

SEMIS EXPÉRIMENTAUX DANS DEUX SITES DE MANGROVE DÉPÉRISSANTE : INTÉRÊT POUR LES AIRES PROTÉGÉES DE GUADELOUPE

Jean-Marie FLOWER¹

SUMMARY

In Guadeloupe, mangrove stands may locally suffer long-lasting massive mortality. This study was designed to gather experimental data regarding dispersal, survival and growth of mangrove seedlings within such sites. Two contrasting situations were compared; one located landward, facing high salinity, and the other one in a seaward position, under marine influence. By late October 2000, 50 fruits of each specie were sowed in 10 x 1.5 m plots set nearby mature trees at the edge of the sites towards their center. Dispersal was driven by winds (landward) and by tides (seaward), thus limiting seedling spread throughout the sites. Survival was better in the seaward site, especially for the dominant species *Rhizophora mangle*; in the landward site, most of *Avicennia germinans*, though dominant, died because of a severe dry period. Growth surveys revealed differences between species and sites. Development of small-sized seedlings (i.e. *Laguncularia racemosa*) was earlier and faster but long term survival seemed eased by the amount of reserves available in larger seedlings (i.e. *Rhizophora*). Within protected areas including these sites, the slow forest recovery rate has to be challenged to ensure the stability of this ecosystem prone to increasing both natural and man-induced threats.

RÉSUMÉ

Les formations de palétuviers de Guadeloupe connaissent localement des périodes plus ou moins durables de dépérissement massif. Cette étude avait pour but de préciser les modalités de dissémination, de survie et de croissance des plantules de palétuviers dans de tels sites, en comparant deux situations contrastées : l'une sursalée (amont), et l'autre sous influence maritime permanente (aval). 50 plantules de chaque espèce ont été semées fin octobre 2000 dans des parcelles (10 x 1,5 m) proches des semenciers potentiels et orientées vers le centre des sites. La dissémination, gouvernée par les vents (amont) et les courants de marée (aval), a limité la dispersion autour des semenciers. La survie des plantules a été meilleure en aval, surtout pour l'espèce dominante *Rhizophora mangle* ; en amont, la majorité des *Avicennia germinans*, pourtant dominants, ont péri victimes d'une intense sécheresse. Les suivis de croissance ont révélé des différences entre espèces et entre sites. Le développement des petites plantules (cf. *Laguncularia racemosa*) fut plus précoce et rapide mais la survie à plus long terme sembla favorisée par l'abondance des réserves des grosses diaspores (cf. *Rhizophora*). La lenteur de la reforestation dans les aires protégées est un défi à relever pour garantir la pérennité de cet écosystème sensible aux changements climatiques et soumis à une pression anthropique multiforme et croissante.

¹ Laboratoire de Biologie et Physiologie Végétales, BP 592, Faculté des Sciences, Université des Antilles et de la Guyane, F-97110 Pointe-à-Pitre. E-mail : jean-marie.flower@univ-ag.fr

INTRODUCTION

La mangrove est un écosystème plus ou moins forestier se développant sur les alluvions et les bancs de vase des côtes et des cours d'eau tropicaux ou subtropicaux (Spalding *et al.*, 1997). Les palétuviers, en dépit de leurs caractères adaptatifs à des conditions écologiques contraignantes, connaissent parfois des périodes plus ou moins durables de dépérissement massif (Jimenez & Lugo, 1985). Dans le bassin caraïbe, ces phénomènes ne sont pas rares et se rencontrent dans des situations différentes depuis les Grandes Antilles (*e. g.* Cintron *et al.*, 1978 ; Sherman *et al.*, 2000) jusqu'en Amérique Centrale (McKee & Faulkner, 2000), en passant par les Petites Antilles (Imbert *et al.*, 1988 ; Imbert *et al.*, 2000 ; Flower & Imbert, à paraître) et la Guyane (*e. g.* Fromard *et al.*, 1998 ; Cadamuro 1999).

La mangrove en Guadeloupe occupe un peu plus de 3000 ha dont 3 % montrent des signes de dépérissement durable (supérieur à 10 ans) d'origine apparemment naturelle. Les facteurs environnementaux impliqués le plus souvent seraient les cyclones et / ou les périodes de forte sécheresse (Flower & Imbert, à paraître). La diminution de la couverture végétale modifie sensiblement le contexte mésologique (fréquences / durées d'inondation, insolation, vent, etc.) et pourrait contribuer à ralentir la dynamique de reconstitution.

La lenteur de la régénération forestière a localement deux conséquences importantes : (1) la diminution des ressources (nourriture, habitat, etc.) pour les espèces inféodées et associées, et (2) l'altération du rôle régulateur de la mangrove vis-à-vis des échanges de matière et d'énergie entre les milieux marin et terrestre. Les enjeux écologique et économique du maintien et de la restauration de cet écosystème sont donc importants, et ce quel que soit le niveau de protection juridique du littoral. En effet, même les aires les mieux protégées ne sont pas épargnées.

Cette étude a pour but de préciser les modalités de dissémination spontanée et d'établissement des diaspores de palétuviers dans les sites de dépérissement, de quantifier la survie des plantules et de suivre leur croissance pendant un cycle saisonnier.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Les sites d'étude sont localisés sur la façade ouest du lagon du Grand Cul-de-sac Marin (Fig. 1), recevant en moyenne de 1500 mm de précipitations au nord à 1800 mm au sud, et avec une température moyenne annuelle voisine de 26°C. La variation saisonnière du niveau marin, liée à celle de la pression atmosphérique (Imbert, 1985), est perceptible en raison du faible marnage (35 cm en moyenne). Les différences de régime hydrologique entre l'aval et l'amont étant marquées, ces deux situations ont été comparées pour prendre en compte l'influence de ce facteur dans la dynamique de recolonisation végétale des zones de dépérissement.

Le site de Babin (aval) s'étire d'est en ouest sur une bande de 300 x 50 m, dans le prolongement d'une baie abritée (ouverte à l'ouest), exutoire d'une ancienne ravine (Fig. 2). La végétation dominante à la périphérie sud du site est un perchis (environ 5 m de haut) plus ou moins ouvert de Palétuviers rouges *Rhizophora mangle* sur vase tourbeuse peu consolidée alors qu'au nord et à l'est, un taillis (4 à 5 m de haut) sur argile tourbeuse, peu dense et dominé par le Palétuvier noir *Avicennia germinans*, borde les milieux exondés. Les variations saisonnières sont atténuées

sur le site du fait de l'influence maritime omniprésente et le sol reste très asphyxiant du fait de l'hydromorphie permanente.

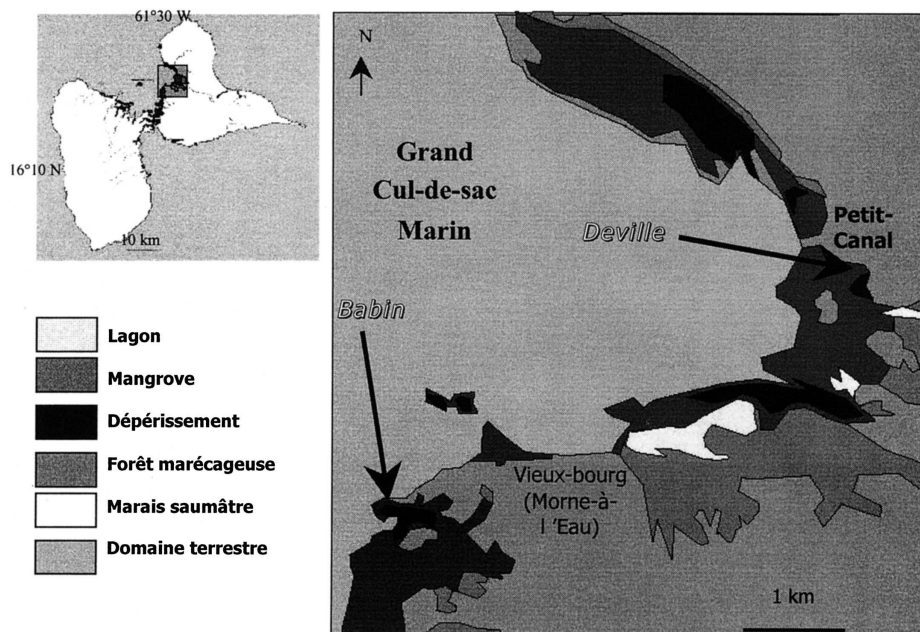


Figure 1. — Localisation des sites d'étude.

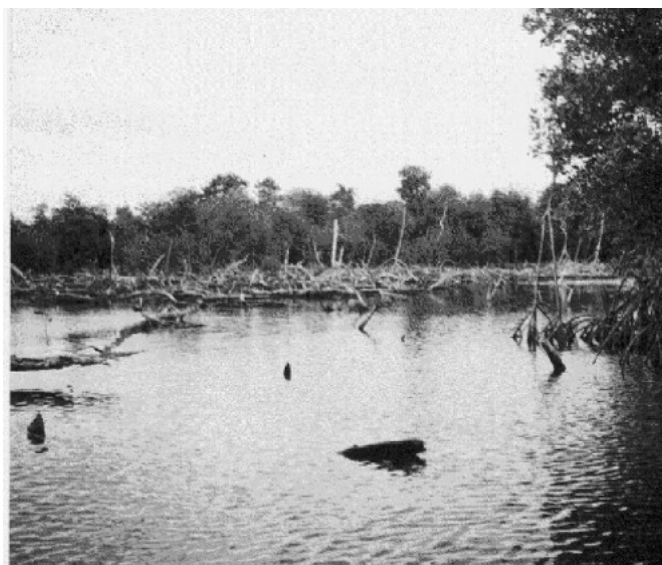


Figure 2. — Vue vers le sud de la partie ouest (exutoire de ravine) du site de Babin.

Le site de Deville (amont) s'étend sur 100 m environ du nord au sud pour une largeur maximale de 70 m au centre ; il se trouve à l'est de la lisière de la mangrove, légèrement surélevé par rapport à elle (Fig. 3). Il est donc moins inondable par les marées et la disponibilité en eau douce y est limitée à un ruissellement diffus en saison humide. La végétation dominante à l'ouest du site est un taillis (4 à 5 m) plus ou moins clairsemé d'*Avicennia* sur argile ocre compacte ; à l'est du site se trouve un boisement dominé par le Campêche *Haematoxylon campechianum* et le Palétuvier blanc *Laguncularia racemosa*. Les périodes d'exondation longues et fréquentes déterminent une meilleure aération du sol mais aussi une hypersalinité quasi permanente.



Figure 3. — Vue vers le sud-ouest depuis le nord du site de Deville.

Sur chaque site, un enclos (10 x 1,5 x 0,5 m) délimité par un filet à mailles fines maintenu par une armature légère a été placé non loin des palétuviers potentiellement producteurs de diaspores. Ces dispositifs ont été orientés de la périphérie des sites vers leur centre pour simuler la dissémination naturelle susceptible de les recoloniser.

Cinquante diaspores de chaque espèce fructifiant autour des sites ont été réparties fin octobre 2000 dans les enclos-parcelles. A Babin, 150 diaspores ont donc été semées puisque les 3 espèces étaient présentes. A Deville seules 100 diaspores ont été réparties, *Rhizophora* faisant défaut. Ces populations ont été suivies de façon bimensuelle durant les 2 premiers mois puis mensuelle pendant 1 an. La répartition finale des plantules a été notée à la fin de la période d'inondation. Le nombre de survivants a été relevé, ainsi que le nombre et la taille (longueur et largeur) des feuilles. Pour le calcul de leur surface les feuilles ont été assimilées à des ellipses. La surface foliaire moyenne de chaque espèce a été calculée sur un échantillon aléatoire de 10 plantules ou bien sur l'ensemble de la population si celle-ci était inférieure à 10 individus.

Les différences entre espèces et entre sites ont été testées statistiquement à l'aide d'une analyse de variance à un critère de classification.

RÉSULTATS

Sur le site de Babin, la majorité des plantules de *Rhizophora* (17/21) se sont retrouvées dans le tiers amont de la parcelle (proche des semenciers) ; les *Avicennia* et *Laguncularia* se sont répartis de façon plus homogène mais plutôt en aval et donc à l'opposé de leurs semenciers.

Sur le site de Deville, la quasi-totalité des *Avicennia* (37/40), et dans une moindre mesure des *Laguncularia* se sont établis dans le quart aval de la parcelle (limitrophe de la lisière).

Sur le site de Babin, après une diminution assez régulière pendant les 5-6 premiers mois, le taux de survie de *Rhizophora* s'est stabilisé à 34 % (Fig. 4a). Après 1 an, il n'était en revanche que de 6 % et 2 % pour *Avicennia* et *Laguncularia* respectivement, ce qui n'est pas une différence significative ($F = 0,99$; $P > 0,32$). Le taux de survie de *Rhizophora* s'en distingue sans équivoque ($F = 17,10$; $P < 10^{-5}$).

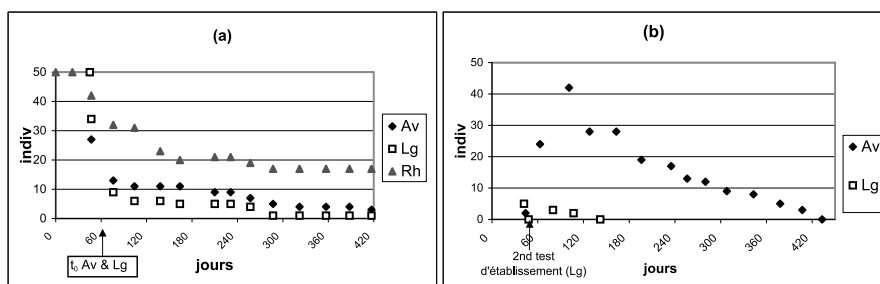


Figure 4. — Evolution du nombre de plantules semées à Babin (a, trois espèces) et à Deville (b, deux espèces) pendant la période d'étude. En abscisse, une division vaut 60 jours.
Av : *Avicennia germinans* ; Lg : *Laguncularia racemosa* ; Rh : *Rhizophora mangle*.

Sur le site de Deville, malgré un taux d'établissement de 84 % en 3 mois (Fig. 4b) pour *Avicennia*, la diminution du taux de survie a d'abord été similaire à celle de *Rhizophora* (à Babin) pendant les 6 premiers mois ($F = 0,16$; $P > 0,69$). Après 7 mois, le taux de survie a diminué de 5 % par mois mais la mortalité fut finalement totale vers la fin 2001. Les rares *Laguncularia* établis n'ont jamais survécu plus de 3 mois.

La croissance de *R. mangle* (site de Babin) a été relativement tardive par rapport aux deux autres espèces jusqu'en avril 2001 tant pour le nombre de feuilles ($F = 0,28$; $P > 0,76$) que pour la surface foliaire ($F = 0,79$; $P > 0,48$). Elle a été plus active ensuite ($F = 29,43$; $P < 10^{-5}$ pour le nombre de feuilles et $F = 99,01$; $P < 10^{-9}$ pour la surface foliaire). En effet, le nombre de feuilles (Fig. 5a) et la surface foliaire moyenne par individu (Fig. 5b) quadruplent entre avril et juin 2001 pour atteindre environ 200 cm² par plantule. Cette augmentation de la surface foliaire reflète un changement d'architecture des *Rhizophora* (port en boule ramifié, caractéristique des milieux ouverts).

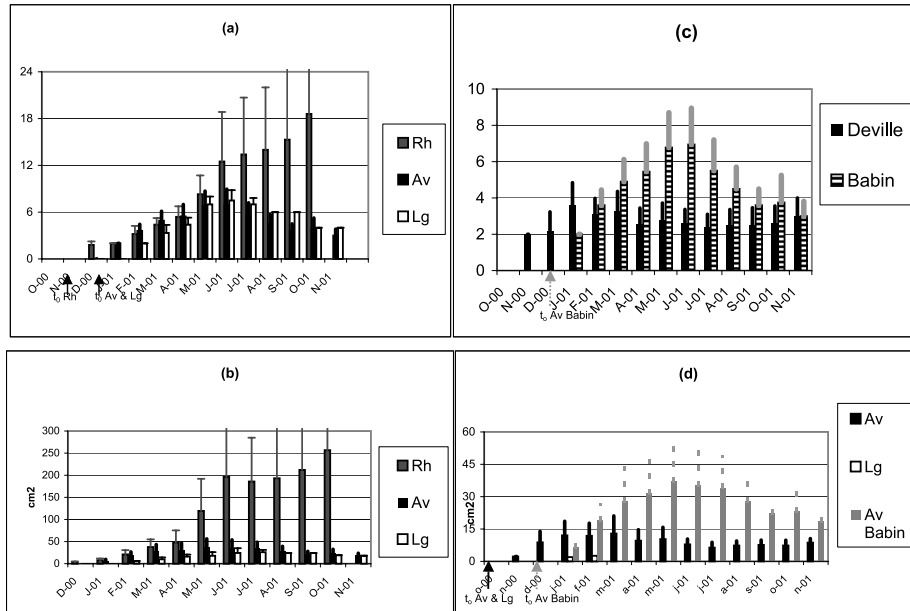


Figure 5. — (a) Evolution du nombre (moyenne et écart-type) de feuilles par plante pour les trois espèces étudiées à Babin. (b) Evolution de la surface foliaire (moyenne et écart-type) par plante pour les trois espèces étudiées à Babin. (c) Comparaison du nombre (moyenne et écart-type) de feuilles par plante sur *Avicennia* entre les sites de Babin et de Deville. (d) Evolution de la surface foliaire (moyenne et écart-type) par plante pour les deux espèces étudiées à Deville. L'histogramme d'*Avicennia* à Babin est donné pour comparaison.

Av : *Avicennia germinans* ; Lg : *Laguncularia racemosa* ; Rh : *Rhizophora mangle*.

La croissance d'*Avicennia* a été aussi prompte à démarrer quel que soit le site (Fig. 5c et 5d) mais fut plus importante à Babin qu'à Deville ($F = 11,56$; $P < 0,005$ pour le nombre de feuilles et $F = 42,35$; $P < 10^{-5}$ pour la surface foliaire). L'accroissement de la surface foliaire à Babin a d'abord été exponentiel jusqu'au début du carême (saison sèche) avant de se ralentir jusqu'à 5-7 mois puis diminuer lentement. A Deville, la croissance fut vite ralentie sinon bloquée avec une surface foliaire inférieure à 15 cm^2 par individu, soit 2 à 3 fois moindre qu'à Babin.

La production foliaire de *Laguncularia* à Babin et Deville (Fig. 5a à 5d) fut plus lente à démarrer que celle d'*Avicennia* (environ 1 mois de retard) mais le décalage s'est réduit ultérieurement à Babin où la surface foliaire a atteint environ 20 cm^2 pour les 2 espèces au bout d'une année après semis.

DISCUSSION

A Babin, la répartition finale des plantules a été déterminée par la marée, ce qui confirme les résultats obtenus dans d'autres mangroves néotropicales (Rabinowitz, 1978 ; McKee, 1995 ; Duke *et al.*, 1998). La marée montante a ramené la

plupart des *Rhizophora* vers l'amont de la parcelle où la profondeur moindre leur a permis de s'implanter. Les *Avicennia* et *Laguncularia* n'ont pu s'échouer qu'à marée basse, en aval de la parcelle parce que piégés par le filet lors du reflux.

A Deville où l'influence de la marée est atténuée du fait de l'éloignement du bord de mer (environ 1 km) et de l'élévation topographique (+ 20 cm environ), la dissémination a probablement été gouvernée par les alizés. En effet, les diaspores flottantes ont été repoussées vers la lisière ouest du site.

Dans les deux cas, la dispersion des espèces dominantes a été peu importante autour des semenciers potentiels, ce qui contribue certainement à expliquer pour partie la lenteur de la recolonisation végétale observée.

La survie des plantules a été meilleure en bord de mer, surtout pour le genre dominant *Rhizophora* qui confirme sa compétitivité dans un environnement où il était déjà présent (McKee, 1995 ; Duke *et al.*, 1998). La grande taille des diaspores, gage d'abondantes réserves nutritives, a également favorisé une meilleure survie (Komiyama *et al.*, 1998). Le succès nettement moindre d'*Avicennia* et *Laguncularia* à Babin tend à montrer que ces 2 espèces sont en dehors de leur optimum écologique (Van Speybroeck, 1992). L'originalité de notre protocole expérimental (semis de diaspores et non pas plantations de propagules ou suivi de régénération installée) ne permet pas une comparaison rigoureuse des taux de survie obtenus dans cette étude avec ceux, toujours supérieurs, de la littérature. Néanmoins, il est couramment admis que la mortalité est maximale autour de la période d'établissement des propagules (Lugo & Snedaker, 1974 cités par Rey, 1994 ; McKee, 1995 ; Elster & Perdomo, 1999), ce qui relativise les faibles taux de survie observés ici pendant cette période critique.

A Deville, la majorité des *Avicennia*, espèce pourtant dominante, ont péri en moins d'un an, victimes notamment du stress hydrique et de l'hypersalinité consécutifs à une sécheresse exceptionnelle de plus de 6 mois. Les quelques rescapés ont ensuite succombé aux attaques de chenilles avec le retour des pluies. La régénération durable des sites surélevés à *Avicennia*, relativement lente (Toledo *et al.*, 2001), apparaît périodiquement compromise par la variabilité des précipitations (Cintron *et al.*, 1978 ; Duke *et al.*, 1998 ; Imbert *et al.*, 2000). Cette même variabilité des précipitations est aussi probablement impliquée dans la survie des cohortes de *Laguncularia*, espèce relativement sensible à la disponibilité en eau douce (Serrano-Diaz *et al.*, 1995 ; Elster & Perdomo, 1999). En effet, d'une année sur l'autre, soit leur mortalité est aussi brutale que totale (cf. 2001), soit quelques-uns réussissent à survivre à un « carême vert » (saison sèche peu marquée). Les chenilles profitent alors de conditions favorables pour se multiplier et éliminer tous les *Avicennia* (obs. pers. en 2002).

Les suivis d'établissement et de croissance ont révélé des différences notables entre espèces d'une part, et entre sites pour une même espèce, d'autre part. Sans surprise, l'établissement des plantules a été d'autant plus précoce et rapide que celles-ci étaient petites. Certains *Laguncularia* ont pu s'enraciner en moins d'une semaine (Rabinowitz, 1978 cité par Duke *et al.*, 1998) avant même l'abscission du péricarpe (obs. pers.) ; le déploiement ultérieur des cotylédons foliacés a rendu très vite les plantules autotrophes bien que fragiles. En revanche, l'abondance des réserves nutritives des *Rhizophora* a permis un rythme de croissance beaucoup plus progressif, apparemment plus profitable à long terme.

La dynamique saisonnière de production foliaire de *Rhizophora* a été similaire à celle observée au Belize par Ellison & Farnsworth (1996) avec un pic en juin, après le maximum annuel d'insolation. La surface foliaire moyenne de *Rhizophora*

après 6 mois était similaire à celle obtenue par Koch & Snedaker (1997) avec des plantules croissant sur sol enrichi en phosphore. En ce qui concerne *Avicennia*, tant à Babin (aval) qu'à Deville (amont), la croissance des feuilles (en nombre et en surface) a culminé environ 5-6 mois après semis, puis a lentement décliné du fait de la sécheresse. Le nombre de feuilles par plante à Babin après 6 mois était similaire à celui obtenu par Toledo *et al.* (2001) au Mexique avec des plantules venant de nurseries et transplantées *in situ*. Il était cependant inférieur à Deville, suggérant là l'existence de facteurs limitants tels que l'aridité, la salinité, les phytophages ou encore la rareté des microorganismes impliqués dans les cycles biogéochimiques. Peu de données étant disponibles concernant la croissance précoce de *Laguncularia*, nous nous bornons à constater que cette espèce semble mieux parvenir à s'implanter à Babin qu'*Avicennia*, plus sujet au déchaussement dès qu'il atteint une certaine taille sur un substrat trop meuble. *Laguncularia* semble ainsi plus opportuniste sur les 2 sites même s'il tolère peu les fortes fluctuations des facteurs écologiques.

La reconstitution forestière actuelle est à étudier avec soin si l'on veut garantir l'intégrité et la pérennité de cet écosystème. Les applications potentielles de cette étude (reboisement préventif des zones détruites par les cyclones, restauration de sites dégradés par l'homme, etc.) sont subordonnées à une meilleure compréhension du contexte mésologique. Restent donc à éclaircir, entre autres choses : (i) le rôle des modifications environnementales liées à la disparition du couvert végétal (vent, insolation, topographie, hydrologie, etc.) et (ii) le rôle de la variabilité climatique inter-annuelle sur le succès global de chaque espèce. La mangrove étant non seulement sensible aux changements édapho-climatiques mais aussi soumise à une pression anthropique multiforme et croissante, il faudra aussi caractériser plus finement l'influence des activités humaines traditionnelles (chasse aux crabes, prélèvements de gaules, etc.) et modernes (politiques d'aménagement du territoire, gestion hydrologique des bassins versants, etc.) sur les secteurs marqués par une régression de la végétation. Ce n'est qu'au prix d'une adéquation globale entre satisfaction des besoins humains et respect des équilibres écologiques que les aires protégées prendront tout leur sens.

REMERCIEMENTS

Cette étude a été réalisée dans le cadre d'une convention de recherche sur le dépérissement forestier en mangrove financée par le Parc National de Guadeloupe et l'Université des Antilles et de la Guyane. Merci à MM. Daniel Imbert et Alain Rousteau pour leurs commentaires constructifs sur le manuscrit.

RÉFÉRENCES

- CADAMURO, L. (1999). — *Structure et dynamique des écosystèmes inondables (forêt marécageuse, mangrove) du bassin du Sinnamary (Guyane Française)*. Thèse de Doctorat en Ecologie Tropicale, Université Paul Sabatier, Toulouse III.
- CINTRON, G., LUGO, A.E., POOL, D.J. & MORRIS, G. (1978). — Mangroves of arid environments in Puerto Rico and adjacent islands. *Biotropica*, 10: 110-121.
- DUKE, N.C., BALL, M.C. & ELLISON, J.C. (1998). — Factors influencing biodiversity and distributional gradients in mangroves. *Glob. Ecol. Biogeog. Lett.*, 7: 27-47.
- ELLISON, A.M. & FARNSWORTH, E.J. (1996). — Spatial and temporal variability in growth of *Rhizophora* mangrove saplings on coral cays: links with variation in insolation, herbivory, and local sedimentation rate. *J. Ecol.*, 84: 717-731.
- ELSTER, C. & PERDOMO, L. (1999). — Rooting and vegetative propagation in *Laguncularia racemosa*. *Aquat. Bot.*, 63: 83-93.

- FLOWER, J.-M. & IMBERT, D. (À paraître). — Recovery failure following massive tree mortality in mangrove of Caribbean islands: general assessment and classification. *Wetlands Ecology and Management*.
- FROMARD, F., PUIG, H., MOUGIN, E., MARTY, G., BETOULLE, J.L. & CADAMURO, L. (1998). — Structure, above-ground biomass and dynamics of mangrove ecosystems: new data from French Guiana. *Oecologia*, 115: 39-53.
- IMBERT, D. (1985). — *Organisation spatio-temporelle des communautés végétales dans la mangrove du Grand Cul-de-sac Marin (Guadeloupe)*. Thèse de Doctorat de l'Université des Sciences et Techniques du Languedoc, Montpellier.
- IMBERT, D., BLAND, F. & RUSSIER, F. (1988). — *Les milieux humides du littoral guadeloupéen*. O.N.F. & Ministère de l'Environnement, Guadeloupe.
- IMBERT, D., ROUSTEAU, A. & SCHERRER, P. (2000). — Ecology of mangrove growth and recovery in the lesser Antilles: State of knowledge and basis for restoration projects. *Restor. Ecol.*, 8: 230-236.
- JIMENEZ, J.A. & LUGO, A.E. (1985). — Tree mortality in mangrove forests. *Biotropica*, 17: 177-185.
- KOCH, M.S. & SNEDAKER, S.C. (1997). — Factors influencing *Rhizophora mangle* L. seedling development in Everglades carbonate soils. *Aquat. Bot.*, 59: 87-98.
- KOMIYAMA, A., TANAPERMPHOL, P., HAVANOND, S., MAKNUAL, C., PATANAPONPAIBOON, P., SUMIDA, A., OHNISHI, T. & KATO, S. (1998). — Mortality and growth of cut pieces of viviparous mangrove (*Rhizophora apiculata* and *R. mucronata*) seedlings in the field condition. *For. Ecol. Manage.*, 112: 227-231.
- MCKEE, K.L. (1995). — Seedling recruitment patterns in a Belizean mangrove forest: effects of establishment ability and physico-chemical factors. *Oecologia*, 101: 448-460.
- MCKEE, K.L. & FAULKNER, P.L. (2000). — Mangrove peat analysis and reconstruction of vegetation history at the Pelican Cays, Belize. *Atoll Res. Bull.*, 468: 47-58.
- RABINOWITZ, D. (1978). — Early growth of mangrove seedlings in Panama, and a hypothesis concerning the relationship of dispersal and zonation. *J. Biogeog.*, 5: 113-133.
- REY, J.R. (1994). — Effects of neighbors on growth and mortality of mangrove seedlings in Florida, U.S.A. *Wetlands*, 14: 308-315.
- SERRANO-DIAZ, L.A., BOTERO, L., CARDONA, P. & MANCERA-PIÑEDA, J.E. (1995). — Estructura del manglar en el delta exterior del Rio Magdalena - Ciénaga Grande de Santa Marta, una zona tensionada por alteraciones del equilibrio hídrico. *An. Inst. Invest. Mar. Punta Betin*, 24: 135-164.
- SHERMAN, R.E., FAHEY, T.J. & BATTLES, J.J. (2000). — Small-scale disturbance and regeneration dynamics in a neotropical mangrove forest. *J. Trop. Ecol.*, 88: 165-178.
- SPALDING, M.D., BLASCO, F. & FIELD, C.D. (1997). — *World Mangrove Atlas*. International Society for Mangrove Ecosystems, Okinawa.
- TOLEDO, G., ROJAS, A. & BASHAN, Y. (2001). — Monitoring of black mangrove restoration with nursery-reared seedlings on an arid coastal lagoon. *Hydrobiologia*, 444: 101-109.
- VAN SPEYBROECK, D. (1992). — Regeneration strategy of mangroves along the Kenya coast: a first approach. *Hydrobiologia*, 247: 243-251.