

# Organisation spatio-temporelle des peuplements ichthyologiques dans deux lagunes côtières : au Portugal et en Guadeloupe

Peuplements  
Poissons  
Lagunes  
Caraïbes  
Portugal

Communities  
Fish assemblages  
Lagoons  
Caribbean  
Portugal

Catherine ALIAUME <sup>a</sup>, Carlos MONTEIRO <sup>b</sup>, Max LOUIS <sup>c</sup>, Thong LAM HOAI <sup>a</sup>, Gérard LASSERRE <sup>a</sup>

<sup>a</sup> Laboratoire d'Hydrobiologie Marine, Unité de Recherche Associée au CNRS, Université Montpellier II, 34095 Montpellier Cedex 05, France.

<sup>b</sup> Instituto Nacional de Investigaçao Pesquiara, Avenida 5 de Outubro, 8700 Olhao, Portugal.

<sup>c</sup> Laboratoire de Biologie animale, B. P. 592, Université des Antilles et de la Guyane, 97159 Pointe-à-Pitre Cedex, Guadeloupe.

Reçu le 4/01/93, révisé le 10/05/93, accepté le 24/05/93.

## RÉSUMÉ

L'organisation spatio-temporelle des peuplements de poissons dans deux écosystèmes côtiers, la lagune de la Ria Formosa au Portugal et le lagon du Grand Cul-de-Sac Marin en Guadeloupe, montre une très grande similitude. Du point de vue temporel, on observe trois discontinuités qui sont liées aux arrivées et/ou aux départs massifs de la communauté cyclique migrante. Ces migrations sont beaucoup plus marquées à la Ria Formosa qu'au Grand Cul-de-Sac Marin. Du point de vue spatial, l'organisation du peuplement résulte des migrants dont l'abondance est un facteur d'homogénéisation, particulièrement net à la Ria Formosa où la sélection lagunaire s'exerce à l'échelle régionale. En revanche, la communauté des sédentaires permet d'identifier des stations remarquables qui subissent des «agressions» chroniques (tourisme, pollution).

L'analyse explicative réalisée seulement pour le Grand Cul-de-Sac Marin, permet de mettre en évidence deux processus complémentaires :

- un processus de disponibilité des migrants cycliques, qui est à l'origine de l'organisation temporelle du peuplement. Ces migrations sont expliquées par la température et la salinité de l'eau, probablement sous contrôle climatique ;
- un processus d'installation, à l'origine de l'organisation spatiale et qui s'explique par des descripteurs de l'habitat tels la transparence et la longueur des feuilles des herbiers et des descripteurs trophiques comme la production primaire, la densité du zooplancton et la teneur en nitrates.

*Oceanologica Acta*, 1993. 16, 3, 291-301.

## ABSTRACT

Spatial and temporal organization of lagoon fish communities (Ria Formosa in Portugal and Grand Cul-de-Sac Marin in Guadeloupe)

Fish communities from two lagoon ecosystems, Ria Formosa (Portugal) and Grand Cul-de-Sac Marin (Guadeloupe), show interesting similarities of spatial and temporal organization. On the temporal scale, three community changes are

observed in both systems, corresponding to massive arrivals and/or departures of migratory species. However, these migrations are more conspicuous in the Ria Formosa than in the Grand Cul-de-Sac Marin. On a spatial scale, the community structure is also largely determined by migratory species, whose abundance is a factor of homogenization. This is clearly observed in Ria Formosa, where the lagoon selection applies on a regional scale. Conversely, the community of sedentary fish identifies remarkable stations affected by chronic aggressions such as tourism or pollution.

An explicative analysis, comprising a discriminant analysis and multiple regressions was realized on the data collected in the Grand Cul-de-Sac Marin. This analysis made it possible to determine the important environmental descriptors in the two complementary processes involved in recruitment:

- migrant availability, which determines the temporal organization of the fish assemblage. These migrations are explained by water temperature and salinity, two descriptors controlled by climatic conditions;
- the settlement process, which determines the spatial organization of the fish assemblage. This is explained by habitat descriptors such as visibility and turtle-grass blade length, or trophic descriptors, such as primary production, zooplankton density or nitrate concentration.

*Oceanologica Acta*, 1993. 16, 3, 291-301.

## INTRODUCTION

Les peuplements de poissons lagunaires sont constitués de plusieurs composantes identifiables d'une part en fonction de leur durée d'occupation du milieu, permanente ou occasionnelle, et d'autre part en fonction de leur biologie liée à la reproduction et/ou à l'alimentation. De ce fait, on peut rencontrer simultanément :

- des populations de juvéniles nées d'adultes qui se sont reproduits en mer, appelés migrants cycliques par Monteiro (1989) et utilisant la lagune comme refuge et nourricerie en raison des potentialités trophiques qu'ils y trouvent ;
- des populations de migrants occasionnels pouvant inclure les adultes précédents et qui réalisent des séjours de durées variables en lagune pour des raisons trophiques ;
- des populations marines de reproducteurs qui viennent pondre en lagune. Ces populations n'ont pas pu être mises en évidence dans les lagunes méditerranéennes et atlantiques de la Ria Formosa mais elles peuvent en revanche exister dans les lagunes tropicales (Louis et Lasserre, 1982 ; Louis *et al.*, 1985), mais restent toutefois difficilement dissociables des précédentes ;
- des populations de sédentaires qui réalisent tout leur cycle biologique en lagune (reproduction comprise), et sont généralement de petite taille, avec une longévité qui ne dépasse pas deux à quatre ans.

Dans les situations considérées ici, on constate que le peuplement (tab. 1) est surtout dominé par des populations d'origine extérieure soit sous forme d'alevins dont les adultes se reproduisent en mer, soit sous forme de migrants trophiques à caractère occasionnel. Dans le lagon du Grand Cul-de-Sac Marin, délimité par une mangrove et une barrière récifale, les sédentaires sont des poissons de mangrove alors que les migrants occasionnels et cycliques sont d'origine récifale. En fonction des variations spatiales et tempo-

relles d'abondance relative de ces différentes composantes, on constate des transformations dans l'organisation des peuplements, avec des discontinuités spatiales plus ou moins marquées suivant la «sélection» des stations, et des discontinuités temporelles plus ou moins marquées par l'arrivée ou le départ massif de certaines populations migrantes. L'objectif a été tout d'abord, sur le site de la Ria Formosa (Monteiro, 1989 ; Monteiro *et al.*, 1987 et 1990) de mettre en évidence les variations spatio-temporelles dans l'organisation des peuplements lagunaires et de rechercher les populations impliquées, ensuite de vérifier, avec l'exemple du Grand Cul-de-Sac Marin en Guadeloupe (Aliaume, 1990 ; Aliaume *et al.*, 1990 et 1993), l'existence de variations spatio-temporelles homologues en lagune tropicale en même temps que de rechercher les descripteurs de l'environne-

Tableau 1

Richesses spécifiques globales dans quatre écosystèmes lagunaires : Ria Formosa (Monteiro, 1989), Aveiro (Arruda *et al.*, 1988), Thau (Bach, 1985), Grand Cul-de-Sac Marin (Aliaume, 1990). (\*), dont sept migrants dulçaquicoles pour Aveiro et trois pour Thau.

*Global specific richness in four lagoon ecosystems: Ria Formosa (Monteiro, 1989), Aveiro (Arruda et al., 1988), Thau (Bach, 1985), Grand Cul-de-Sac Marin (Aliaume, 1990). (\*), with seven freshwater migrants for Aveiro and three for Thau.*

	Ria Formosa (1)	Aveiro (2)	Thau (3)	Grand Cul-de-Sac Marin (4)
SÉDENTAIRE	8	6	14	12
MIGRANT CYCLIQUE	22	9	33	37
		88 %	88 %	82 % 88 %
OCCASIONNEL	35	34*	30*	51
TOTAL	65	49	77	100

Figure 1

Situation géographique de la Ria Formosa et position des stations d'échantillonnage.

Geographical situation of the Ria Formosa and sampling sites.

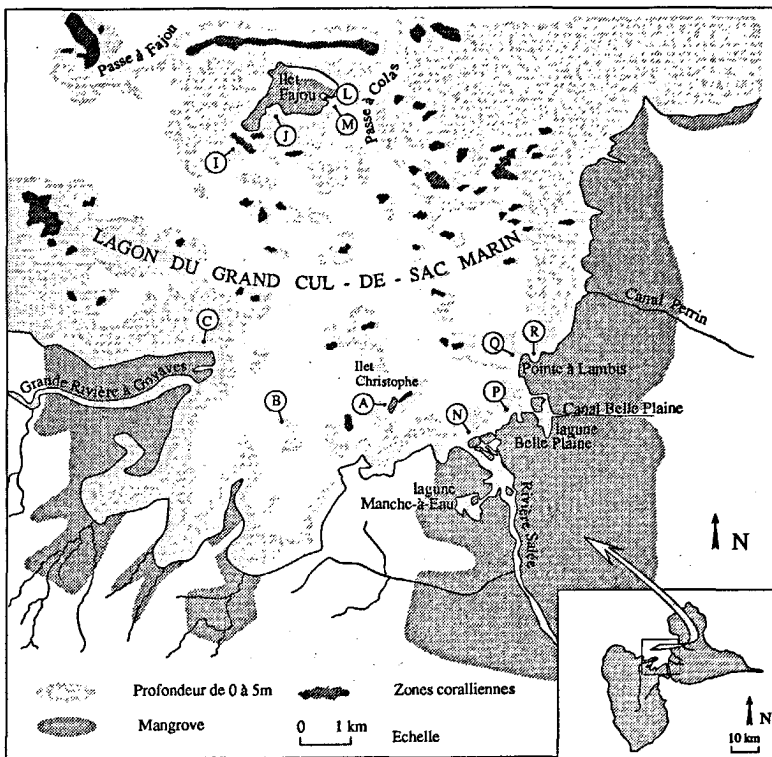
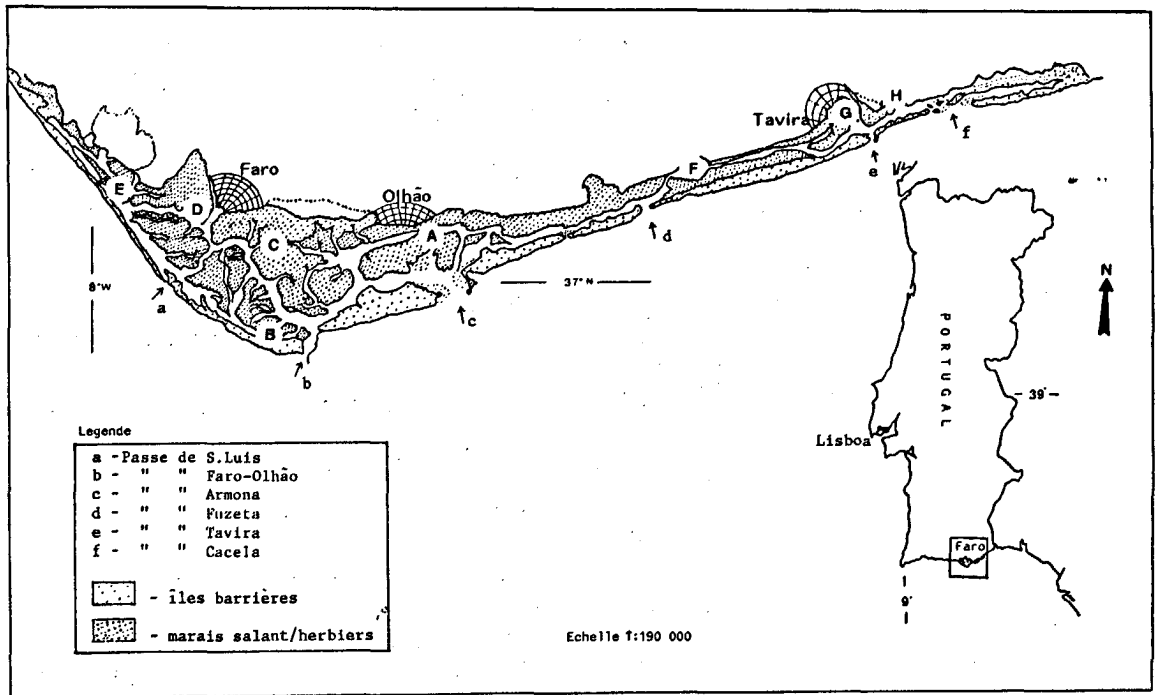


Figure 2

Le lagon du Grand Cul-de-Sac Marin et position des stations d'échantillonnage.

The Grand Cul-de-Sac Marin lagoon and sampling sites.

ment physico-chimique (liés aux variables climatiques), de l'habitat et de l'alimentation permettant d'interpréter la disponibilité des populations et/ou les capacités d'accueil de l'environnement lagunaire. On peut ainsi détecter et interpréter des anomalies dues à des situations particulières.

DESCRIPTION DES LAGUNES ET CHOIX MÉTHODOLOGIQUES

La Ria Formosa (fig. 1) est une lagune atlantique du sud du Portugal, d'une superficie de 16300 ha, ouverte sur la

mer par six passes. La profondeur maximale dans les chenaux ne dépasse pas 6 m. La lagune possède une couverture végétale très abondante composée principalement d'herbiers à *Zostera*. Le Grand Cul-de-Sac Marin (fig. 2), localisé entre la mer des Caraïbes et l'Océan Atlantique, est un lagon délimité au nord par une barrière corallienne largement entaillée de passes assurant des échanges permanents avec la mer, et au sud par la bande côtière des deux îles qui constituent la Guadeloupe. Cette partie de côte est recouverte pour 9/10 de mangroves et de marais et présente plusieurs canaux et rivières. La superficie du Grand Cul-de-Sac Marin est de 11 000 ha, sa profondeur

maximale ne dépasse pas 20 m. Les fonds de 0 à - 5 m sont les plus importants et sont tapissés d'herbiers à *Thalassia testudinum*, et plus rarement à *Syringodium filiforme*.

Pour ne pas introduire de biais dans l'échantillonnage, la stratégie a été la même dans les deux lagunes. La senne de plage, adaptée aussi bien aux conditions de la Ria Formosa que du Grand Cul-de-Sac Marin, a été utilisée de manière à obtenir des données comparables d'un échantillonnage à l'autre. Trois coups de senne successifs ont été réalisés à chaque échantillonnage, permettant ainsi d'obtenir 80 % de la richesse spécifique disponible (Aliaume *et al.*, 1990). Les données ont été recueillies mensuellement de janvier 1980 à août 1986 pour la Ria Formosa, et d'août 1987 à décembre 1988 pour le Grand Cul-de-Sac Marin.

A la Ria Formosa, huit stations (fig. 1) ont été choisies d'une part en fonction de particularités spécifiques telles l'embouchure du fleuve «Gilao» (station G), la proximité de rejets urbains ou la pression touristique (stations D et E), d'autre part en fonction de la position géographique par rapport aux passes (station F bordure du chenal de Tavira, station C position centrale, station H zone orientale et station B la plus proche de la mer). La station A est caractérisée par une couverture végétale très importante. Au Grand Cul-de-Sac Marin (fig. 2), onze stations ont été choisies de manière à réduire la variabilité liée à l'habitat: même profondeur, même substrat en zones d'herbiers (sauf dans la station L qui sert de référence). La tendance géographique a également guidé le choix de ces stations : proximité des zones coralliennes (stations I, J M), proximité de la mangrove côtière (N, P, Q, R) réparties de l'embouchure de la Rivière Salée à la Pointe à Lambis, proximité de la rivière (station C à l'embouchure de la Grande Rivière à Goyaves) et deux stations de positions intermédiaires (A et B).

Enfin, de manière à optimiser la vulnérabilité des captures, l'échantillonnage a été réalisé toujours à marée basse à la Ria Formosa et toujours lors de la même phase du cycle lunaire (dernier quartier) dans le Grand Cul-de-Sac Marin. L'interprétation de la structure du peuplement a été plus approfondie au Grand Cul-de-Sac Marin au moyen de l'organisation «explicative» de descripteurs dont la stratégie d'échantillonnage a été associée à celle des peuplements. Il s'agit de descripteurs de l'habitat (biomasse foliaire des herbiers en g de poids sec. m<sup>-2</sup>), de descripteurs de l'environnement aquatique (agitation de l'eau, transparence, température, salinité et oxygène dissous), de descripteurs de «subsistance» (concentration en nitrates, en nitrites et en silicates : mg.l<sup>-1</sup>), de descripteurs trophiques (concentration en chlorophylle *a* : mg.m<sup>-3</sup> et en copépodes : nombre d'individus.m<sup>-3</sup>).

Les méthodes de traitement des données choisies dépendent de leur nature et des objectifs visés :

- l'indice de diversité selon Wilhm (1968) est un descripteur global qui permet de décrire le changement de la distribution d'abondance dans le peuplement ;
- la comparaison ou la recherche de ressemblance entre les périodes de prélèvement ou entre les stations peut être réa-

lisé à l'aide du coefficient de communauté de Jaccard (1900, 1908) pour les données qualitatives et du coefficient de similarité de Steinhaus (Motyca, 1947) sur les données quantitatives ;

- l'analyse en coordonnées principales de ces similarités (Sneath et Sokal, 1973 ; Field *et al.*, 1982 ; Legendre et Legendre, 1984) conduit à dégager les structures spatiales et chronologiques à partir des abondances taxinomiques. On trouvera des exemples d'application de ces méthodes dans Galzin (1985), Louis *et al.* (1985), Legendre *et al.* (1985), Monteiro *et al.* (1987 et 1990), Aliaume *et al.* (1990). Il est ensuite possible de donner une signification aux axes de l'analyse en coordonnées principales en corrélant les coordonnées et les descripteurs pouvant potentiellement expliquer cette variabilité. Un test non paramétrique de corrélation de Kendall est approprié (Ferraris, 1983) ;

- dans le Grand Cul-de-Sac Marin, une fois définies les structures spatiale et temporelle du peuplement, on recherche les liaisons avec le milieu, capables d'expliquer les structures observées. Plusieurs approches sont utilisées, telles la recherche de corrélations entre les conditions du milieu et les indices du peuplement (richesse spécifique, biomasse), ou encore des facteurs synthétiques issus de l'analyse de l'organisation spatiale du peuplement, l'analyse en composantes principales des prélèvements et des descripteurs, l'analyse triadique impliquant à la fois les stations, les prélèvements et les descripteurs, ou enfin l'analyse discriminante du groupe des stations et des facteurs synthétiques provenant de l'analyse en composantes principales. Les détails de ces analyses se trouvent dans Dagnelie (1975), Lefebvre (1976), Thioulouze et Chessel (1987) et Lebreton *et al.* (1988 *a et b*).

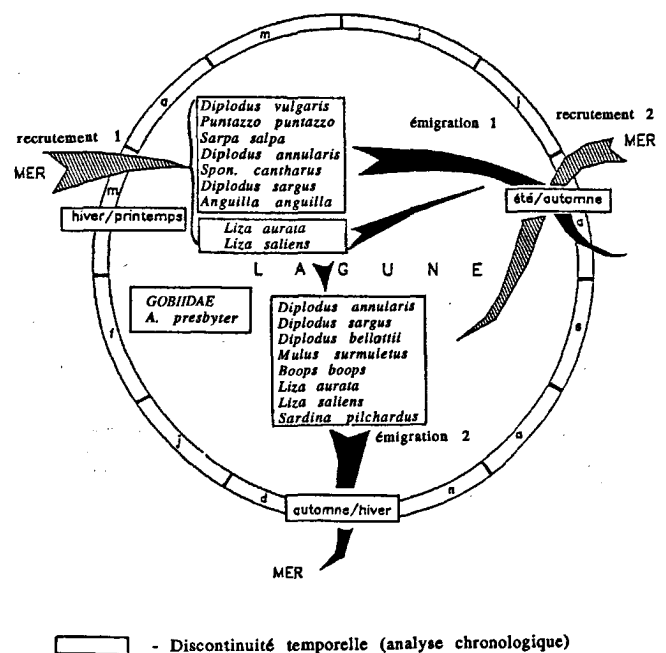


Figure 3

Résultat du groupement chronologique dans la Ria Formosa.

Results of the chronological clustering of the Ria Formosa.

## RÉSULTATS

## Organisation spatio-temporelle

## Ria Formosa

Du point de vue temporel (étude par analyse chronologique avec contrainte de contiguïté spatiale), le peuplement s'organise selon trois discontinuités annuelles (fig. 3) qui sont les conséquences de flux migratoires des populations cycliques (Monteiro *et al.*, 1987). On observe une discontinuité d'hiver/printemps provoquée par le recrutement massif de juvéniles qui colonisent la lagune surtout au premier semestre. Une discontinuité d'été/automne plus ou moins marquée suivant les années, résultant à la fois du recrutement de populations juvéniles au second semestre et de l'émigration des populations recrutées au printemps. Les variabilités temporelles les plus marquées au printemps et en été sont liées au recrutement massif des populations cycliques, tandis que les faibles variabilités temporelles d'automne et d'hiver sont liées principalement à l'émigration.

Du point de vue spatial (analyse en coordonnées principales des stations), l'image globale de l'organisation du peuplement va dépendre de la station. Elle va tendre en hiver vers celle de la communauté de sédentaires et en été vers celle des migrants.

D'un point de vue qualitatif (Monteiro *et al.*, 1990) les sédentaires présents dans toute la lagune sont représentés seulement par huit espèces. Il s'agit davantage d'une répartition d'abondances différentes suivant les stations, que d'une sélectivité taxinomique. La communauté des cycliques se répartit suivant des «gradients de sélection» plus ou moins remarquables en fonction de l'échelle spatiale envisagée. Par exemple, la station A est toujours la moins «sélective» parce que très influencée par les apports marins, tandis que la station B garde plus ou moins son identité par rapport à la station D ou à la station E. Parallèlement, il est encore possible de remarquer des nuances temporelles, matérialisées soit par l'absence de différence entre les stations, B et C presque toute l'année, B et E de mars à juin et d'octobre à décembre, soit par une homogénéisation estivale de toutes les stations. En dehors de l'été, quand le nombre d'espèces cycliques est plus faible, il existe une sélectivité taxinomique de la lagune due à l'influence océanique. On y rencontre un groupe lagunaire D F H et un groupe océanique A B G.

Du point de vue quantitatif (Monteiro *et al.*, 1990), les sédentaires permettent de mettre en évidence une répartition spatiale particulièrement nette d'une part à la station D (avec le rejet de la ville de Faro) et à la station E (qui subit une forte pression touristique), d'autre part à la station A (la plus océanique) et à la station H (la plus continentale).

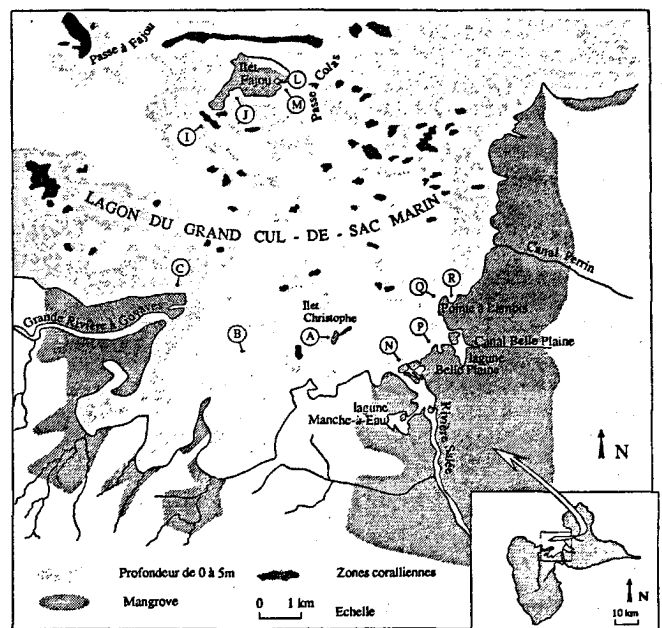
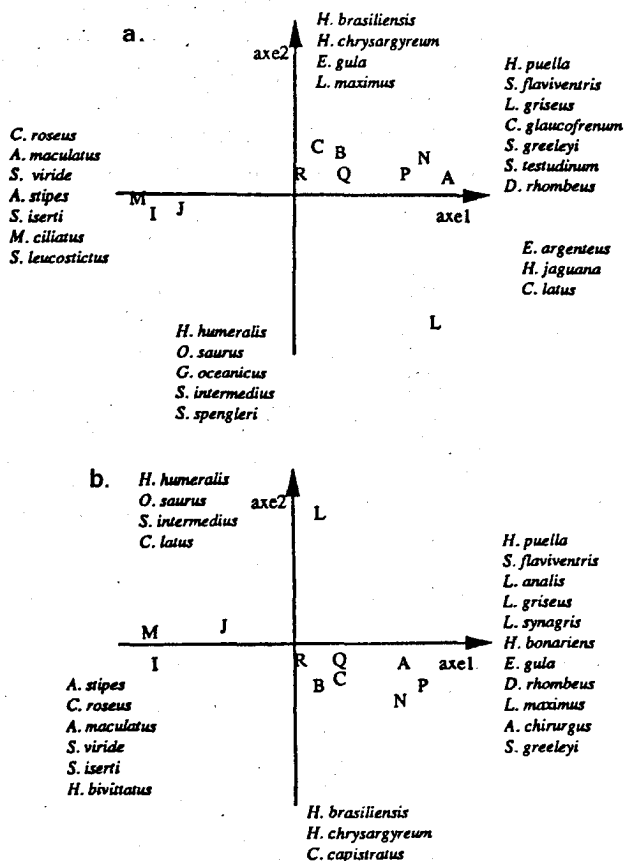


Figure 4

Ordination en espace réduit des onze stations : a) en terme de présence, avec les espèces liées aux axes 1, 2 et 3 ; b) en terme de biomasse, avec les espèces liées aux axes 1, 2, et 3.

Ordination in reduced space of the eleven stations: a) described by frequencies and species correlated with axes 1, 2, et 3 (Kendall correlation); b) described by biomass and species correlated with axes 1, 2, et 3 (Kendall correlation).

Les populations de sédentaires sont un facteur d'identité. Les cycliques, avec leurs abondances estivales, constituent surtout une communauté d'homogénéisation de la lagune. Néanmoins les cycliques sont, en dehors de la période estivale, une communauté sur laquelle la lagune exerce une certaine sélection. Cette sélection se traduit à l'échelle de la région (groupe de stations), et non à l'échelle de la station comme il a été observé pour les sédentaires. L'interprétation des mécanismes de colonisation de la lagune par les migrants est délicate ; en effet, on observe à la station A un nombre d'espèces migrantes et occasionnelles bien supérieur aux autres stations. Ceci fait penser à une sélection spatiale qualitative qui se confirme au niveau quantitatif si on tient compte de *Sarpa salpa*, espèce cyclique qui, bien que répandue dans toute la lagune, colonise particulièrement la station B et lui confère une identité bien marquée au printemps durant la période de colonisation. Il existe également une sélection temporelle qui fonctionne vis-à-vis des espèces colonisatrices, en fonction de leurs exigences par rapport aux conditions du milieu et qui détermine, pour chaque espèce, leur durée d'occupation de la lagune.

Grand Cul-de-Sac Marin

• Organisation du peuplement

Du point de vue spatial, l'analyse en coordonnées principales des stations permet de définir une typologie des peuplements (fig. 4). On distingue un peuplement de la station L distinct des peuplements d'herbiers des autres stations. Il y a opposition de deux peuplements d'herbiers, l'un qui regroupe les stations I, J et M situées près de la barrière récifale, l'autre qui regroupe les sept stations côtières. Un découpage plus fin des stations côtières permet de dissocier un peuplement sous l'influence plus marquée de la mangrove (A, N et P embouchure de la Rivière Salée) d'un peuplement à double tendance «récifale» et «mangrove» (B, C, Q et R) à répartition géographique large que l'on qualifie de peuplement «intermédiaire». Les peuplements extrêmes sont bien structurés : les côtiers à tendance mangrove avec une régularité moyenne de 0,75 présentent la plus forte biomasse (2,36 g.m<sup>-2</sup>), les récifaux avec une régularité moyenne de 0,69 sont en revanche de faible biomasse (0,74 g.m<sup>-2</sup>). Le peuplement intermédiaire, moins

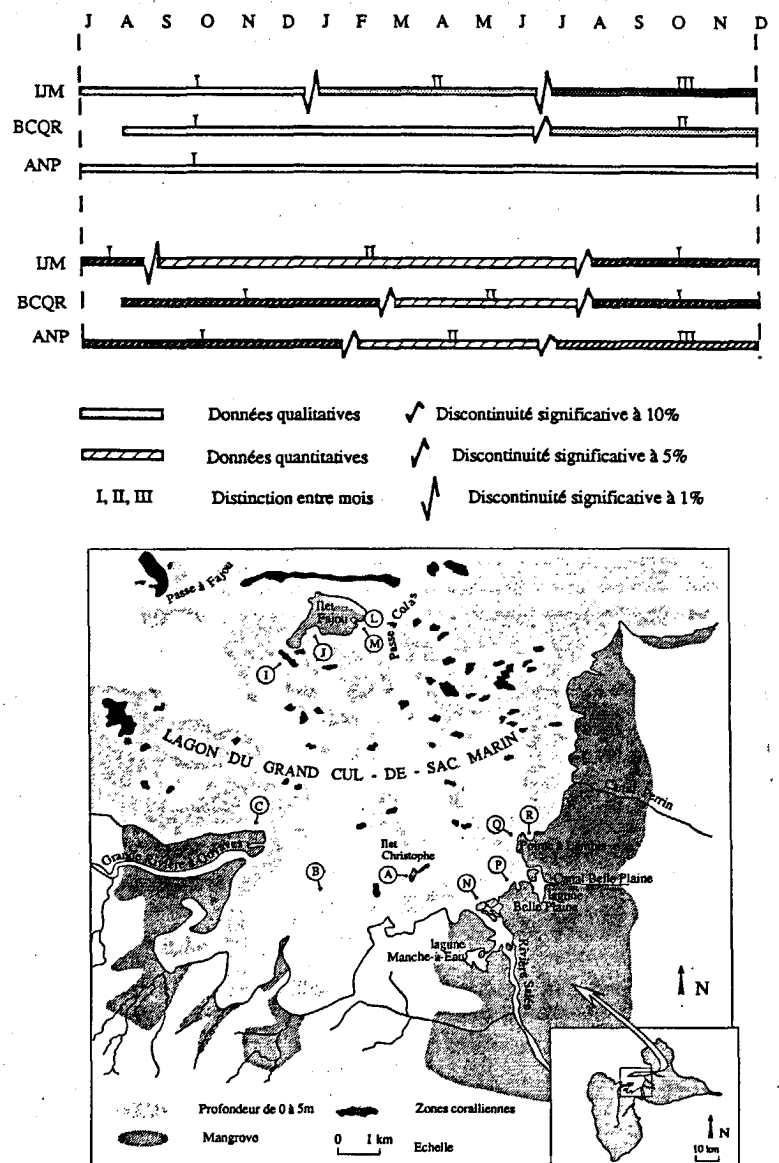


Figure 5  
 Résultat du groupement chronologique dans le Grand Cul-de-Sac Marin.  
 Results of the chronological clustering of the Grand Cul-de-Sac Marin.

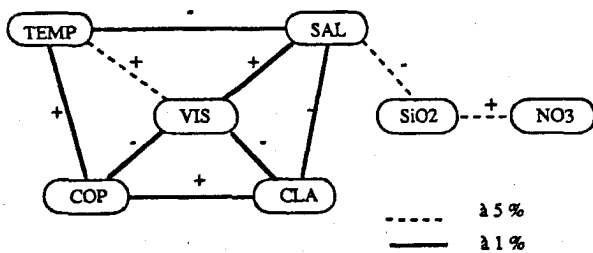


Figure 6

Relations entre les descripteurs de l'environnement (les signe + et - indiquent les sens des corrélations, l'épaisseur le niveau de signification).

Environmental descriptor relationships (+ or -: correlation sign, line thickness: significance level).

bien structuré, avec une régularité moyenne de 0,58, présente une biomasse moyenne de 1,7 g.m<sup>-2</sup>. La particularité essentielle des différentes communautés réside dans l'importance relative des juvéniles d'espèces récifales (migrants cycliques) et d'espèces de mangrove (sédentaires). Pour les stations I, J et M du large, ces juvéniles représentent respectivement 75 et 10 % de la biomasse totale (onze espèces), pour les stations intermédiaires B, C, Q, R, respectivement 40 et 30 % (neuf espèces), pour les stations mangroves A, N, P, respectivement 25 et 50 % (quinze espèces).

Du point de vue temporel (organisation chronologique des prélèvements avec contraintes de contiguïté), l'analyse a permis de mettre en évidence une hétérogénéité de structure des différents peuplements précédemment définis (fig. 5). D'un point de vue strictement qualitatif (en terme de présence absence) une hétérogénéité croissante est observée de la mangrove vers le récif, avec trois structures différentes sur dix huit mois pour les stations I J M, deux pour les stations B C Q R et une seule pour les stations « mangrove » A N P. Dans un même groupe de stations, les structures observées ne présentent pas de richesse spécifique significativement différente et en conséquence, les discontinuités sont liées non pas à une variation du nombre de populations, mais à la nature des populations elles-mêmes : le départ d'une population étant aussitôt remplacé par l'arrivée d'une autre. Les stations A N P qui présentent une structure homogène du peuplement composé essentiellement de juvéniles ne présentent pas de « rupture » de recrutement. Du point de vue quantitatif, on trouve toujours deux discontinuités quel que soit le groupe de stations, l'une se situe en février et l'autre en juillet. Ces discontinuités correspondent à des variations temporelles de l'abondance des sédentaires et donc à des variations des capacités d'accueil, moins marquées vers le large même si les populations impliquées se succèdent tant qualitativement que quantitativement dans le temps.

• Organisation explicative des descripteurs environnementaux

D'un point de vue spatial, les corrélations entre les descripteurs environnementaux et les facteurs principaux issus de l'analyse précédente montrent que l'axe 1 (fig. 6) représente probablement un gradient côte-récif, confirmé par une liaison significative entre la distance à la côte et l'axe (tab. 2).

Tableau 2

Corrélations entre les descripteurs de l'environnement et les axes principaux de l'ordination (test de Kendall).

Kendall correlation coefficients between environment descriptors and principal axes of ordination (principal coordinate analysis).

VARIABLES	Taux d'occurrence			Biomasse des espèces		
	AXE 1	AXE 2	AXE 3	AXE 1	AXE 2	AXE 3
Distance	-0,56*	-0,26	-0,11	-0,57*	0,51*	-0,10
Agitation	-0,36	-0,10	0,04	-0,38	0,04	0,30
Salinité	0,42	-0,60*	-0,09	-0,52*	-0,13	-0,07
O <sub>2</sub> diss.	-0,50*	0,09	0,22	-0,27	-0,20	0,06

\* = P < 0,05

Tableau 3

Résultats obtenus aux différentes étapes de l'analyse discriminante (les facteurs sont une combinaison linéaire des descripteurs obtenus par ACP : facteur 1 = transparence, copépodes et chlorophylle a ; facteur 3 = température, salinité et copépodes ; facteur 4 = salinité, transparence et copépodes).

Results of the stepwise discriminant analysis (the factors, calculated with a principal component analysis, are linear combinations of the environmental factors: factor 1 = visibility, copepods, chlorophyll a ; factor 3 = temperature, salinity and copepods; factor 4 = salinity, visibility and copepods).

Pas	Var. entrée	F entrée	lambda	F estim.	ddl	P
1	fact.1	49,5	0,505	49,5	2-101	< 0,01
2	fact.3	5,8	0,452	24,3	2-200	< 0,01
3	fact.4	5,5	0,415	18,3	6-198	< 0,01

F entrée : correspond à la statistique F d'une Anova, permet de définir si la variable discrimine bien les différents groupes.

lambda (Wilks) : teste l'égalité des moyennes des groupes pour les facteurs de la fonction discriminante.

F estim. : transformation du lambda de Wilks pouvant être comparé à la distribution de F.

ddl : degré de liberté.

P : probabilité associée au F estimé.

Tableau 4

Corrélations (test de Kendall) entre les descripteurs de l'environnement et les indices de peuplement.

Kendall correlation coefficients between environment descriptors and ichthyofauna indexes.

Descripteurs	(W)	H	E	RS glob.	RS moy.
DENSITÉ	-0,22	-0,20	-0,26	0,41	-0,33
LONGUEUR	0,67**	0,20	0,02	0,60**	0,52
BIOMASSE	0,20	-0,31	-0,41	-0,02	-0,02

\*\* = P < 0,001, n = 10, W : biomasse totale prélevée sur chaque station.

H, E et RS : diversité moyenne, régularité moyenne et richesse spécifique observées pour chaque station.

densité, longueur et biomasse : descripteur de l'herbier à *Thalassia*.

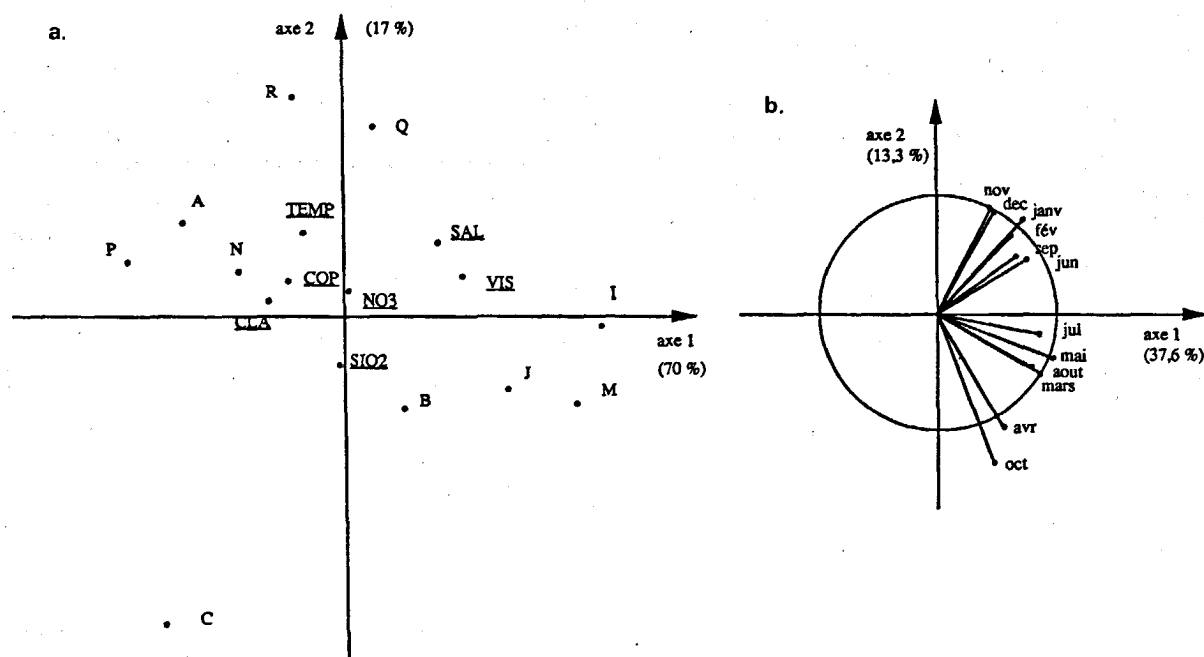


Figure 7

Analyse en composante principale de l'analyse triadique : a) projection des stations et des descripteurs ; b) projection des mois.

Principal component analysis of triadic analysis: projections of stations and variables (a); projections of sampling months (b).

Tableau 5

Corrélations (test de Kendall) entre les descripteurs de l'environnement et la longueur des feuilles de l'herbier à *Thalassia*. Il n'y a pas de liaison significative entre longueur, biomasse et densité de l'herbier.

Kendall correlation coefficients between environment descriptors and turtlegrass blade length. There is no significant link between length, biomass and turtlegrass density.

Descripteurs	Agitation	Salinité	O <sub>2</sub> dissous	Longueur
DISTANCE-COTE	0,522**	0,74**	0,32	-0,50
AGITATION		0,35	0,50	0,69**
SALINITÉ			0,20	-0,39
O <sub>2</sub> DISSOUS				-0,61*

\*\* = P < 0,001, \* = P < 0,0015

L'analyse en composantes principales propose un aperçu global des observations et des descripteurs ainsi que des facteurs indépendants (facteur 1 = transparence, copépodes et chlorophylle *a* ; facteur 2 = nitrates ; facteur 3 = température, salinité et copépodes ; facteur 4 = salinité, transparence et copépodes) représentatifs de la structure initiale qui serviront de facteurs synthétiques pour des analyses plus approfondies. L'analyse triadique, plus originale (fig. 7), confirme la structure spatiale déjà mise en évidence et fait apparaître une nette opposition entre les stations côtières et celles du large pour les descripteurs (température, chlorophylle *a*, copépodes, transparence et salinité). A cette structure spatiale prépondérante vient s'ajouter une variabilité temporelle sous forme d'un continuum. L'analyse discriminante des groupes de stations définis plus haut, permet de mettre en évidence une composante essentiellement nutritive, avec le facteur 1 principal, qui est une combinaison

Tableau 6

Résultats des régressions linéaires multiples entre les indices de l'ichtyofaune et les facteurs principaux de l'ACP (facteur 1 = transparence, copépodes et chlorophylle *a* ; facteur 2 = nitrates.).

Results of multiple linear regressions between ichthyofauna indexes and principal factors of the principal component analysis (factor 1 = visibility, copepods, chlorophyll *a*; factor 2 = nitrates).

Variables	Droites de régression	R <sup>2</sup>
RS =	1,89-0,03 fact1 + 0,044 fact2	0,11
W =	5,78-0,48 fact1 + 0,294 fact2	0,22
N =	5,325-0,189 fact1	0,05

linéaire des descripteurs copépodes, chlorophylle *a* et transparence, pour expliquer la structure spatiale des peuplements (tab. 3). Ni la densité, ni la biomasse des herbiers ne permettent d'expliquer par simple régression, la richesse ou les abondances des poissons observés. Nous ne pouvons donc confirmer ici que les herbiers à *Thalassia* contiennent d'autant plus d'espèces et en plus grand nombre qu'ils présentent de fortes biomasses végétales (Stoner, 1983). En revanche, le fait que la longueur des feuilles soit corrélée positivement avec l'abondance des poissons est un indicateur de l'importance structurale de l'herbier (tab. 4). Les herbiers hauts, associés également aux zones les plus calmes (tab. 5), seraient donc favorables à l'installation d'un peuplement à la fois riche et abondant, typique des stations côtières. Bouchon-Navaro *et al.* (1992) ont mis en évidence ce même phénomène, dans une étude des herbiers de Martinique, île voisine de la Guadeloupe. Une composante nutritive avec les nitrates, mise en évidence de manière significative par des régressions multiples entre les facteurs synthétiques des descripteurs de l'environnement, explique



Tableau 7

Résultats du test non paramétrique (Kruskal-Wallis) appliqué aux descripteurs du milieu et aux indices du peuplement entre les périodes définies par l'analyse chronologique.

Results of Kruskal-Wallis non-parametric tests, applied to environment descriptors and fish indexes between periods defined by chronological analysis.

		Température	Salinité	RS	W	E
IJM	qualit. (3gr.)	**	**	(-)	(o)	(o)
	quant. (2gr)	**	*	(o)	(-)	(-)
BCQR	qualit. (2gr)	*	**	(-)	(o)	(o)
	quant. (2gr)	(-)	**	(o)	(-)	(-)
ANP	qualit. (1gr)	o	o	(o)	(o)	(o)
	quant. (3gr)	*	**	(o)	**	(-)

\* significatif à 5 %  
 \*\* significatif à 1 %

(-) non significatif  
 (o) test non justifié

la richesse et l'abondance du peuplement (tab. 6). Un modèle non linéaire conviendrait mieux à de telles données, compte tenu du faible pourcentage de variance expliquée.

D'un point de vue temporel, dans les ensembles spatiaux observés (I J M, B C Q R et A N P), chaque discontinuité entre les groupements de prélèvements issus de l'analyse chronologique est caractérisée par un certain nombre de groupes. La comparaison de ces discontinuités sur un critère de conditions du milieu ou d'indices de peuplement, permet d'obtenir les résultats consignés au tableau 7. Ainsi une concordance significative est observée entre les discontinuités et l'évolution des températures. Elle est encore meilleure avec les salinités. Les discontinuités qualitatives sont surtout le reflet d'un gradient «récif-mangrove» et lorsqu'elles existent, elles traduisent une modification dans la composition du peuplement avec un remplacement des espèces, la richesse spécifique (RS) étant à peu près constante. En revanche, les discontinuités quantitatives sont à mettre en relation avec les variations temporelles des descripteurs physiques (saison des pluies, saison sèche). Il est probable que les températures puissent avoir un effet sur les phases de recrutement liées aux périodes de reproduction et donc sur les discontinuités des juvéniles (migrants cycliques). Munro *et al.* (1973) ont par exemple suggéré que la période de ponte des Pomadasyidae en Jamaïque (variation de température enregistrée de 26,5 à 29,5°C), débuterait lorsque la température tombe en dessous de 28°C, c'est à dire de janvier à avril. Louis *et al.* (1985) ont bien mis en évidence ces fluctuations de migrants dans deux lagunes de mangrove qui bordent ce lagon du Grand Cul-de-Sac Marin. L'instabilité temporelle des stations à tendance récifale s'accompagne de remaniements profonds dans l'organisation des peuplements : 37% de carnivores, 28 % de planctonophages, 27 % d'herbivores et 10 % d'omnivores (Aliaume, 1990). Cette répartition trophique ne se retrouve pas dans les stations dites «mangroves», où l'on recense 48 % de carnivores, 36 % de planctonophages et seulement 16 % d'herbivores. Dans les stations intermédiaires, la tendance est mixte et se rapproche des stations à tendance mangrove durant la première

re période et des stations du large (tendance récifale) durant la deuxième période.

## CONCLUSION

L'organisation temporelle des peuplements de poissons lagunaires montre trois discontinuités qui correspondent à des vagues successives d'arrivées et de départs des migrants. Si les scénarios sont bien définis pour la Ria Formosa avec une discontinuité de recrutement au printemps, d'entrée sortie à la fin de l'été et de départ en automne/hiver, en revanche pour le Grand Cul-de-Sac Marin, il n'en est pas de même. En effet il y a un gradient de la mangrove vers le récif allant des discontinuités d'abondance uniquement côté mangrove (la nature des populations étant constante), auxquelles s'ajoutent des discontinuités de renouvellement des populations côté récif. En fait ces deux résultats sont parfaitement cohérents si on examine la nature des communautés en jeu. Côté mangrove (A N P), ce sont les sédentaires qui dominent l'organisation des peuplements. Il est normal que leur composition qualitative varie peu dans le temps. En revanche, il peut y avoir des variations quantitatives saisonnières, alors que l'écosystème reste proche de sa capacité d'accueil maximum. Côté récifal (I M J), ce sont les communautés migrantes qui dominent et, comme pour la Ria Formosa, elles déterminent le modèle d'organisation qui conduit non seulement à des variations d'abondance comme du côté mangrove mais aussi à des remplacements de populations. Malgré ces discontinuités qualitatives, la richesse spécifique ne varie pas dans le temps. Contrairement à la Ria Formosa, les trois discontinuités correspondent à des mécanismes d'entrée sortie. On ne retrouve pas de discontinuités marquées de recrutement d'une part et d'émigration d'autre part.

L'organisation spatiale quantitative des sédentaires de la Ria Formosa est réalisée à l'échelle de la station, la répartition des cycliques doit être envisagée à une échelle spatio-temporelle plus large :

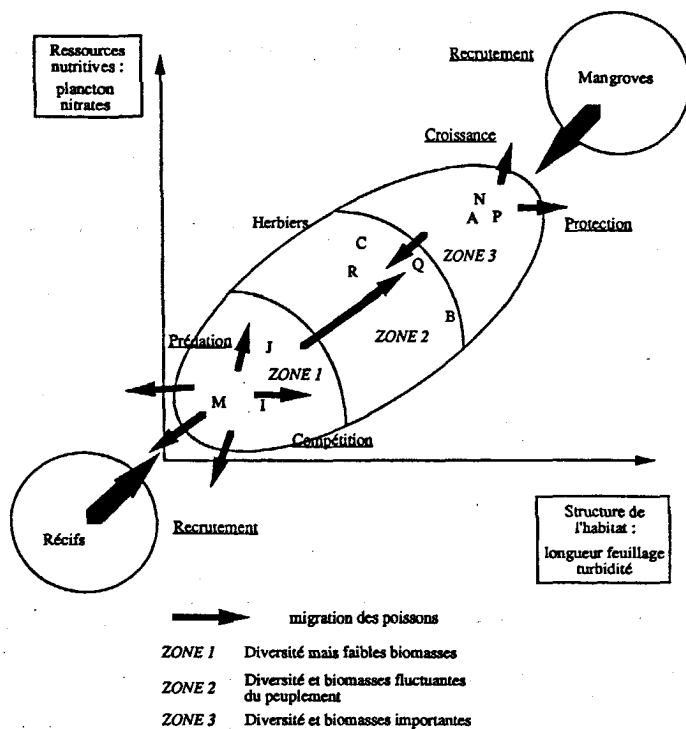


Figure 8

Processus mis en évidence dans le système herbier-ichtyofaune du Grand Cul-de-Sac Marin.

*Process observed in turtlegrass beds of Grand-Cul-de-Sac Marin lagoon.*

- à l'échelle de la lagune lorsque le nombre et la biomasse relative des migrants en été sont assez grands pour supplanter l'hétérogénéité liée aux sédentaires ;

- à l'échelle de la région, en fonction des nuances de sélection (capacité d'accueil) par rapport à certaines espèces migratrices, surtout en dehors de la période estivale.

Les peuplements de cycliques, en raison de leur forte abondance, influencent fortement le modèle d'organisation spatiale du peuplement des poissons de la Ria Formosa qui varie en fonction du temps. Ce modèle va de l'échelle de la lagune, lorsque l'abondance des migrants est maximale, à celle de la station lorsqu'elle est nulle, en passant par celle du groupe des stations lorsqu'elle est moyenne. C'est au niveau de la station qu'il faut rechercher des anomalies si elles existent. On retrouve une parfaite cohérence avec ce

qui a été observé dans le Grand Cul-de-Sac Marin, car là aussi le regroupement spatial des stations se fait en fonction de l'abondance des migrants : le regroupement des stations à tendance récifale se fait avec 75 % de la biomasse des migrants. Les stations intermédiaires n'en abritent que 40 % et les stations à tendance mangrove n'en comptent plus que 25 %.

L'organisation explicative des conditions du milieu n'a pu être réalisée qu'au Grand Cul-de-Sac Marin et a permis de dégager deux processus principaux (fig. 8) qu'il conviendrait de vérifier dans les autres écosystèmes lagunaires. Selon un premier processus («d'accessibilité»), l'écosystème lagunaire est le siège d'un recrutement potentiel riche, en provenance principalement du milieu récifal. Ce processus est probablement lié aux phénomènes climatiques saisonniers et à l'hydrodynamique par l'intermédiaire des mécanismes de la reproduction et du transport des larves. Un second processus («d'installation»), lié aux contraintes du milieu, détermine l'installation proprement dite du recrutement dans la nurserie. Il fait intervenir deux types de descripteurs qui sont la structure de l'habitat (rôle d'abri : hauteur des herbiers, transparence des eaux) et les ressources nutritives (concentration en nitrates, en phytoplancton et en zooplancton indispensables pour assurer une croissance rapide). Ces dernières déterminent la durée d'occupation de la nurserie par les vagues successives du recrutement.

Dans ces eaux tropicales peu variables et à tendance générale oligotrophique, il est donc normal que les organismes vivants développent une stratégie de colonisation axée sur la recherche de nourriture et l'échappement à la prédation.

### Remerciements

Cette note a fait l'objet d'une communication au séminaire franco-portugais «Écosystèmes côtiers» (Universidade de Aveiro (Portugal) 1-2-3 octobre 1992) organisé par MM. Marazanof (IFREMER) et Duarte (Professeur à l'Université d'Aveiro). Les travaux réalisés dans la Ria Formosa l'ont été dans le cadre de la coopération franco-portugaise en océanologie. Ils ont été soutenus par l'IFREMER.

## RÉFÉRENCES

- Aliaume C. (1990). Ichtyofaune des herbiers à *Thalassia* du Grand Cul de Sac Marin en Guadeloupe : organisation spatio-temporelle du recrutement, liaison avec les variables de l'environnement. *Thèse de Doctorat, Université de Montpellier II, France*, 226 pp.
- Aliaume C., G. Lasserre et M. Louis (1990). Organisation spatiale des peuplements ichthyologiques des herbiers à *Thalassia* du Grand Cul de Sac Marin en Guadeloupe. *Rev. Hydrobiol. trop.*, **23**, 3, 231-250.
- Aliaume C., M. Louis et G. Lasserre (1993). Étude des relations recrutement de l'ichtyofaune-habitat dans le système herbier à *Thalassia* (Guadeloupe). *Acta Oecologica* (sous presse).
- Arruda L.M., J.P. Andrade et M.M. Cunha (1988). Abundance diversity and community structure of fish population in the Ria d'Aveiro. *Oceanologica Acta*, **11**, 3, 235-240
- Bach P. (1985). La pêche dans l'étang de Thau. Application de quelques notions d'écologie théorique aux communautés de poissons et à leur exploitation. *Thèse de Doctorat, Université de Montpellier II, France*, 316 pp.
- Bouchon-Navaro Y., C. Bouchon et M. Louis (1992). L'ichtyofaune des herbiers de phanérogames marines de la baie de Fort de France (Martinique, Antilles françaises). *Cybiium*, sous presse.
- Dagnélie P. (1975). *Analyse statistique à plusieurs variables*. Vander, Louvain, Presses agronomiques de Gembloux, 362 pp.
- Ferraris J. (1983). Choix d'une mesure de proximité et d'une méthode de classification dans la description des communautés plurispécifiques par analyse multidimensionnelle. Application à la macrofaune benthique d'un étang saumâtre méditerranéen (étang du Prévost, Palavas, France) et la microflore de diatomées benthiques du fleuve Saint-Laurent en amont de Montréal (Québec). *Thèse de Doctorat, Université de Montpellier II, France*, 280 pp.
- Field J.G., K.B. Clarke et R.M. Warwick (1982). A practical strategy for analysing multispecies distribution pattern. *Mar. Ecol.-Prog. Ser.*, **8**, 37-52.
- Galzin R. (1985). Écologie des poissons récifaux de Polynésie française. *Thèse de Doctorat, Université de Montpellier II, France*, 195 pp.
- Jaccard P. (1900). Contribution au problème de l'immigration post-glaciaire de la flore alpine. *Bull. Soc. vaud. Sci. nat.*, **36**, 87-130.
- Jaccard P. (1908). Nouvelles recherches sur la distribution florale. *Bull. Soc. vaud. Sci. nat.*, **44**, 223-270.
- Lebreton J.D., D. Chessel, R. Prodon et N. Yoccoz (1988 a). L'analyse des relations espèces-milieu par l'analyse canonique des correspondances. I : Variables de milieu quantitatives. *Acta Oecologica, Oecol. gen.*, **9**, 1, 53-67.
- Lebreton J.D., D. Chessel, R. Prodon. et N. Yoccoz (1988 b). L'analyse des relations espèces-milieu par l'analyse canonique des correspondances. II : Variables de milieu qualitatives. *Acta Oecologica, Oecol. gen.*, **9**, 2, 137-151.
- Lefebvre J. (1976). *Introduction aux analyses statistiques multidimensionnelles*. Masson, Paris, 219 pp.
- Legendre P. et L. Legendre (1984). *Écologie numérique. 2<sup>ème</sup> édition*. Masson, Paris, France et Presse de l'Université du Québec, Canada, Collection d'Écologie, VII, 335 pp.
- Legendre P., S. Dallot et L. Legendre (1985). Succession of species within a community : chronological clustering with application to marine and freshwater zooplankton. *Am. Naturalist*, **125**, 2, 257-288.
- Louis M. et G. Lasserre (1982). Étude des peuplements de poissons dans des lagunes des mangroves de Guadeloupe (Antilles françaises). *Actes Symposium International sur les lagunes côtières, SCOR/IABO/UNESCO, Bordeaux, 8-14 septembre 1981, Oceanologica Acta, N° sp.*, 333-338.
- Louis M., T. Lam Hoai et G. Lasserre (1985). Résultats préliminaires sur le recrutement en poissons dans deux lagunes des mangroves de Guadeloupe, Manche à Eau et Belle Plaine. *Revue Hydrobiol. trop.*, **18**, 4, 249-265.
- Monteiro C. (1989). La faune ichthyologique de la Ria Formosa; organisation spatio-temporelle. *Thèse de Doctorat, Université de Montpellier II, France*, 219 pp.
- Monteiro C., T. Lam Hoai et G. Lasserre (1987). Distribution chronologique des poissons dans deux stations de la lagune Ria Formosa (Portugal). *Oceanologica Acta*, **10**, 3, 359-371.
- Monteiro C., G. Lasserre et T. Lam Hoai (1990). Organisation spatiale des communautés ichthyologiques de la lagune Ria Formosa (Portugal). *Oceanologica Acta*, **13**, 1, 79-96.
- Motyca J. (1947). O zadaniach i metodach badan geobotanicznych. *Annls Univ. Mariae Curie-Sklodowska, section C. suppl. I*, **8**, 168 pp.
- Munro J.L., V.C. Gault, R. Thomson et P.H. Reason (1973). The spawning seasons of Caribbean reef fishes. *J. Fish. Biol.*, **5**, 69-84.
- Sneath P.H.A. et R.R. Sokal (1973). *Numerical taxonomy. The principles and practice of numerical classification*. W.H. Freeman, San Francisco, XV, 374 pp.
- Stoner A.W. (1983). Distribution of fishes in seagrass meadows: role of macrophyte biomass and species composition. *Fish. Bull.*, **81**, 4, 837-846.
- Thioulouse J. et D. Chessel (1987). Les analyses multitableaux en écologie factorielle. De la typologie d'état à la typologie de fonctionnement par l'analyse triadique. *Acta Oecologica, Oecol. gen.*, **8**, 4, 463-480.
- Wilhm J.L. (1968). Use of biomass units in Shannon's formula. *Ecology*, **49**, 153-156.