolor* est la proie principale (MFI = 61,5). En mai, ce même polychète est un item alimentaire secondaire (MFI = 26,5), alors qu'en septembre ce sont les mysidacés (MFI = 27,4). Tous les autres taxa sont des proies accessoires (MFI < 25), quel que soit le mois considéré. Ainsi, il semble qu'il y ait peu de variations saisonnières dans le régime alimentaire des gobies buhottes.

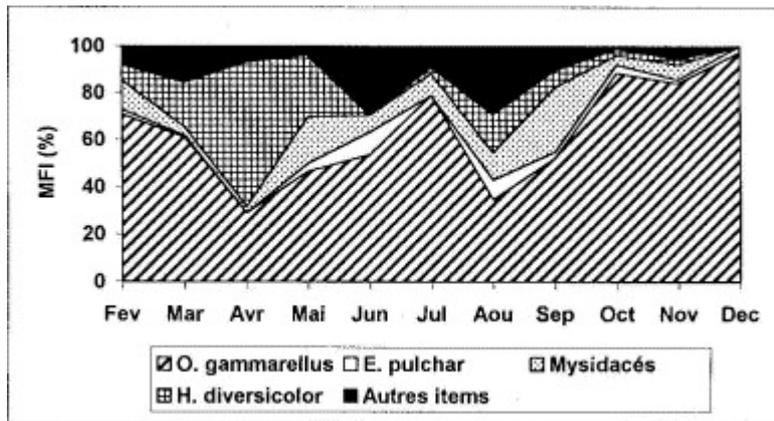


Figure 3. Variations mensuelles des MFI moyens (indice d'aliment principal) d'*Orchestia gammarellus*, d'*Hediste diversicolor*, d'*Eurydice pulchar*, des mysidacés et des autres items alimentaires identifiés dans les contenus stomacaux des *Pomatoschistus minutus* capturés lors des jusants.

### 3.2.2. *Pomatoschistus lozanoi*

Comme pour *P. minutus*, les indices de réplétion calculés sur les gobies de Lozanoi capturés lors des jusants des onze mois varient peu (figure 4). En effet, bien que les moyennes mensuelles soient hétérogènes (Anova,  $F = 14,178$ ,  $P < 0,001$ ), seules les %Ir des mois de novembre et de décembre diffèrent significativement de toutes les autres (test de comparaisons multiples de Tukey,  $P < 0,05$ ). Nous pouvons donc observer un minimum hivernal (%Ir = 4,8 en décembre) et un maximum printanier (%Ir = 10,0 en juin). L'indice de vacuité suit très bien cette évolution : il est minimum au printemps et en été, sauf en août, (%V = 0 en avril et 5,9 en septembre), et est maximum en hiver (%V = 47,6 en décembre).

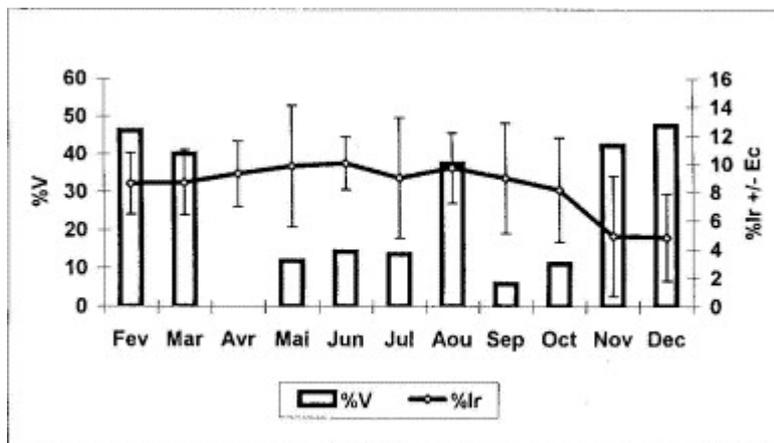


Figure 4. Variations mensuelles des rations instantanées moyennes (%Ir) et des indices de vacuité (%V) lors du jusant pour *Pomatoschistus lozanoi*.

Les variations mensuelles de l'importance des items alimentaires chez *P. lozanoi* sont plus marquées que chez les gobies buhottes (figure 5). En effet, les mysidacés ne sont des proies principales qu'en mai et juin (MFI = respectivement 58,1 et 56,4). Ce taxa domine aussi le peuplement des proies en été (juillet, août, septembre) et en novembre, mais ne peut être considéré que comme secondaire (MFI entre 30,3 et 49,9). En février et mars, ce sont les *Orchestia gammarellus* qui sont les proies les plus importantes (MFI entre 34,4 et 61,0). En

avril, la dominance est partagée entre les amphipodes *Eurydice pulchar* et les polychètes *Hediste diversicolor* (respectivement MFI = 36.5 et 30.3). Enfin, en octobre et décembre, les *P. lozanoi* ont essentiellement consommé des *O. gammarellus* (MFI entre 74,3 et 59,0). Le régime alimentaire des gobies de Lozanoï montre donc une plus grande variation saisonnière avec des dominances de proies différentes en été (mysidacés) et en hiver (*O. gammarellus*).

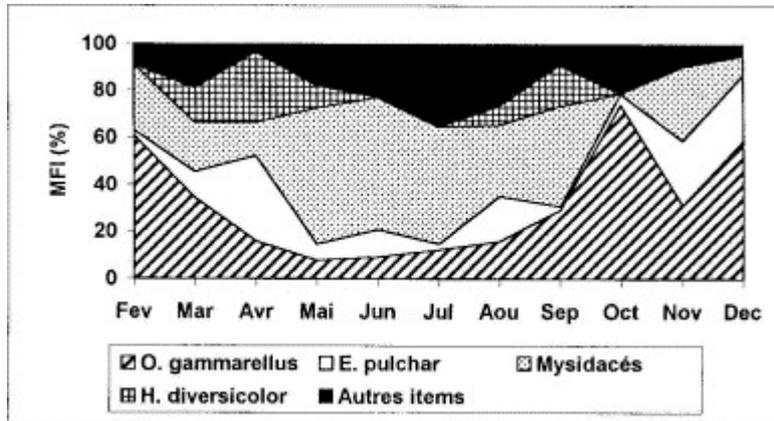


Figure 5. Variations mensuelles des MFI moyens (indice d'aliment principal) d'*Orchestia gammarellus*, d'*Hediste diversicolor*, d'*Eurydice pulchar*, des mysidacés et des autres items alimentaires identifiés dans les contenus stomacaux des *Pomatoschistus lozanoi* capturés lors des jusants.

### 3.3. Indice de chevauchement alimentaire

Lorsque l'on compare le régime alimentaire de *P. minutus* et *P. lozanoi* lors des onze mois d'étude lors des jusants, nous pouvons observer un chevauchement alimentaire moyen de 0,55. Cette valeur indique qu'il existe un chevauchement alimentaire moyen entre ces deux espèces dans les marais salés macrotidaux de la baie du Mont-Saint-Michel (figure 6). En effet, ce chevauchement n'est faible qu'au printemps (dm entre 0,26 et 0,39 en mars, mai et juin). Pendant tous les autres mois, il est soit relativement élevé : en février, août, septembre, octobre et décembre (dm > 0,59), soit moyen : en avril, juillet et novembre (0,5 < dm < 0,59). Le recouvrement alimentaire est élevé pendant les mois où *P. lozanoi* s'alimente le plus en *Orchestia gammarellus*; à l'exception d'août où l'alimentation des deux espèces est très variée (Figure 3 and Figure 5).

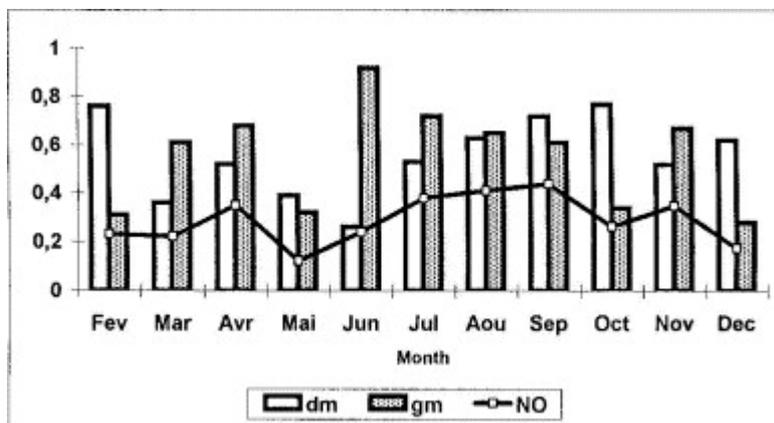


Figure 6. Variations mensuelles des indices de chevauchement trophique (dm), de chevauchement géographique (gm) et des niches (NO) entre *Pomatoschistus minutus* et *P. lozanoi*.

### 3.4. Indice de chevauchement temporel

Le chevauchement temporel moyen entre *P. minutus* et *P. lozanoi* est de 0,56 (figure 6). Il est faible en février, mai, octobre et décembre (gm entre 0,28 et 0,34). Lors de tous les autres mois étudiés, cet indice indique un chevauchement temporel relativement fort ( $0,61 < gm < 0,92$ ), surtout en juin. Généralement, ces deux espèces ont des temps d'exploitation différents dans les chenaux des marais salés. La grande majorité des gobies buhottes pénètre dans le chenal avant les gobies de Lozanoi, dans la première moitié du flot et repart en mer après *P. lozanoi*, à la fin du jusant.

### 3.5. Indice de chevauchement des niches

À l'inverse de ses deux composantes (dm et gm), le chevauchement des niches n'est jamais fort ( $NO < 0,5$ ) entre *P. minutus* et *P. lozanoi* (figure 6). Sa valeur moyenne lors des onze mois d'étude est de 0,30. Elle est maximale en été (de 0,38 en juillet à 0,44 en septembre) et plus faible au printemps (0,12 en mai et 0,24 en juin), en octobre (0,26) et en hiver (de 0,17 en décembre à 0,22 en mars). Ainsi, si lors de certains mois il semble que *P. minutus* et *P. lozanoi* ont un chevauchement alimentaire important, c'est-à-dire des régimes alimentaires très proches, la compétition trophique entre ces deux espèces est évitée par le fait qu'elles n'exploitent pas la production secondaire des marais salés en même temps lors des marées.

## 4. Discussion – conclusion

### 4.1. Les populations de gobiidés

En baie du Mont-Saint-Michel, les gobiidés font partie des 90 espèces de poissons présentes [10], dont près d'un tiers colonise les marais salés macrotidaux lors des marées de grande amplitude [11]. Trois espèces appartenant au genre *Pomatoschistus* peuvent y être observées : *P. microps*, *P. minutus* et *P. lozanoi*. Toutefois, la première espèce est rare. Les deux autres se rencontrent dans les chenaux pratiquement toute l'année, bien que leur densité soit faible cet hiver. Fonds [5] suggère qu'en comparaison avec l'espèce sympatrique *P. minutus*, *P. lozanoi* est plus néritique et évite les zones présentant de fortes variations de température et de salinité. Or, cette espèce a été capturée dans l'estuaire de la Severn en Angleterre [8], dans l'estuaire de la Schelde en Belgique [19] et en baie du Mont-Saint-Michel [10] and [11] où ces variations sont importantes. Ainsi, comme le fait remarquer Hamerlynck [3], il semble que *P. lozanoi* soit adapté aux habitats estuariens.

### 4.2. Activité trophique

Lorsqu'ils sont présents, *P. minutus* et *P. lozanoi* s'alimentent dans les chenaux des marais salés de la baie du Mont-Saint-Michel. Les individus de *P. minutus* ingèrent au minimum 4 % de leur poids frais par marée et ceux de *P. lozanoi* près de 2,4 %, bien qu'il existe de fortes variations interspécifique de l'indice de réplétion [2]. L'intensité alimentaire semble plus importante chez *P. minutus*. Cela s'observe aussi au niveau des indices de vacuité. En effet, lors du flot, un plus grand nombre d'individus de *P. minutus* pénètre dans le chenal avec

l'estomac vide que chez *P. lozanoi*. Par contre, deux fois moins d'individus de *P. minutus* retournent en mer avec un estomac vide.

Des différences existent aussi au niveau qualitatif. Il est connu que *P. minutus* est un microcarnivore prélevant surtout ses proies au niveau benthique et épibenthique [1], [3], [6], [20], [21] and [22]. Dans les marais salés de la baie du Mont-Saint-Michel, la base de l'alimentation de cette espèce est un crustacé amphipode : *Orchestia gammarellus*, l'un des plus abondant dans ces marais salés [23] and [24]. *P. minutus* présente une alimentation de type opportuniste adaptée aux ressources trophiques les plus disponibles. Parmi la végétation halophyle se trouvent aussi insectes et arachnides en forte densité [23], présents comme proies accessoires dans l'alimentation de *P. minutus*. Les *Corophium volutator*, les isopodes *Sphaeroma rugicauda* et *Eurydice pulchra*, les Lamellibranches *Cardium* spp. et les polychètes *Hediste diversicolor* sont aussi particulièrement abondants dans la criche. Ces invertébrés se nourrissent essentiellement de détritits des plantes supérieures des marais et de diatomés benthiques [24]. Ainsi, *P. minutus* exploite la production secondaire et indirectement la forte production primaire des marais salés. Il faut noter que la présence d'*O. gammarellus* dans les contenus digestifs des individus capturés lors du flot indique que *P. minutus* commence à s'alimenter dès son arrivée dans les marais salés. Les jeunes bars (*Dicentrarchus labrax*) du groupe 0 ont un comportement identique dans ces mêmes marais [11].

*P. lozanoi* est plus connu pour s'alimenter principalement sur l'hyperbenthos et en particulier capturer les mysidacés [5], [6] and [7]. C'est le cas dans les marais de la baie du Mont-Saint-Michel où ce taxon est la proie la plus importante. Cependant, au contraire des observations de Hamerlynck [6], les changements de régime alimentaire de *P. lozanoi* sont plus prononcés que ceux de *P. minutus*. Les mysidacés sont les proies les plus importantes uniquement au printemps et en été. En automne et en hiver, c'est surtout l'amphipode *O. gammarellus* qui domine dans le régime alimentaire de *P. lozanoi*. Or, c'est à ces deux saisons (surtout en hiver) que les densités de gobie sont les moins importantes [11]. Il est probable que ces deux espèces recherchent plus particulièrement *O. gammarellus* dans les marais salés pour son apport en énergie et sa facilité de capture (cet amphipode est un crustacé surtout terrestre qui nage très mal). Un prédateur utilise généralement deux stratégies pour obtenir un gain optimal, a) maximiser l'énergie ingérée par le prélèvement d'organismes les plus grands possibles et b) minimiser les pertes d'énergie en diminuant le temps de capture des proies [25], [26] and [27]. Si cette hypothèse s'avère exacte, il semble alors que se soit *P. lozanoi* qui évite toute compétition trophique avec *P. minutus*. Cette hypothèse peut être supportée par le fait que le prélèvement de *P. lozanoi* est quantitativement plus faible que celui de *P. minutus*. Dans l'estuaire de la Severn, en Angleterre, aucune différence dans l'alimentation de *P. minutus* et de *P. lozanoi* n'a été trouvée [8]. Enfin, Hamerlynck et al. [7] pensent que le régime alimentaire de *P. lozanoi* résulte plus d'un comportement d'évitement de toute compétition avec *P. minutus* que de contraintes anatomiques.

### 4.3. Chevauchement des niches ?

Le chevauchement des niches alimentaires entre *P. minutus* et *P. lozanoi* est maximum en été et minimum en hiver, comme cela a été également montré par Hamerlynck et Cattrijsse [1]. Toutefois, ces auteurs concluent que ces deux espèces sympatriques ont des niches trophiques complètement différentes. Lors de notre étude, nous trouvons un indice de chevauchement moyen, proche de ce qu'observe Mehner [28] entre *P. minutus* et *P. microps* en mer baltique. Au contraire, pour ces deux même espèces, Pihl [29] estime qu'il existe un fort recouvrement

des niches trophiques. D'une façon générale, le spectre alimentaire de chacune des deux espèces apparaît diversifié, plus ou moins spécialisé et saisonnièrement variable. À une certaine identité des proies principales (*Orchestia gammarellus* pour *P. minutus* et mysidacés en plus pour *P. lozanoi*) se surajoute une complémentarité des proies secondaires qui limite donc la compétition interspécifique trophique. De plus, les changements de l'indice de chevauchement alimentaire peuvent être dû à la disponibilité des proies [30], qui contrôle en fait la compétition trophique entre ces deux espèces de gobies.

La ségrégation spatiale peut être observée au niveau horizontal et vertical. Au niveau vertical, *P. minutus* semble plus benthique et *P. lozanoi* [6]. L'indice de chevauchement temporel estimé lors de cette étude indique que la ségrégation horizontale entre ces deux espèces varie mensuellement. Généralement, *P. minutus* pénètre dans le chenal au début du flot et regagne la mer vers la fin du jusant. *P. lozanoi* reste moins longtemps dans les marais, la majorité des individus arrivant au milieu du flot et repartant au milieu du jusant. Hamerlynck et al. [6] pensent plutôt que la ségrégation horizontale est directement induite par l'abondance et la préférence des proies.

Le chevauchement des niches entre *P. minutus* et *P. lozanoi* apparaît faible et toujours inférieur à 0,5 quel que soit le mois considéré. Lorsque le chevauchement trophique est important, le chevauchement temporel faible permet d'éviter la compétition entre ces deux espèces, et inversement. Ce résultat a aussi été trouvé dans les étangs du Roussillon entre *P. minutus* et *P. microps* [21]. Ces deux espèces ont le même régime alimentaire, mais la compétition est modulée par une occupation différente et alternée des habitats due à leurs déplacements saisonniers. De même, Magnhagen et Wiederholm [31] pensent que la cause de la ségrégation des deux prédateurs *P. minutus* et *P. microps* dans des microhabitats différents découle d'un choix de proies différent, limitant ainsi toute compétition interspécifique. Le décalage temporel de la période de reproduction entre *P. minutus* et *P. lozanoi* [1], [5] and [6] réduit aussi la compétition interspécifique

L'absence d'une véritable compétition trophique entre *P. minutus* et *P. lozanoi* dans les marais salés de la baie du Mont-Saint-Michel a été montrée dans cette étude. Mais, comme le suggère Pilh [29], si les différentes espèces de gobies évitent d'être en compétition entre elles, elles peuvent l'être avec d'autres poissons tels que les jeunes bars (*Dicentrarchus labrax*) du groupe 0 qui exploitent les mêmes proies principales (*Orchestia gammarellus* et mysidacés) dans le même milieu [11]. Une analyse croisée entre le régime alimentaire et la répartition spatio-temporelle est donc nécessaire pour préciser comment un peuplement diversifié de poissons utilise les ressources trophiques des marais salés intertidaux.

## Acknowledgements

Cette étude a été réalisée grâce au soutien financier de la CE (ELOISE RTD European programme n° 316 991 MVDB 341). Nous remercions vivement A. Radureau, O. Timsit et A. Baisez qui par leurs conseils et commentaires ont permis d'améliorer ce manuscrit. L'aide de nombreux collègues a été indispensable pour la réalisation de ce travail, qu'ils en soient aussi remerciés.

## Abridged version

*Pomatoschistus minutus* and *P. lozanoi*, two small gobies (maximum adult size: 8 cm), are among the most abundant species of western European coasts. These species represent important prey for predators of the coastal food webs. However, few studies have focused on the feeding competition between these sympatric species. This study took place in the salt marshes of the macrotidal Mont-Saint-Michel bay. Gobies were sampled throughout a whole year (69 tides) using fyke nets settled across tidal creeks. Samples were conducted during 15 floods and 54 ebbs. The samples were analysed at the laboratory to identify goby species and to determine diet items and abundance (number and weight). Various indexes (%Ir, MFI, etc.) were calculated to characterise the diets and make comparisons between species (niche overlap), between ebb and flood, and to identify monthly trends.

During the study a total of 14 000 gobies was captured, and three species were identified: *Pomatoschistus minutus*, *P. lozanoi* and *P. microps*. But the latter species only concerned 1 % of the fish.

In *P. minutus*, the vacuity index (%V) and the repletion index (%Ir) increased significantly between flood (%Ir = 6.9 %) and ebb (%Ir = 10.9 %). At flood, the diet was dominated by *Orchestia gammarellus* and mysids (MFI = 26.4 and 25.3, respectively). At ebb, the diet was dominated by *O. gammarellus* (MFI = 72.9). Monthly variations were low and only concerned peaks of %Ir in spring and in early winter. In *P. lozanoi*, %V and %Ir also increased significantly, but the fish ingested two times less food than *P. minutus* (%Ir = 2.4 %). During flood and ebb the diet was dominated by mysids (MFI = 47.2 and 43.5, respectively). Monthly variations were low, despite maximum values of %Ir being observed during spring. There is a reduced diet overlap, the Schoener overlap index ranging between 0.29 during the main feeding period (March) and 0.59 in August. However, when the diet overlap peaks, the temporal overlap is lowest, since *P. minutus* enters earlier and leaves the marsh later than *P. lozanoi*. Therefore, the niche overlap is low whatever the period of the year.

If this study shows reduced competition for food between these two goby species, comparisons with the diets of other species, i.e. sea bass, *Dicentrarchus labrax*, should now be undertaken.

## References

1.
  - [\[1\]](#)
  - O Hamerlynck, A Cattrijsse
  - 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 (1994), pp. 753–771
  - [\[SD-008\]](#)
2.
  - [\[2\]](#)
  - O Hamerlynck, A Cattrijsse, R.V Arellano
  - Daily ration of juvenile *Pomatoschistus lozanoi* de Buen (Pisces : Gobiidae)
  - ICES J. Mar. Sci., 50 (1993), pp. 471–480
  - [\[SD-008\]](#)
- 3.

- [\[3\]](#)
- O Hamerlynck
- The identification of *Pomatoschistus minutus* (Pallas) and *Pomatoschistus lozanoi* (de Buen) (Pisces, Gobiidae)
- J. Fish Biol., 37 (1990), pp. 723–728
- [\[SD-008\]](#)
- 4.
- [\[4\]](#)
- C.J Webb
- Systematics of the *Pomatoschistus minutus* complex (Teleostei : Gobiidae)
- Phil. Trans. R. Soc. London Series B, 291 (1980), pp. 201–241
- [\[SD-008\]](#)
- 5.
- [\[5\]](#)
- M Fonds
- Sand gobies in the Dutch Wadden Sea (*Pomatoschistus*, Gobiidae, Pisces)
- Neth. J. Sea Res., 6 (1973), pp. 417–478
- [\[SD-008\]](#)
- 6.
- [\[6\]](#)
- O Hamerlynck, C Heip, F Redant
- Life history, food consumption and food resource partitioning in two sympatric gobies *Pomatoschistus minutus* and *P.lozanoi* in the Belgian coastal waters, ICES C.M. 1986/L
- (1986)
- [\[SD-008\]](#)
- 7.
- [\[7\]](#)
- O Hamerlynck, P Van der Vyver, C.R Janssen
- The trophic position of *Pomatoschistus lozanoi* (Pisces: Gobiidae) in the Southern Bight
- M Barnes, R.N Gibson (Eds.), Trophic Relationships in the Marine Environment, Proceedings of the 24th European Marine Biology Symposium, Aberdeen University Press, Aberdeen (1990), pp. 83–190
- [\[SD-008\]](#)
- 8.
- [\[8\]](#)
- P.N Claridge, M.W Hardisty, I.C Potter, C.V Williams
- Abundance, life history and ligulosis in the gobies (Teleostei) of the Inner Severn Estuary
- J. Mar. Biol. Assoc. UK, 65 (1985), pp. 951–968
- [\[SD-008\]](#)
- 9.
- [\[9\]](#)
- D.F Boesch, R.E Turner
- Dependence of fishery species on salt marshes: the role of food and refuge
- Estuaries, 7 (1984), pp. 460–468
- [\[SD-008\]](#)
- 10.
- [\[10\]](#)

- E Feunteun, P Laffaille
- Les peuplements piscicoles de la baie du Mont-Saint-Michel
- Penn. Ar. B, 164 (1997), pp. 50–56
- [\[SD-008\]](#)
- 11.
- [\[11\]](#)
- P Laffaille, S Brosse, E Feunteun, A Baisez, J.C Lefevre
- Role of fish communities in particulate organic matter fluxes between salt marshes and coastal marine waters in the Mont-Saint-Michel bay
- Hydrobiologia, 373/374 (1998), pp. 121–133
- [\[SD-008\]](#)
- 12.
- [\[12\]](#)
- Lefevre J.C., Bouchard V., Feunteun E., Grare S., Laffaille P., Radureau A., European salt marshes diversity and functioning: the case study of the Mont-Saint-Michel bay, France, Wetl. Ecol. Managm. (sous presse)
- [\[SD-008\]](#)
- 13.
- [\[13\]](#)
- V Bouchard, J.C Lefevre
- Hétérogénéité de la productivité d'*Atriplex portulacoides* (L.) Aellen dans un marais salé macrotidal
- C.R. Acad. Sci. Paris, Sci. Vie, 319 (1996), pp. 1027–1034
- [\[SD-008\]](#)
- 14.
- [\[14\]](#)
- P.J Miller
- Gobiidae
- ,in: P.J.P Whitehead, M.-L Bauchot, J.-C Hureau, J Nielsen, E Tortonese (Eds.), Fishes of the North-Eastern Atlantic and the Mediterranean, IIIUnesco, Paris (1986), pp. 1019–1085
- [\[SD-008\]](#)
- 15.
- [\[15\]](#)
- M.G Pawson, G.D Pickett
- The annual pattern of condition and maturity in bass, *Dicentrarchus labrax*, in waters around England and Wales
- J. Mar. Biol. Assoc. UK, 76 (1996), pp. 107–125
- [\[SD-008\]](#)
- 16.
- [\[16\]](#)
- C.D Zander
- Feeding ecology of littoral gobiid and blennioids fish of the Banyuls area (Mediterranean sea). 1. Main food and trophic dimension of niche and ecotope
- Vie et Milieu, 32 (1982), pp. 1–10
- [\[SD-008\]](#)
- 17.
- [\[17\]](#)
- S Hansson

- Competition as a factor regulating the geographical distribution of fish species in a Baltic archipelago: a neutral model analysis
- J. Biogeo., 11 (1984), pp. 367–381
- [\[SD-008\]](#)
- 18.
- [\[18\]](#)
- T.W Schoener
- Non-synchronous spatial overlap of lizards in patchy habitats
- Ecology, 51 (1970), pp. 408–418
- [\[SD-008\]](#)
- 19.
- [\[19\]](#)
- J Maes, A Taillieu, P.A Van Damme, F Ollevier
- The composition of the fish and crustacean community of the Zeeschelde estuary (Belgium)
- Belg. J. Zool., 127 (1997), pp. 47–55
- [\[SD-008\]](#)
- 20.
- [\[20\]](#)
- J Marchand
- Les vasières de la basse Loire : leur rôle de nourricerie pour l'ichtyofaune. Compétition trophique interspécifique
- in : Actes du congrès Frapec : « Aménagement et écologie de la Loire », Tours (1980), pp. 187–213
- [\[SD-008\]](#)
- 21.
- [\[21\]](#)
- P Hervé
- Ichtyofaunes comparées de deux étangs littoraux du Roussillon : Salses-Leucate et Canet-Saint Nazaire, Écologie générale et biologie de diverses espèces de poissons
- thèse de l'université de Perpignan (1978)
- [\[SD-008\]](#)
- 22.
- [\[22\]](#)
- C.D Zander, T Hagemann
- Predation impact and ecological efficiency of *Pomatoschistus* spp. (Gobiidae, Pisces) from a clay/sand ecotone of the Western Baltic sea
- Zool. Anz., 218 (1987), pp. 33–48
- [\[SD-008\]](#)
- 23.
- [\[23\]](#)
- P Fouillet
- Évolution des peuplements D'arthropodes des schorres de la baie du Mont-Saint-Michel : influence du pâturage ovin et conséquences de son abandon
- thèse de l'université de Rennes-1 (1986)
- [\[SD-008\]](#)
- 24.
- [\[24\]](#)
- V Créach, M.T Schricke, G Bertru, A Mariotti

- Stable isotope and gut analyse to determine feeding relationships in saltmarsh macroconsumers
- Estuar. Coast. Shelf Sci., 44 (1997), pp. 599–611
- [\[SD-008\]](#)
- 25.
  - [\[25\]](#)
  - M Kislalioglu, R.N Gibson
  - Prey 'handling time' and its importance in food selection by the 15-spined stickleback, *Spinachia spinachia* (L.)
  - J. Exp. Mar. Biol. Ecol., 25 (1976), pp. 115–158
  - [\[SD-008\]](#)
- 26.
  - [\[26\]](#)
  - M Kislalioglu, R.N Gibson
  - Some factors governing prey selection by the 15-spined stickleback, *Spinachia spinachia* (L.)
  - J. Exp. Mar. Biol. Ecol., 25 (1976), pp. 159–169
  - [\[SD-008\]](#)
- 27.
  - [\[27\]](#)
  - C.D Zander, J Berg
  - Feeding ecology of littoral gobiid and blennioids fishes of the Banyuls area (Mediterranean sea). II. Prey selection and size preference
  - Vie et Milieu, 34 (1984), pp. 149–157
  - [\[SD-008\]](#)
- 28.
  - [\[28\]](#)
  - T Mehner
  - Diet spectra of *Pomatoschistus microps* (Kroyer) and *Pomatoschistus minutus* (Pallas) (Teleostei, Gobiidae) during first weeks after hatching
  - Zool. Anz., 229 (1992), pp. 13–20
  - [\[SD-008\]](#)
- 29.
  - [\[29\]](#)
  - L Pihl
  - Food selection and consumption of mobile epibenthic fauna in shallow coastal marine areas
  - Mar. Ecol. Prog. Ser., 22 (1985), pp. 169–179
  - [\[SD-008\]](#)
- 30.
  - [\[30\]](#)
  - T.W Schoener
  - The controversy over interspecific competition
  - Am. Sci., 70 (1982), pp. 586–595
  - [\[SD-008\]](#)
- 31.
  - [\[31\]](#)
  - C Magnhagen, A.-M Wiederholm
  - Food selectivity versus prey availability: a study using the marine fish *Pomatoschistus microps*

- Oecologia, 55 (1982), pp. 311–315
- [\[SD-008\]](#)