

Avant-propos

La préservation du patrimoine naturel et économique que représentent les lagunes et estuaires méditerranéens et leurs annexes (zones humides, roselières, sansouires et prés salés), nécessite une connaissance scientifique approfondie de l'état et du fonctionnement passés et actuels de ces milieux, notamment de leurs composantes végétale et animale. C'est sur cette base que des politiques de gestion appropriées pourront être développées.

Qualifiés d'espaces de transition entre la terre et la mer, ces écosystèmes particuliers préoccupent à la fois les chercheurs et les gestionnaires. Les premiers ont accumulé d'importantes connaissances sur leurs caractéristiques abiotiques et leurs fonctionnements. Ils s'interrogent maintenant sur la particularité des populations qui les habitent, sur leurs interactions avec les écosystèmes adjacents et sur leur devenir dans le contexte du changement global. Les seconds cherchent les outils scientifiques et techniques qui leur permettront d'en faire le meilleur usage, compte tenu des pressions anthropiques croissantes.

Dans cet ouvrage, organisé en trois volumes indépendants et complémentaires, nous avons regroupé les connaissances scientifiques acquises depuis presque deux siècles sur les poissons des lagunes et estuaires de Méditerranée. Cette synthèse a été élaborée à partir de documents publiés dans des revues locales et internationales, ou dans des ouvrages de bioécologie générale ou spécialisés en ichthyologie fondamentale et appliquée. Cependant, nous sommes conscients que toute une frange de travaux concernant les poissons laguno-estuariens nous a échappé, à savoir la « littérature grise », constituée de rapports d'expertises, de stages et de thèses universitaires, etc.

Le premier volume, titré *Diversité, bio-écologie et exploitation*, est une approche non exhaustive des caractéristiques des lagunes et estuaires, sur le plan « géo-géographique », hydrologique et bio-écologique général, ainsi que sur le plan

de la biologie, de l'écophysiologie et du comportement des poissons qui les peuplent. Les traits généraux concernant l'exploitation et la gestion des ressources ichtyiques sont également abordés.

Le second volume, *Les poissons sédentaires*, est consacré à ces poissons ainsi dénommés car, étant très euryvalents, ils accomplissent tout leur cycle vital au sein des espaces lagunaires ou estuariens. Ces poissons ne sont pas tous spécifiques à ces milieux, certains ont leurs homologues en mer ou en eau douce.

Le troisième volume, *Les poissons migrants* (3A et 3B), traite des poissons qui sont contraints, après un séjour lagunaire, de retourner dans leur milieu d'origine marin ou potamique pour « boucler » leur cycle vital (migrations génésiques). Les conditions physico-chimiques laguno-estuariennes (température, salinité, turbidité, etc.) étant incompatibles avec les propriétés de l'eau requises pour leur reproduction. Des évènements strictement hydroclimatiques peuvent aussi être à l'origine de mouvements migratoires.

Les données fournies dans les volumes 2 et 3 de cet ouvrage intéressent trois niveaux taxonomiques : la famille, le genre et l'espèce. Celles concernant la famille et le genre sont relativement succinctes et générales, tandis que celles relatives à l'espèce sont exhaustives et très détaillées, quel que soit l'aspect abordé : systématique, génétique, phylogénie, écologie, biologie, comportement, etc.

Ce travail de synthèse a été conçu pour faciliter un accès rapide et complet aux connaissances scientifiques acquises sur les poissons laguno-estuariens et à leurs sources. Ces données sont indispensables à l'élaboration de projets de recherche, d'aménagement, de gestion et de conservation de ces milieux et de leurs peuplements.

Introduction

Dans les lagunes et les estuaires, il est de coutume de qualifier de « poissons sédentaires » les espèces dont le cycle vital s'y déroule intégralement. Ces poissons présentent une certaine originalité, tant sur le plan morpho-anatomique, génétique, bio-écologique que comportemental. Nous présentons dans cette introduction les grandes lignes des caractéristiques de cette guilda, avant d'en donner une description détaillée, espèce par espèce.

L'ichtyofaune sédentaire des lagunes et estuaires, variable selon la localisation géographique de ces milieux, est caractérisée par une faible diversité spécifique (25 au total, espèces lessepsiennes exclues). Cette pauvreté relative résulte des valeurs variables, dans l'espace et dans le temps, de plusieurs facteurs dont la température (-2 °C à +35 °C) et la salinité (0 à 70 ‰), si bien que les eaux lagunaires sont considérées comme des « milieux extrêmes » par comparaison avec les eaux douces et marines adjacentes, relativement plus stables. De ce fait, seules les espèces présentant une certaine euryvalence ont pu s'adapter et s'établir dans ces espaces.

D'après 97 recensements ichtyologiques lagunaires effectués dans 45 lagunes, les espèces les plus fréquentes appartiennent aux Atherinidae (pour 80,4 % des 97 recensements), Syngnathidae (67 %), Blenniidae et Gobiidae (62,8 % chacune).

Globalement, les Gobiidae (au moins 11 espèces) et les Syngnathidae (au moins 10 espèces) sont les familles les mieux représentées. Viennent ensuite : les Cyprinodontidae (2 espèces), les Atherinidae (1 ou 2 espèces), les Blenniidae (1 espèce), les Pocciliidae (1 espèce), les Labridae (1 espèce) et les Gasterosteidae (1 espèce).

Une disparité des milieux

Il existe une certaine disparité entre les grandes lagunes profondes et les lagunes laminaires ; ces dernières ayant une richesse spécifique relativement moins importante. La répartition géographique de ces espèces présente elle aussi des particularités. Ainsi, les lagunes et estuaires ibériques hébergent des espèces endémiques : *Aphanius iberus*, *Valencia hispanica* ; celles du Golfe du Lion des relictés glaciaires : *Pomatoschistus microps* et *P. minutus* et peut-être *P. pictus*. Dans les eaux saumâtres de l'Adriatique, vivent *Knipowitschia panizzae*, *Padogobius sp.* et *Pomatoschistus canestrinii*. Les lagunes de Méditerranée orientale se sont enrichies d'immigrants lessepsiens. Ainsi, dans celle de Bardawil (Égypte), on signale les Gobiidae *Coryogobius (Monishia) ocheticus*, *Papillogobius melanobranchus*, *Silhouettea aegyptia* et l'Atherinidae *Atherinomorus forskalii (A. lacunosus)*, présent également dans la lagune d'El Bibane (Tunisie). Enfin, *Pomatoschistus tortonesei* ne serait présente que dans Marsala (Sicile), Farwah (Libye) et six autres lagunes tunisiennes. Notons que les espèces les plus fréquentes sont *Atherina lagunae (boyeri)* (80,4 %), *Syngnathus abaster* (67 %), *Salaria pavo* et *Gobius niger* (62,8 %).

Dans un même secteur géoclimatique, la diversité des poissons sédentaires des lagunes et estuaires est très liée à l'histoire des voies de communication qui les relient à la mer ; celles-ci pouvant être pérennes ou temporaires (graus, chenaux intermittents) et présenter des gabarits (longueur, section, profondeur) qui induisent par « effet seuil » et « effet canal » une sélection des espèces ayant des « affinités lagunaires » présentes sur le littoral. À ces facteurs, s'ajoutent l'importance des courants parcourant les chenaux, graus lagunaires et estuaires, et les qualités du milieu d'accueil : surface, profondeur, nature et diversité des habitats.

Pour interpréter le paysage ichtyque lagunaire actuel, notamment certaines de ses spécificités populationnelles, les biogéographes, les généticiens, etc., doivent connaître l'âge des lagunes. Or, en un point géographique donné, ce paysage peut notablement différer en fonction de son origine tectonique ou sédimentaire. Les lagunes tectoniques (Berre, Diane, Urbino, etc.) étant généralement plus anciennes que les lagunes sédimentaires (lagunes du Languedoc). D'autres événements sont à prendre en considération, comme la crise messinienne (environ -5,5 Ma) méditerranéenne où, malgré des phases répétées d'assèchement, les systèmes estuariens pérennes ont pu être des refuges pour certains petits poissons marins côtiers. La dernière glaciation du Würm et la transgression marine flandrienne (-17 000 à -10 000 ans) peuvent aussi avoir joué un rôle dans la répartition et la diversification des poissons laguno-estuariens, sans oublier certains événements hydrodynamiques plus locaux. Les lagunes méditerranéennes sont, dans la majorité des cas, relativement récentes. Celles de Venise et de Tunis ont au moins -5 000 ans, mais les autres

sont plus jeunes. Par exemple, les lagunes du Languedoc (France), d'origine potamothalassique, se sont formées essentiellement à partir du XIV^e siècle. Elles ont ensuite subi un morcellement naturel ou anthropique notable. Depuis la fin du XX^e siècle, on peut considérer qu'elles sont « domestiquées » et « figées » dans le paysage littoral.

La composition des populations sédentaires des lagunes et estuaires est très variable dans le temps et l'espace. Elles peuvent être anéanties localement par des crises dystrophiques, anoxiques et toxiques (H₂S, CH₄) ; le repeuplement se faisant à partir des populations marines ou fluviales, parfois à partir des lagunes contiguës. Dans le cas des lagunes sédimentaires, la rupture du lido les isolant de la mer, suite à des tempêtes marines ou à la surcharge en eau douce lors de fortes précipitations, peut bouleverser tout l'écosystème lagunaire local par une brusque entrée d'eau marine, engendrant un véritable lessivage des fonds et des organismes. La durée de cette marinisation est fonction de la rapidité de la reconstruction du lido, et donc de l'apport de sédiment. Cependant, il est souvent difficile de dater l'âge lagunaire de ces peuplements.

Des morphologies et comportements similaires

Les poissons sédentaires présentent des traits morpho-anatomiques communs : tous sont de petite taille (maximum 15 cm Lt, exceptionnellement 20 cm) et présentent un dimorphisme et un dichromatisme sexuels accentués, excepté chez les Atherinidae. Leur longévité est courte (entre quelques mois et 4-5 ans maximum) et leur croissance est rapide puisque 80 % de leur taille maximum est atteinte avant leur première maturité sexuelle. Ces poissons sont aussi remarquables en ce qui concerne leur comportement reproducteur. En effet, les conditions hydroclimatiques contraignantes que nous avons évoquées précédemment (température, salinité, anoxie, turbidité, etc.) sont susceptibles de limiter leur succès reproducteur. La longue période de reproduction de ces espèces (parfois 7 à 8 mois) et la « fragmentation de la ponte » de leurs femelles, au cours de cette période, leur permettent de surmonter les effets négatifs des crises hydroclimatiques passagères. Aucun de ces poissons ne produit d'ovocytes (œufs) planctoniques. Les femelles pondent des ovocytes relativement gros (diamètre égal ou supérieur à 1 mm) qui font l'objet de « soins parentaux » plus ou moins élaborés. De ce point de vue, on peut reconnaître plusieurs guildes :

1) celle des « pondteurs attentionnés » qui limitent les soins apportés aux œufs (1 à 3 mm de diamètre) à les déposer en des lieux riches en végétaux (genres *Aphanius*, *Valencia*) ou à les fixer sur des algues ou phanérogames dressées (genres *Atherina*, *Atherinomorus*), avant de les abandonner. Dans les deux cas, les œufs sont

isolés du fond, souvent sablo-vaseux, voire vaseux à putride, et se développent dans des eaux riches en oxygène photosynthétique propice à leur développement. Les larves sont à l'éclosion subplanctoniques à planctoniques ;

2) celle des pondeurs pratiquant des « soins parentaux » au moins jusqu'à l'éclosion. Dans ce cas, on distingue :

- les espèces pratiquant la « gestation externe » ou espèces nidifiantes (les Gobiidae, le Blenniidae *Salaria pavo*, le Labridae *Symphodus staitii* et le Gasterosteidae *Gasterosteus aculeatus*) ;

- les espèces pratiquant la « gestation corporelle externe » (les Syngnathidae du genre *Nerophis*) ;

- les espèces pratiquant la « gestation interne » ou viviparité (Poeciliidae *Gambusia holbrooki* et Syngnathidae des genres *Syngnathus* et *Hippocampus*).

Une des particularités partagées par la majorité des poissons laguno-sédentaires est la maîtrise de la gestion de leurs gamètes et de leurs œufs. Ainsi, une femelle gobie est capable de répartir ses ovocytes mûrs dans plusieurs nids en fonction de leur apparence : taille, état général, taux de remplissage (un nid sans œufs comme un nid surchargé ne sont pas très attractifs) et aussi en fonction de l'aspect du mâle propriétaire. Par précaution, elle « ne met pas tous ses œufs dans le même panier ». Il en serait de même en ce qui concerne les femelles du genre *Syngnathus*. En effet, des études génétiques ont mis en évidence que la poche incubatrice d'un mâle pouvait contenir des œufs provenant de plusieurs femelles. Dans ce cas, il se pourrait que ce soit le mâle qui limite, pour une raison ou une autre (femelle non désirée, etc.) par rupture du coït, le nombre d'ovocytes qu'une femelle peut lui transmettre. Chez les Poeciliidae, les femelles sont capables d'éliminer les spermatozoïdes d'accouplements non désirés, surtout dans les cas où elles sont l'objet d'un acharnement sexuel. Les mâles qui nidifient sont aussi capables d'augmenter ou de diminuer le volume de leurs éjaculats en fonction de la compétition spermatique engendrée par la présence de mâles mûrs dépourvus de nids, dits *sneakers*. Ces derniers cherchent à féconder les ovocytes déposés par une femelle dans le nid d'un mâle propriétaire (vol de fécondations). De plus, chez les gobies et peut-être chez les blennies, si les femelles collent leurs ovocytes sur les parois des nids (ce qui évite les pertes par dispersion par les courants) et assurent leur protection par les mâles gardiens, ceux-ci maîtrisent le devenir de leurs spermatozoïdes en les fixant sur les parois de leur nid inclus dans un ruban muqueux dit « trainée spermatique ». Les spermatozoïdes se libèrent progressivement de cette gangue au cours de la ponte des femelles. Dans ce cas, les pertes par dispersion par le courant d'eau intra-nid sont minimisées et le contact des spermatozoïdes avec les ovocytes collés sur la même paroi est favorisé. De plus, le mâle peut s'absenter pendant la ponte sans nuire à son succès reproducteur. Ces mâles

peuvent devenir oophages dans le but de gérer la charge en œufs de leur nid et éliminer des pontes en mauvais état sanitaire ou non désirées.

Évolution et adaptation

L'isolement géologique des lagunes par rapport à la mer, leur large répartition géographique et leurs caractéristiques environnementales, parfois fort contraignantes, ont engendré une différenciation lagune-mer et interlagunaire remarquable des espèces qui les peuplent. D'ordre phénotypique, voire génétique, cette différenciation est considérée comme une réponse adaptative aux conditions différentes de ces milieux. L'isolement et le confinement, souvent évoqués comme étant des facteurs déterminants dans l'émergence de ces divergences, restent discutables. En effet, si les néonates des Syngnathidae des genres *Hippocampus* et *Syngnathus* sont des juvéniles, non planctoniques, ayant l'aspect et le comportement des adultes, ceux des Gobiidae, Blenniidae, Labridae, Cyprinodontidae et du Syngnathidae *Nerophis ophidion* sont des larves planctoniques qui peuvent être facilement entraînés en mer par les courants lagunaires sortants, tout comme ceux des populations marines qui peuvent être passivement introduits dans les lagunes par les courants entrants. Un possible brassage « passif » mer-lagunes et par là interlagunes des populations devrait être pris en considération, d'autant plus que l'anthropisation de ces milieux, avec la stabilisation et le recalibrage (élargissement, approfondissement) des chenaux les reliant à la mer, facilite les échanges avec celle-ci. De même, des communications directes entre lagunes ont été créées. C'est, par exemple, le cas dans le Languedoc (France) où les graus de 12 lagunes débouchent dans un canal de 60 km parallèle à la côte reliant la lagune de Thau (Sète) au fleuve Rhône. Construit entre le XVIII^e et le XIX^e siècle, ce canal rétablit, en partie, une situation datant du XVI-XVII^e siècle où une immense lagune nommée « Petite mer de Pline » s'étendait du pic Saint-Loup (Agde) au Rhône (vers Aigues-Mortes) et qui progressivement a été morcelée.

Intérêt et menaces

Certaines espèces sédentaires, comme *Gobius niger*, *Athérina lagunae* et *Pomatoschistus microps* sont reconnues comme pouvant être des bio-indicateurs de la qualité du milieu. La première démersale et la seconde nectonique, ayant une durée de vie lagunaire relativement longue (environ 5 ans), sont de bons intégrateurs des événements environnementaux, comme ceux induits par les polluants. La troisième, étant une relicte glaciaire, est un indicateur potentiellement performant de l'évolution thermique du milieu aquatique littoral.

Les poissons laguno-sédentaires font localement l'objet d'une pêche artisanale dont il est difficile, voire impossible, d'évaluer l'importance. On peut trouver quelques informations dans les statistiques des pêches de la FAO :

- les débarquements d'athérine (*Atherina lagunae*) auraient été, pour la Méditerranée, de 2 967 t en 1983 dont : 2 395 t pour l'Italie, 287 t pour la France (mais en 2006 l'estimation est de 160 t), 181 t pour l'ex-Yougoslavie et 536 t pour la Turquie (Fischer *et al.*, 1987) ;

- pour les gobies, l'estimation serait de 7 333 t, dont 5 204 t pour l'Italie. Le crénilabre lagunaire (*Symphodus staitii*) a fait l'objet d'une pêche relativement importante dans les lagunes profondes jusque dans les années 1970, mais il est actuellement très rarement observé dans les débarquements et ne se trouve pratiquement plus sur les marchés ;

- les Syngnathidae, notamment les hippocampes, font localement l'objet d'une récolte afin de satisfaire la demande des touristes ;

- la blennie (*Salaria pavo*), la gambusie (*Gambusia holbrooki*) et les cyprinodons (*Aphanius sp.*) ne font l'objet d'aucune convoitise. Ces derniers seraient toxiques (Penso, 1953), pourtant il est envisagé qu'*Aphanius fasciatus* puisse servir, avec *Atherina lagunae*, de nourriture dans les élevages de *Sepia officinalis* (Anonyme, 1980).

Cependant, si les espèces sédentaires n'ont pas un intérêt commercial important, elles sont à la base de la richesse halieutique des lagunes en tant que poissons-fourrage pour les espèces migratrices ichtyophages à forte valeur marchande, comme le loup *Dicentrarchus labrax*.

Parmi les espèces laguno-estuariennes, plusieurs sont menacées. D'après les listes rouges des espèces de poissons de Méditerranée (Smith et Darwall, 2006 ; Abdul-Malak *et al.*, 2011), une espèce est en danger critique d'extinction (*Pomatschistus microps*), 3 sont en danger (*Aphanius iberus*, *Pomatoschistus tortonesei*, *Syngnathus taenionotus*) et 5 sont quasi menacées (*Hippocampus hippocampus*, *H. guttulatus*, *Syngnathus tenuirostris*, *S. acus*, *S. typhle*).

Bibliographie

ABDUL-MALAK D., LIVINGSTONE S.R., POLLARD D., POLIDORO B.A., CUTTELOD A., BARICHE M., BILECENOGLU M., CARPENTER K.E., COLLETTE B.B., FRANCOUR P., GOREN M., KARA M.H., MASSUTI E., PAPACONSTANTINOU C., TUNESI L., « Overview of the conservation Status of the marine fishes of the Mediterranean Sea », *XVIII^e Semana del Mar*, Malaga, Espagne, IUCN, VII, mars 2011, disponible à l'adresse : www.iucn.org.

- ANONYME, COPRAQ, Rapport de la quatrième session du programme de recherches sur l'aquaculture, Rapport sur les pêches n° 232, CGPM/FAO, 1980.
- FISHER W., SCHNEIDER M., BAUCHOT M.-L., « Fiches FAO d'identification des espèces pour les besoins de la pêche. Méditerranée et mer Noire », *Zone de pêche 37 Révision 1*, vol. 2, FAO/CEE, 1987.
- PENSO G., *Les produits de la pêche*, Vigot Frères, Paris, 1953.
- SMITH K.G., DARWALL W.R.T., *Statut et répartition géographique des poissons d'eau douce endémiques du bassin méditerranéen*, UICN, Paris, 2006.