

Structuration spatiale des peuplements zooplanctoniques et fonctionnement hydrodynamique en milieu lagunaire

Zooplankton
Peuplements
Structures spatio-temporelles
Fonctionnement des écosystèmes
Relation physique-biologie

Zooplankton
Communities
Spatio-temporal patterns
Ecosystem functioning
Physico-biological relation

Didier JOUFFRE ^a, Thong LAM-HOAI ^a, Bertrand MILLET ^b et Michel AMANIEU ^a

^a Laboratoire d'Hydrobiologie marine et continentale, URA CNRS 1355, Université des Sciences et Techniques du Languedoc, place Eugène Bataillon, 34095 Montpellier Cedex 5, France.

^b Institut Français de Recherche Scientifique pour le Développement en Coopération (ORSTOM), Laboratoire d'Hydrobiologie et d'Océanographie, B.P. 5045, 34032 Montpellier Cedex, France.

Reçu le 1/08/90, révisé le 21/05/91, accepté le 28/05/91.

RÉSUMÉ

Dans le but de mieux comprendre certains mécanismes du fonctionnement de l'écosystème lagunaire, ce travail aborde le compartiment zooplanctonique sous l'angle de son organisation spatiale à l'intérieur d'une lagune nord-méditerranéenne (étang de Thau). Un traitement statistique - groupement avec contrainte de contiguïté spatiale - est employé pour faire une partition de la lagune en un certain nombre de zones homogènes du point de vue de leurs peuplements zooplanctoniques. La confrontation des structures biologiques avec les structures physiques (hydrodynamique et hydroclimat) permet de mettre en évidence les points suivants : 1) La signification des différents schémas de répartition des peuplements zooplanctoniques doit être envisagée à courte échelle de temps (quelques jours), ce niveau d'organisation n'ayant pas révélé de structure saisonnière particulière ; 2) En revanche, le sens des échanges d'eaux avec la mer joue, lui, un rôle privilégié, structurant et déstructurant - au gré de ses inversions - l'organisation spatiale du plancton à l'échelle de l'ensemble de la lagune. Le compartiment zooplanctonique apparaît très sensible à cette contrainte hydrodynamique pourtant faible (ici, en effet, les volumes impliqués sont relativement modestes vis-à-vis du volume global de l'étang : quelques pourcents) ; 3) Indépendamment de cette influence à court terme (*i. e.* quelques jours) des événements climatiques, la répartition intra-lagunaire moyenne (*i. e.* à l'échelle de l'année) du zooplancton montre une remarquable coïncidence avec la répartition de certaines caractéristiques physiques déduites d'un modèle numérique simulant la circulation hydrodynamique dans cet étang.

En accord avec d'autres travaux en planctonologie, ce type de résultat encourage à l'introduction de descripteurs physiques dans la modélisation des processus biologiques en milieu aquatique. Ceci montre également que, dans ce type de milieu lagunaire peut-être encore plus qu'ailleurs, le système biologique est fortement structuré par le système physique.

Oceanologica Acta, 1991. 14, 5, 489-504.

ABSTRACT

Spatial structuring of zooplankton communities and hydrodynamic pattern in coastal lagoons

In order better to understand brackish ecosystem functioning, this study deals with zooplankton spatial organization in a North-Mediterranean lagoon (étang de Thau). A statistical treatment - spatial contiguity constrained clustering - is used to divide the lagoon into several homogeneous zones with regard to zooplankton communities.

Confrontation between biological and physical patterns (hydroclimatic context data together with results of a numerical simulation of hydrodynamic circulation in the lagoon) tends to show that: 1) Zooplankton community spatial patterns have a short-term significance (few days) and do not reveal any seasonal characteristic; 2) Inversion of the water flows between the lagoon and the sea plays a major role in structuring and destructuring the biological system: the zooplankton compartment appears to be particularly sensitive to this hydrodynamic constraint even when it is a very smooth one (*e.g.* each event affecting only a small percentage of the total volume of the lagoon); 3) Independently of these short-term hydroclimatic events, the general pattern of zooplankton distribution appears very well correlated to the hydrodynamic energy dispersion deduced from a numerical model simulating the water circulation into the lagoon.

In agreement with other plankton studies, these results encourage the introduction of physical descriptors into the modelling of biological processes in the aquatic environment. It seems also true that - especially in these kinds of ecosystem (lagoons) - the biology is strongly controlled by the physical system.

Oceanologica Acta, 1991. **14**, 5, 489-504.

INTRODUCTION

Tout observateur de la nature sait que les êtres vivants ne sont répartis ni au hasard ni de façon uniforme. Ceci n'est pas nouveau. Par contre, comme le rappellent Amanieu *et al.* (1989), c'est la prise en compte des structures spatiales ou temporelles observées, en temps qu'élément essentiel du fonctionnement du système écologique, qui est récente (Therriault *et al.*, 1978 ; Legendre et Demers, 1985 ; Le Fèvre, 1986). Ainsi, l'abandon progressif des concepts classiques reposant sur les hypothèses d'uniformité et de continuité a révélé de profondes lacunes méthodologiques pour aborder les nouveaux concepts de discontinuité et d'hétérogénéité (Legay et Debouzie, 1985). Pour pallier ces manques, des travaux récents se sont attachés à la mise au point de méthodes numériques conçues spécifiquement pour rechercher les discontinuités spatiales et temporelles : elles constituent un atout important pour caractériser, puis prendre en compte, l'hétérogénéité des évolutions spatio-temporelles des variables écologiques (Cassie, 1962 ; Cassie, 1972 ; Legendre et Legendre, 1984 ; Legendre *et al.*, 1985 ; Legendre et Fortin, 1989).

Ainsi, au niveau spatial, comme nous l'avons fait ici, l'emploi de ces méthodes permet de travailler plus efficacement en accord avec l'idée actuelle selon laquelle le fonctionnement dépend de l'interaction des structures fines dans l'espace (Whittaker *et al.*, 1979 : rôle de l'interface forêt-savane ; Longhurst, 1981 : agrégats de plancton ; Carlson, 1983 : rôle des microcouches en milieu aquatique).

Par ailleurs, une meilleure prise en compte des structures écologiques, c'est-à-dire permettant de dévoiler certains

aspects de leurs mécanismes de mise en place, apporte certains éclaircissements sur l'hypothèse selon laquelle le système physique structure en grande partie le système biologique, hypothèse qui fut longtemps un paradigme en ce qui concerne les milieux aquatiques, mais qu'un nombre croissant d'auteurs s'attachent désormais à démontrer (Cassie, 1960 ; Margalef, 1978 ; Therriault et Platt, 1981 ; Levasseur *et al.*, 1984 ; Klein et Steele, 1985 ; Demers *et al.*, 1987 ; Okubo, 1988 ; Cury et Roy, 1989).

La présente étude concerne l'organisation spatiale du zooplancton dans l'étang de Thau. A travers cette étude, nous nous efforcerons d'aborder le zooplancton sous un angle particulier, à savoir en le considérant, avant tout, en tant qu'ensemble de particules en suspension dans l'élément liquide. On s'adresse donc ici à la spécificité première de ce compartiment biologique, qui est justement son caractère planctonique. Nous considérons en effet l'influence de cette caractéristique comme prépondérante dans le fonctionnement du compartiment en question, lui-même se répercutant sur le fonctionnement de l'écosystème lagunaire dans son ensemble.

Le milieu lagunaire suscite un intérêt particulier, à la fois : a) sur le plan fondamental, en tant que milieu situé à l'interface «domaine marin-domaine continental» (Amanieu, 1973 ; 1981 ; Amanieu et Lasserre, 1982 ; Bellan, 1986 ; Ferrari *et al.*, 1985 ; Guelorget et Perthuisot, 1983 ; Lasserre et Postma, 1982) ; b) sur le plan appliqué, car cette zone est souvent un secteur d'activité socio-économique important (Verlaque, 1981), et elle subit à ce titre une forte pression anthropique.

La lagune de Thau, qui fait l'objet de cette étude, a déjà suscité de nombreux travaux (plus de deux cents publications scientifiques depuis une centaine d'années ; Amanieu *et al.*, 1989). En rapport avec notre étude, on peut plus particulièrement citer quelques travaux : Fatemi (1938), puis Mathias et Euzet (1951 ; 1962) ont dressé un inventaire qualitatif saisonnier de la faune pélagique au débouché, dans la lagune, des canaux de la ville de Sète. Tuzet (1947) compare le zooplancton superficiel du secteur de Sète à celui du golfe du Lion, et Tournier *et al.* (1982) mettent en relation le volume planctonique global et les facteurs physico-chimiques du milieu. Des travaux plus récents sur le même site (Lam Hoai *et al.*, 1985 ; Lam Hoai, 1985 ; 1987 ; Lam Hoai et Amanieu, 1989) abordent le zooplancton lagunaire sous l'angle de son organisation spatiale et temporelle.

La présente étude se positionne plus particulièrement dans la lignée de ces derniers travaux, dans lesquels le zooplancton est considéré comme une unité structurale, autrement dit «un élément d'identification et de partition de l'espace écologique» (Lam Hoai, 1987), et qui s'intègrent dans la problématique plus générale d'un travail pluridisciplinaire : le programme Écothau (Écologie de l'étang de Thau), dont le but est de comprendre le fonctionnement de l'écosystème lagunaire à travers ses différents compartiments, appréhendés dans leur cadre naturel (voir Amanieu *et al.*, 1989, pour une présentation globale du programme et de ses objectifs).

Remarquons qu'en ce qui concerne les milieux lagunaires, l'esprit de multidisciplinarité a été inauguré au début de cette décennie ; au niveau méditerranéen, on peut citer par exemple des travaux sur la Sacca di Scardovari et d'autres lagunes italiennes (Ambrogi *et al.*, 1985 ; Ceccherelli *et al.*, 1985 ; Carrada *et al.*, 1987). L'originalité du programme Écothau réside en grande partie dans l'important effort conceptuel qui y est associé, effort visant à procéder à une étude écologique globale, «en prenant en compte la structuration spatio-temporelle des phénomènes ainsi que la hiérarchie des processus écologiques» (Amanieu *et al.*, 1989 ; Legendre *et al.*, 1989).

La mise en oeuvre de la méthode statistique utilisée est aussi à replacer dans le contexte général du programme Écothau, et plus précisément de sa première phase (dite phase de pré-échantillonnage au sens de Green, 1979). Le but à atteindre était alors, pour chaque compartiment (et chacune des variables à expliquer) de décomposer l'étang en un petit nombre de zones homogènes, de manière à stratifier l'échantillonnage futur (*i. e.* pour la seconde phase du programme). L'objectif visé était donc de réduire l'effort d'échantillonnage, de sorte que soit finalement visitée une seule station pour chacune des zones «homogènes» ainsi définies (une zone homogène correspondant ici à une étendue rassemblant des points ayant les mêmes caractéristiques ou des caractéristiques très proches).

La technique employée - programme Biogéo du logiciel R (Legendre et Vaudor, 1985) - est une méthode de groupement avec contrainte de contiguïté spatiale (nous en décrivons brièvement le principe ci-dessous ; voir également Legendre et Legendre, 1984). Nous avons appliqué cette méthode, que par commodité nous appellerons dorénavant «Biogéo», aux

données de zooplancton, au même titre que cela fut fait pour les autres variables prises en compte dans Écothau.

Les résultats relatifs à notre compartiment, c'est-à-dire les groupements obtenus pour le zooplancton, sont présentés ici. Compte-tenu des remarques émises plus haut (*i. e.* en rapport avec les hypothèses ayant cours dans la littérature s'intéressant au fonctionnement des écosystèmes), nous pensons en effet que la connaissance des zones faunistiques homogènes et de leurs frontières présente, en elle-même, un intérêt écologique non négligeable, qui va bien au-delà de l'objectif initial ayant motivé la mise en oeuvre de ce type de traitement (*i. e.* simple recherche d'un critère de stratification de l'échantillonnage). Ainsi, la question de la pérennité de ces zones et la recherche de leur signification réelle seront également abordées au cours de la discussion.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Site d'étude

Ancien fossé d'effondrement, profond d'une dizaine de mètres dans sa partie centrale, Thau est une lagune littorale soumise à un climat méditerranéen fortement contrasté, et qui communique avec la mer par ses deux extrémités (fig. 1),

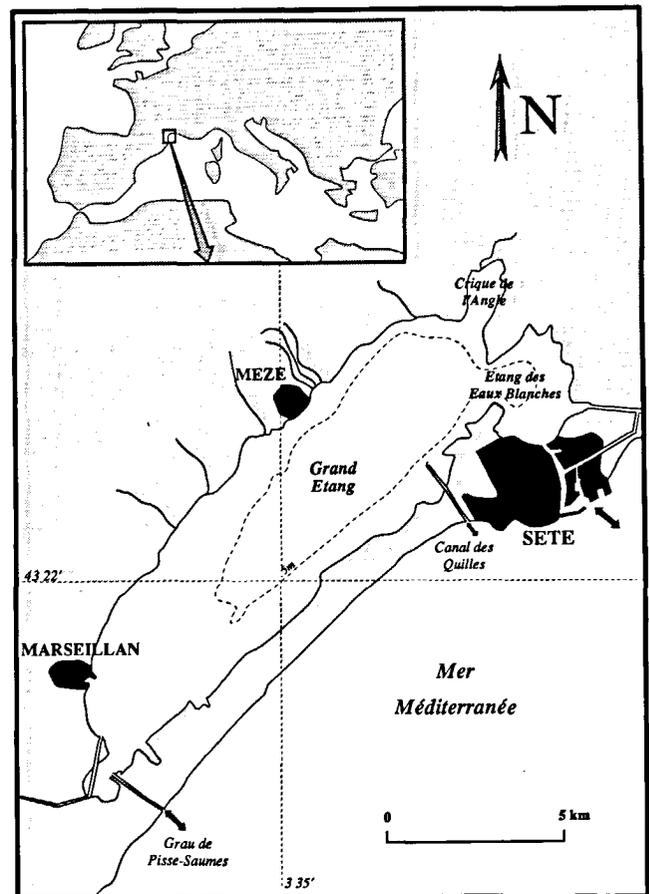


Figure 1

L'étang de Thau : situation générale.
The Thau lagoon: general situation.

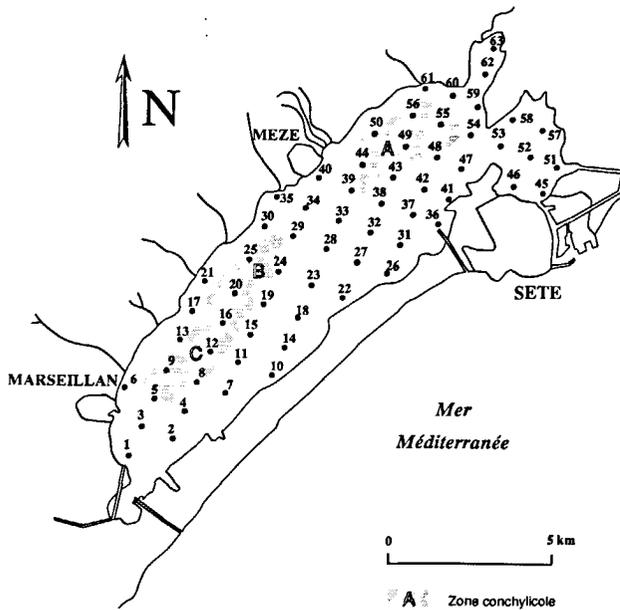


Figure 2

Situation des stations d'échantillonnage du programme Écothau.
The sampling stations of Ecothau program.

l'essentiel des échanges mer-étang se faisant par les canaux de Sète, principalement sous les effets de la marée barométrique et du vent. Des observations marégraphiques et des simulations numériques ont confirmé que l'influence du vent l'emportait sur celle de la marée pour induire le régime de circulation des eaux à l'intérieur de la lagune (Lavenu, 1972 ; Henard, 1978 ; Millet, 1989). Une présentation plus détaillée du site est disponible dans Amanieu *et al.* (1989).

Échantillonnage du zooplancton

Quatre campagnes d'échantillonnage ont été réalisées, aux dates suivantes : 17 juin et 21 octobre 1986, 6 février et 19 mai 1987, de façon à constituer un éventail de situations prises à différentes saisons au cours d'un même cycle annuel.

Lors de chacune de ces campagnes, ce sont 63 stations qui ont été visitées, selon un quadrillage correspondant à un échantillonnage systématique de l'étang, avec une maille carrée de 1 km de côté (fig. 2) ; seules ont été abandonnées certaines stations périphériques à hauteur d'eau insuffisante (< 1,5 m).

Pratiquement, l'échantillonnage des 63 stations s'est fait au moyen de trois bateaux, mis en oeuvre simultanément afin d'avoir une couverture totale de l'étang dans un temps de l'ordre de la demi-journée, de manière à minimiser autant que possible la contamination de l'image spatiale par des variations temporelles.

Les prélèvements de zooplancton ont été effectués au moyen d'un filet à plancton, conique, de 150 µm de vide de maille, de 40 cm de diamètre à l'ouverture et de 1 m de lon-

gueur totale, collecteur inclus. A chaque station, le prélèvement a été effectué par traction, manuelle et verticale, du filet sur toute la colonne d'eau (*i. e.* trait fond-surface). Il a été pratiqué un seul prélèvement par station. Ce choix a été imposé par les contraintes suivantes :

- contraintes d'échantillonnage liées directement au nombre élevé de stations, les 63 stations devant être couvertes dans la journée ;
- contraintes d'échantillonnage liées à la multidisciplinarité, la durée de récolte du zooplancton ne devant pas dépasser celle nécessaire aux prélèvements et mesures effectués simultanément par les autres équipes, lors de l'arrêt à chaque station ;
- contraintes de dépouillement des échantillons.

Les échantillons de zooplancton sont fixés au formol à 4 %, et les dénombrements réalisés sous la loupe binoculaire.

Nature et représentativité des données

Dans cette étude, nous considérons comme «zooplancton», au sens large, l'ensemble des organismes collectés dans les conditions définies plus haut. Les taxons concernés font l'objet d'une liste (tab. 1) qui associe à chacun d'eux un code abrégé (identificateur). Pour chaque campagne, l'information de base associée à chaque station est donc représentée par une série de dénombrements, soit les effectifs exprimés en nombre d'individus par mètre cube d'eau filtrée, des différentes catégories taxonomiques présentes à la station.

Pour des raisons pratiques, nous avons limité la liste faunistique de chaque campagne aux catégories taxonomiques dont les pourcentages sont supérieurs au seuil d'abondance de 0,1 % du total des captures, méthode proposée par Dessier (1983), et éprouvée notamment sur les peuplements de Thau par différents travaux réalisés au sein de notre équipe : citons par exemple Lam Hoai (1987).

Concernant l'échantillonnage pratiqué ici, nous avons montré dans un travail précédent (Jouffre, 1989) que, compte-tenu des échelles auxquelles se structurent les répartitions spatiales des organismes zooplanctoniques en milieu lagunaire, la partie du plan relative aux stations (leur positionnement systématique et leur nombre élevé) apporte une garantie statistique qui compense avantageusement la perte de précision imposée par la limitation à un seul prélèvement par station. Des campagnes d'échantillonnage antérieures sur le même site (Jouffre, 1989) nous avaient permis par ailleurs de vérifier que la micro-hétérogénéité (à l'échelle de la station) était largement inférieure à la variabilité à l'échelle du kilomètre.

Traitements statistiques

La recherche des zones homogènes, par une méthode de groupement avec contrainte de contiguïté spatiale, a été conduite grâce à l'emploi du logiciel «R» (Legendre et Vaudor, 1985), accessible, selon les versions, sur terminal IBM par VM/cms et sur micro-ordinateur Macintosh. Pour chacune des quatre campagnes spatiales, une carte définis-

sant les zones homogènes au sens des peuplements zooplanctoniques a été établie de la manière suivante :

- A partir du tableau initial (tableau de contingence croisant taxons et stations), une matrice de similarité entre stations est calculée sur la base du coefficient de Steinhaus (S17 in Legendre et Legendre, 1981). Parallèlement, les relations spatiales sont décrites par la liste des connexions entre stations voisines. La présence d'une connexion, traduisant une contiguïté spatiale, sera imposée comme contrainte au programme de groupement, lui dictant si telle station et telle autre peuvent être affectées au même groupe sous réserve que leur similarité l'autorise. Sur ces bases, le programme applique donc un algorithme agglomératif à liaison proportionnelle (avec un niveau de connexité, ou proportion des liens, fixé à 50 %). Le résultat

est une série de cartes, une pour chaque niveau de similarité. Dans cette série, une carte est sélectionnée, ce choix étant le fruit d'un compromis entre le nombre de groupes attendus et le niveau de similarité que l'on s'impose, lui-même conditionnant le nombre de stations retenues dans le groupement.

- Il est évident que l'adoption d'un seuil de similarité élevé est une garantie de l'homogénéité des groupes formés. Mais, inversement, si l'on est trop exigeant à ce niveau, on tend à ce qu'un grand nombre de stations ne soient pas prises en compte par le groupement - et donc restent isolées -, ce qui va à l'encontre du but recherché. En conséquence, notre choix s'est porté vers les seuils de similarité les plus élevés possibles, compte-tenu de nos données, mais qui n'excluent pas plus d'une dizaine de stations sur les 63 existantes. De plus, dans les différentes situations traitées, nous nous sommes efforcés de toujours travailler dans la même gamme de similarité (comprise en l'occurrence entre 0,35 et 0,45), de manière à faciliter les comparaisons entre cartes.

- Enfin, notons que, pour les besoins du tracé des lignes de séparations géographiques entre les groupes, les stations restées inclassées, au seuil de similarité retenu, ont été affectées aux groupes auxquels elles sont affiliées lors des étapes suivantes du classement, c'est-à-dire pour des niveaux de similarité plus faibles.

Parallèlement au traitement principal décrit ci-dessus, et en tant qu'aide à l'interprétation des structures spatiales ainsi révélées, un traitement complémentaire - centré cette fois sur les taxons et non plus sur les stations - a été réalisé pour chacune des campagnes d'échantillonnage : un dendrogramme a été construit sur la base du profil faunistique complet de la campagne considérée, d'après la méthode de Lance et Williams sur matrice de distance (D) entre taxons, où D est la distance de Hellinger (Amanieu *et al.*, 1981).

Contexte hydroclimatique des campagnes

Dans l'interprétation des structures biologiques spécifiques à chacune des campagnes d'échantillonnage, il sera fait appel à certaines données météorologiques et hydrologiques caractérisant le contexte hydroclimatique des périodes en question. Ces informations sont reportées dans le tableau 2. Elles sont extraites de documents ayant fait l'objet de rapports internes au programme Écothau :

- Millet B. (1986). Programme Écothau : note hydrologique d'aide à l'interprétation des deux premières campagnes spatiales, 30 pp.

- Millet B. (1987). Programme Écothau : 2^{ème} note hydrologique d'aide à l'interprétation des campagnes spatiales, 37 pp.

Circulation hydrodynamique intra-lagunaire

Un modèle numérique de circulation a été utilisé pour décrire la structure des écoulements stationnaires et la répartition des énergies dans le bassin de Thau (Millet, 1989). Le modèle choisi repose sur une formulation bidi-

Tableau 1

Liste des taxa et codes associés.

Taxonomic groups and their codes.

CODES	Groupes taxonomiques
SPAD CEP	<i>Spadella cephaloptera</i> Busch
PODO POL	<i>Podon polyphemoides</i> (Leuck.)
EVAD NOR	<i>Evadne nordmanni</i> Loven
CALA (N)	<i>Nauplius</i> de Calanoides
PARA PAR	<i>Paracalanus parvus</i> Claus
EURY AFF	<i>Eurytemora affinis</i> Poppe
EURY VEL	<i>Eurytemora velox</i> Lilljeborg
CENT PON	<i>Centropages ponticus</i> Karavaev
ACAR CLA	<i>Acartia clausi</i> Giesbrecht
ACAR DIS	<i>Acartia discaudata</i> Giesbrecht
ACAR BIF	<i>Acartia bifilosa</i> Giesbrecht
ACAR LAT	<i>Acartia latisetosa</i> Kriczaguin
ACAR MAR	<i>Acartia margalefi</i> Alcaraz
DIAC SP.	<i>Diacyclops</i> sp.
ACAN ROB	<i>Acanthocyclops robustus</i> (Sars)
OITH NAN	<i>Oithona nana</i> Giesbrecht
OITH HEL	<i>Oithona helgolandica</i> Claus
EUTE ACU	<i>Euterpina acutifrons</i> Dana
MYSID.	Mysidacés
OIKO DIO	<i>Oikopleura dioica</i> Fol
OBEL.	<i>Obelia</i> (méduses)
PHORO.	<i>Phoronis</i> (actinotroques)
SPIO (L)	Spionidés (larves)
CAPI (L)	Capitellidés (larves)
SYLL (L)	Syllides (larves)
ECHIN.	Échinides (<i>Echinopluteus</i>)
CIRR (N)	Cirripèdes (<i>Nauplius</i>)
CRAN (L)	Crangon (larves)
GAST PRO	Gastropodes prosobranches (larves)
GAST OPI	Gastropodes opistobranches (larves)
CARD (L)	Cardiidés (larves)
VEVE (L)	Vénéridés (larves)
CION (L)	<i>Ciona</i> (larves)
MUNN SP.	<i>Munna</i> sp.
GAMM SP.	<i>Gammarus</i> sp.
CYCL GRA	<i>Cyclopina gracilis</i> Claus
DACT TIS	<i>Dactylopodia tisboides</i> (Claus)
HARP LIT	<i>Haracticus littoralis</i> Sars
HARP FLE	<i>Haracticus flexus</i> Brady et Rob.
TISB SP.	<i>Tisbe</i> sp.
LONG MIN	<i>Longipedia minor</i> T. et A.Scott
CANU PER	<i>Canuella perplexa</i> T. et A.Scott
AMON NOR	<i>Amonardia normani</i> (Brady)
OSTRAC.	Ostracodes
NEMAT.	Nématodes

Tableau 2

Contexte hydroclimatique des campagnes d'échantillonnage.

Hydroclimatic context of the sampling campaigns.

	HYDROCLIMAT Faits marquants s'étant déroulés durant les jours précédant l'échantillonnage	CONSÉQUENCES sur le sens des échanges entre la lagune et la mer E : entrée d'eaux marines S : sortie d'eaux lagunaires
Campagne du 17 juin 1986	- <u>Pluviométrie</u> : précipitations nulles durant le mois précédant la campagne. - <u>Marée barométrique</u> : induisant un apport net d'eau de mer de 12 millions de m ³ (soit 5% du volume minimal de l'étang) au cours des 17 jours précédant la campagne. - <u>Vent</u> : de secteur Sud dominant (5m/s) du 14 au 16 juin.	Étang en phase de remplissage marqué par apports d'eaux marines => <u>Conditions dominantes</u> : E
Campagne du 21 octobre 1986	- <u>Pluviométrie et marée barométrique</u> : conditions instables (avec parfois effets antagonistes : apports d'eaux marines et continentales simultanés) ; renouvellement de 2,6% du volume minimal de l'étang. - <u>Vent</u> : - de fin septembre au 18 octobre : vent de secteur Est modéré. - du 18 au 20 octobre : vent de secteur Est. - du 20 au 21 : vent de secteur Nord-Ouest.	- Conditions d'entrée d'eaux marines dominantes (cf. vent) pendant les vingt jours précédant la campagne d'échantillonnage, jusqu'au 20 octobre. - du 20 au 21 octobre : amorce d'inversion du sens des échanges. => <u>Conditions dominantes</u> : E
Campagne du 6 février 1987	- <u>Pluviométrie et marée barométrique</u> : successions de plusieurs épisodes hydroclimatiques durant tout le mois précédant la campagne d'échantillonnage. Précipitations importantes entre le 2 et le 4 février. Sur les quatorze derniers jours avant l'échantillonnage, 3 % du volume de l'étang sont renouvelés (par apport d'eaux continentales et écoulement vers la mer). - <u>Vent</u> : fort mistral (40°) du 3 au 4/02, puis forte tramontane (120°) jusqu'au 6/02.	Bilan nul sur la quinzaine précédant l'échantillonnage, cependant le dernier épisode d'échanges intenses est représenté par une sortie des eaux lagunaires (du 2 au 6 février). => <u>Conditions dominantes</u> : S
Campagne du 19 mai 1987	- <u>Pluviométrie et vent</u> : pas d'influence notable sur l'hydrologie de l'étang durant le mois précédant l'échantillonnage. - <u>Marée barométrique</u> : induisant un important écoulement de vidange (les 3 et 4/05), suivi d'un remplissage (jusqu'au 11/05) d'égale importance : renouvellement de 6 % du volume total de l'étang.	Dernier épisode d'échanges (avant l'échantillonnage) : entrée d'eaux marines entre le 4 et le 11/05. => <u>Conditions dominantes</u> : E

mensionnelle classique des équations de la dynamique des fluides adaptées aux milieux peu profonds. Une résolution numérique semi-implicite en direction alternée (de type ADI) permet de traiter implicitement, à chaque demi-pas de temps, une composante horizontale de la vitesse ainsi qu'une élévation, et explicitement, la seconde composante de la vitesse (Leenderste, 1970 ; Leenderste *et al.*, 1971). Une discrétisation assez fine de l'espace (maillage carré de 250 m de côté), et dans le temps (pas de temps de 1 mn) est requise pour la stabilité du traitement numérique. Les termes advectifs non linéaires sont conservés en raison des gradients bathymétriques importants dans la lagune. Le phénomène de viscosité turbulente verticale est traité globalement à travers l'utilisation d'une tension de vent en surface et d'une tension de frottement sur le fond.

Afin de permettre une meilleure adéquation avec les observations biologiques, les résultats du modèle sont interprétés

en régime stationnaire, à partir de quatre situations de vent dominant statistiquement rattachées à une fréquence inter-annuelle. D'autre part, les valeurs de vitesse et de hauteur d'eau issues des simulations numériques sont traitées de manière synthétique à travers le terme H^2V^2 , défini au niveau de chaque maille comme le produit du carré de la hauteur d'eau et du carré de la vitesse moyennée sur la verticale. Ce terme est proposé pour tenter de traduire de façon globale une capacité d'échange au sein de la masse d'eau, à la fois selon les directions verticale et horizontale. En effet, ce terme renforce le rôle de la profondeur par rapport à la formulation classique d'une énergie caractéristique de maille, et se rapproche de la formulation analytique d'un coefficient effectif de dispersion horizontale par cisaillement décrit par Saffman (1962) et Bowden (1983) :

$$K_{xe} = 3.10^{-2}.H^2V^2/K_z,$$

avec K_z , le coefficient de diffusion turbulente verticale.

Étant données la forte intensité et la variabilité du régime des vents forçants, le phénomène de diffusion turbulente horizontale est en effet dominé par le phénomène de cisaillement induit par le gradient vertical de vitesse (Bowden, 1965 ; Nihoul *et al.*, 1980 ; Nihoul *et al.*, 1982).

L'utilisation, à titre expérimental, d'un tel terme de synthèse, permet de relier le comportement des organismes planctoniques aux phénomènes hydrodynamiques de dispersion dans les deux dimensions verticale et horizontale qui sont, localement, à l'origine des phénomènes écologiques de distribution et de recharge trophique.

RÉSULTATS ET DISCUSSION

Situations «instantanées» (par campagne)

Partition de l'étang en zones homogènes

Les cartes de la figure 3 représentent pour chacune des campagnes d'échantillonnage, le résultat de la partition de l'étang en zones faunistiques homogènes. Avec chacune de ces cartes sont indiqués, d'une part, le seuil de similarité associé et, d'autre part, le nombre de stations prises en compte dans le groupement présenté .

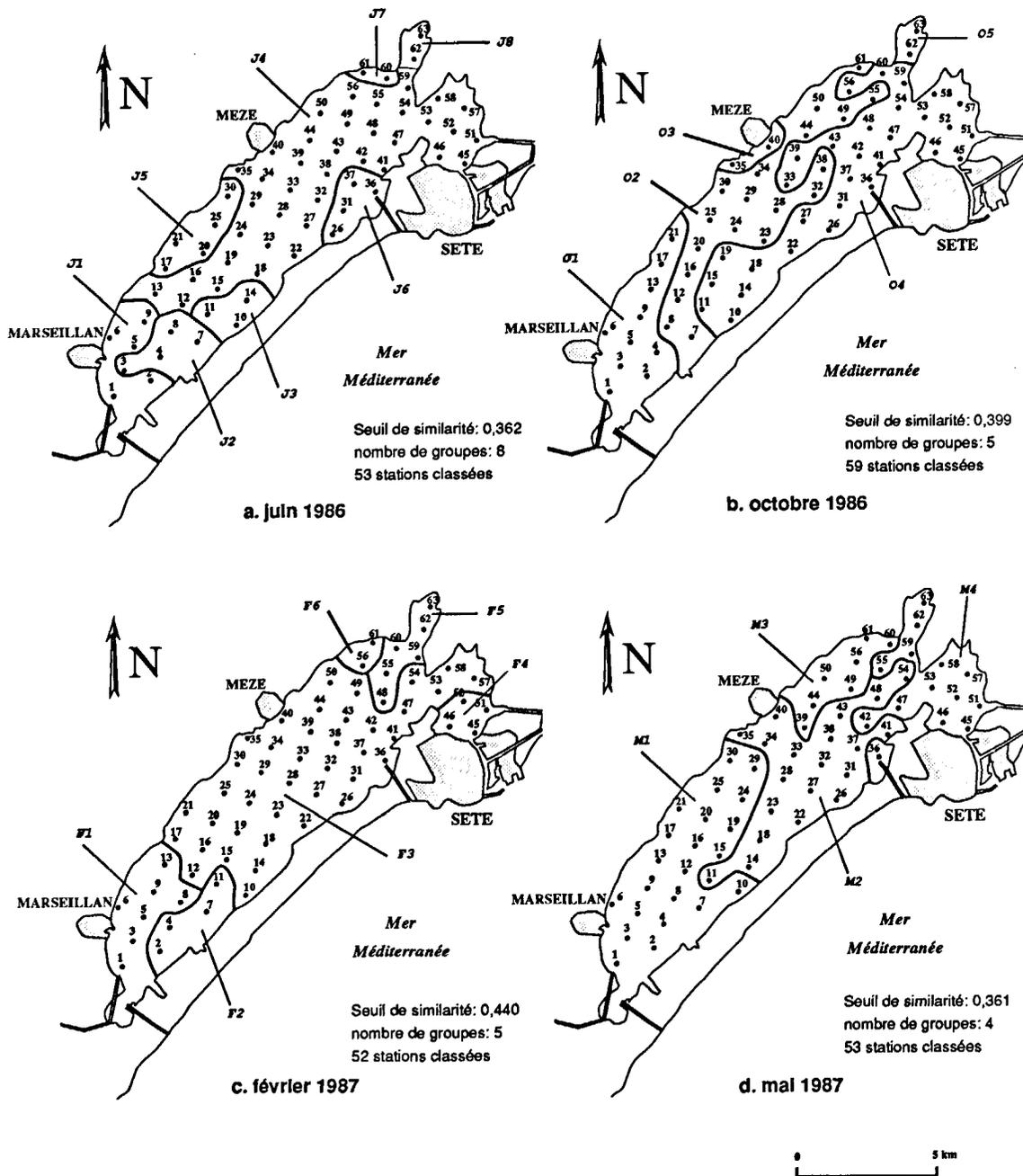
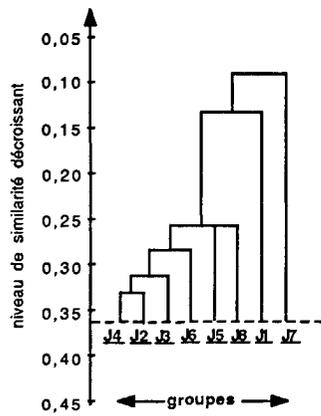
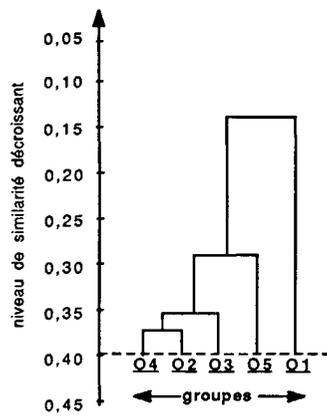


Figure 3

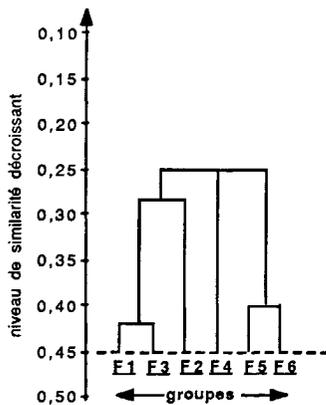
Zones de peuplements homogènes identifiées pour chacune des campagnes d'échantillonnage-groupements Biogéo.
 Repartition of the homogeneous zones for zooplankton communities at each sampling campaign-Biogeo clusters.



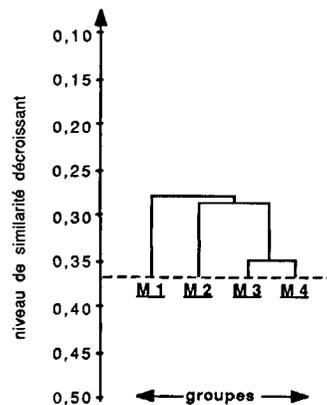
4.a. Campagne de juin 1986.
(groupes représentés figure 3.a.).



4.b. Campagne d'octobre 1986.
(groupes représentés figure 3.b.).



4.c. Campagne de février 1987.
(groupes représentés figure 3.c.).



4.d. Campagne de mai 1987.
(groupes représentés figure 3.d.).

Figure 4

Évolution des groupements Biogéo de la figure 3 en fonction des niveaux de similarité.
Evolution of the Figure 3 Biogeo clusters according to the similarity levels.

Sur un plan général d'abord, l'examen de cette figure 3 montre que les quatre zonation présentent entre elles de grandes différences, même si elles dérivent toutes du même schéma général suivant, résumé en deux points :

- 1) présence d'une vaste zone centrale homogène (J4 en juin, O2-O4 en octobre, F3 en février et M2 en mai) ; cette zone, occupant généralement la majeure partie du grand étang, est cependant assez nettement décalée vers le pôle oriental de la lagune, allant même parfois jusqu'à englober tout ou partie de l'étang des Eaux-Blanches (juin, octobre, février).
- 2) autour de cette zone principale, un nombre variable de zones satellites, de superficie le plus souvent modeste, et localisées, dans leur grande majorité, soit à l'extrémité occidentale de l'étang (J1, J2, J3, O1, F1, F2 et M1), soit le long de sa bordure nord (J5, J7, J8, O3, O5, F5 et F6).

A partir de la trame commune ainsi définie, trame somme toute très générale, les variations constatées d'une campagne à l'autre sont réelles. Ce constat pose d'emblée le problème de la pertinence de la recherche d'une zonation biologique stricte, établie à partir de variables pélagiques. La réponse à une telle question passe, dans un premier temps, par une analyse et une interprétation au cas par cas (*i. e.* une campagne après l'autre) :

- En juin, le nombre élevé de groupes formés - 8 au seuil 0,362 - confirme la relative hétérogénéité spatiale, déjà mise en évidence lors d'une étude des répartitions par espèce (Jouffre, 1989), qui caractérise la situation de cette campagne (fig. 3 a).

- En octobre (fig. 3 b), la zonation Biogéo révèle une situation globalement plus homogène qu'en juin : on n'a, en effet, plus que 5 groupes (contre 8 en juin), dans lesquels 59 stations sont prises en compte (contre seulement 53 en juin), ceci malgré l'adoption d'un seuil de similarité plus élevé (0,399 contre 0,362 précédemment). Ceci confirme ce qui avait été constaté par ailleurs, au regard des répartitions spatiales d'organismes ou d'indices démographiques (Jouffre, 1989). En fait, la figure 3 b montre principalement trois zones (O1, O2 et O4) disposées en diagonale sur la longueur de l'étang.

- En février, la procédure Biogéo permet de distinguer six zones (F1 à F6, fig. 3 c), au seuil de similarité 0,440. Parmi les 21 catégories taxonomiques recensées, le nectobenthos prend une importance non négligeable, le méroplancton est très réduit et l'holoplancton se diversifie moins en espèces qu'au printemps et en automne. Par rapport aux campagnes précédentes, le zooplancton total est aussi beaucoup moins abondant.

- En mai, soit peu après la période hivernale, le zooplankton se diversifie à nouveau, avec 30 catégories taxonomiques identifiées, sans parvenir encore au niveau de juin 1986 (37 catégories). La zonation établie par Biogéo, pour cette campagne de mai (fig. 3 d), distingue quatre zones (M1 à M4) au seuil de similarité 0,365.

Il est à noter que, si les groupes cartographiés pour chaque campagne sont présentés comme étant homogènes sur le plan faunistique, ceci n'exclut évidemment pas une certaine variabilité interne (d'une station à l'autre au sein d'un même groupe). De plus, si cette homogénéité moyenne intra-groupe est perceptible au niveau global des peuplements, elle l'est beaucoup moins pour les espèces prises individuellement, la caractérisation de chaque groupe faisant intervenir généralement, non pas un seul, mais des combinaisons de taxons. Ainsi il est le plus souvent difficile de retrouver la trace d'une telle partition au niveau individuel des espèces, celles-ci n'obéissant d'ailleurs pas toutes au même schéma de répartition. Dans un tel contexte, les lignes de séparation entre zones ne doivent pas être considérées comme des coupures nettes. En d'autres termes, les cartes présentées (fig. 3) doivent donc être «lues» comme montrant des zones «aux contours flous», ce qui, d'ailleurs, cadre mieux avec le caractère pélagique des peuplements auxquels elles se réfèrent.

Cette notion de continuité entre groupes adjacents nous a suggéré l'idée, à partir de cette partition statique de l'étang, de rechercher les affinités entre les différentes zones en présence, et ainsi d'accéder à une vision un peu plus complète et plus objective de ce découpage. En faisant décroître les niveaux de similarité, on assiste à la fusion progressive des groupes en accord avec leur ressemblance. Les résultats de ce traitement sont présentés, sous forme de dendrogrammes, sur la figure 4.

Il est intéressant de remarquer (fig. 4) que dans trois cas sur quatre (juin, octobre et mai), les liens de ressemblance entre les différentes zones identifiées ne sont pas quelconques, mais semblent au contraire bien organisés (forme en escalier du dendrogramme). Dans cette organisation, le «groupe numéro 4» (respectivement J4, O4 et M4) joue un rôle particulier. C'est lui, en effet, qui, au fil des similarités décroissantes, absorbe successivement chacun des autres membres de sa partition de départ. Tout se passe donc comme si on était en présence d'une diffusion faunistique à partir de ce groupe 4. Or, dans notre notation, la zone 4 est précisément celle qui se trouve au débouché des canaux de Sète (voir fig. 3). Par conséquent, on peut raisonnablement émettre ici l'hypothèse que cette «diffusion» n'est autre que la marque des apports marins *via* Sète. Sous cette hypothèse, dans les trois cas en question, le rattachement progressif des différentes zones à l'ensemble 4, doit alors être interprété comme l'inverse de leur degré de confinement par rapport à la mer.

Seul le cas de la campagne de février, soit le dendrogramme 4 c, montre une configuration fondamentalement différente des précédentes : aucun des six groupes n'occupe une place privilégiée (pas de structure ordonnée en escalier). Le groupe situé au débouché des canaux de Sète (F4), en particulier, reste isolé jusqu'à la fusion complète de la partition.

Donc, si influence marine il y a, celle-ci ne semble pas devoir se propager de manière significative au-delà de F4. Les nouvelles zones qui se dégagent au fil des regroupements sont constituées par les ensembles suivants : d'une part F1 + F3 + F2, et d'autre part F5 + F6. Elles se développent donc à partir de positions lagunaires plutôt confinées. Par rapport aux autres cas, l'organisation spatiale des peuplements de février suggère l'hypothèse d'un étang placé en période d'influence marine faible.

Profil faunistiques associés à chaque campagne

A partir des mêmes données zooplanctoniques, une analyse s'intéressant, cette fois, à la composition faunistique en elle-même, c'est-à-dire avec une toute autre approche que celle purement spatiale employée précédemment, a permis d'obtenir certains résultats en rapport avec l'écologie des espèces : pour chacune des campagnes, les figures 5 à 8 traduisent - sous forme de dendrogrammes dans lesquels les taxons sont représentés par leurs codes définis dans le tableau 1 - les affinités entre les différents taxons recensés, au sens de leur occurrence ou non dans les mêmes relevés, et donc du degré de concordance de leurs répartitions dans la lagune.

L'observation de ces figures révèle un point tout à fait remarquable : un important clivage divise, en effet, très nettement chaque dendrogramme, et donc les peuplements associés, en deux sous-ensembles principaux (notés Ai et Bi, où $i = 1$ à 4 selon les campagnes). Tout se passe donc comme s'il y avait chaque fois, à l'échelle de l'ensemble de la lagune, une confrontation entre deux types de communautés zooplanctoniques. Un examen de la composition taxonomique des groupes Ai et Bi nous permet de préciser cela. En effet, des connaissances bibliographiques sur l'écologie des espèces impliquées et, parallèlement, nos travaux antérieurs (sur un transect le long du grau de Pisse-Saumes (fig. 1 ; Jouffre, 1989), nous fournissent des éléments d'identification des deux sous-ensembles en opposition. De ce point de vue, même sans entrer dans le détail de l'écologie de tous les taxons impliqués dans ces groupements (voir pour cela Jouffre, 1989), on peut dire que trois campagnes sur quatre reposent sur une logique commune quant à l'interprétation de l'opposition Ai-Bi : ce sont, ici encore, juin, octobre et mai.

En effet :

- d'un côté, la composition des groupes A1, A2 et A4, révèle un peuplement à tendance «lagunaire-confinée» assez marquée, puisqu'on y trouve, en particulier, un grand nombre d'organismes à écologie necto-benthique reconnue comme les nématodes (NEMAT.), les ostracodes (OSTRAC.), *Munna* sp. (MUNN SP.), différents polychètes tels que les *Syllidae* (SYLL (L)) ou les capitellidés (CAPI (L)), certains copépodes tels que *Tisbe* sp. (TISB SP.), *Harpacticus littoralis* (HARP LIT), *Dactylopodia tisboides* (DACT TIS) et *Longipedia minor* (LONG MIN), ou encore, parmi les copépodes holoplanctoniques du genre *Acartia*, les espèces les plus caractéristiques, d'un confinement marqué comme *A. bifilosa* (ACAR BIF), ou du milieu lagunaire en général comme *A. margalefi* (ACAR MAR), en octobre et mai lorsque *A. bifilosa* est absent ;

En février, par contre, le clivage principal A3-B3 paraît être de nature différente. En effet, si le groupe A3 peut révéler, dans son ensemble, un caractère plutôt confiné (malgré la présence des mysidacées (MISID.) et celle des larves de prosobranches (GAST PRO), le groupe B3, pour sa part, ne peut, en aucun cas, représenter la tendance inverse, puisqu'on y trouve un mélange parfait entre des organismes de milieux confinés comme *Tisbe* sp. (TISB SP.), *Harpacticus flexus* (HARP FLE), des nématodes (NEMAT.) ou même *Acartia margalefi* (ACAR MAR), et d'autres organismes caractéristiques de milieux plus ouverts comme *Acartia discaudata* (ACAR DIS), *Acartia clausi* (ACAR CLA) ou les larves de cirripèdes (CIRR (N)). Il est à noter par ailleurs que le relevé de la liste taxonomique de cette campagne de février montre une proportion d'espèces necto-benthiques relativement élevée. Ceci peut, pour une part importante, s'expliquer par un effet saisonnier, mais on pourrait y voir également la marque d'un certain confinement par rapport à la mer. Quoi qu'il en soit, la simple constatation, à l'échelle de l'ensemble de l'étang, d'un mélange assez poussé entre les organismes d'origine marine et les faunes autochtones, peut être interprétée comme la traduction d'une faiblesse relative et conjoncturelle de l'impact des apports marins par rapport à ce qui a pu être constaté à propos des trois autres campagnes.

Par conséquent on peut dire, après analyse du profil taxonomique global de chacune des campagnes, que l'opposition principale Ai-Bi, liée à l'écologie des espèces, traduit une influence marine très présente dans trois cas sur quatre (juin, octobre et mai), alors qu'inversement celle-ci cesse d'être le facteur dominant dans la quatrième situation (février).

Discussion

Il est intéressant de remarquer que notre hypothèse d'une balance entre degré de confinement et apports marins comme facteur essentiel de la logique de répartition des peuplements zooplanctoniques dans la lagune, a été émise initialement au seul regard de l'organisation spatiale des peuplements (via la zonation Biogéo et son évolution), mais sans avoir recours, ni à l'écologie des espèces impliquées, ni aux données hydrologiques des campagnes considérées. La confrontation des résultats issus de l'analyse par Biogéo avec les données de ces deux nouvelles approches peut apporter des enseignements intéressants, en particulier sur la validité de l'hypothèse émise.

Concernant le premier aspect (écologie des espèces), on vient de voir, à la section précédente, que l'interprétation écologique des profils faunistiques globaux des campagnes permettait un recoupement parfait avec les conclusions issues de l'observation des zones homogènes et de leur agencement.

De la même manière, un retour au tableau 2, résumant le contexte hydroclimatique des campagnes, permet une confirmation de ce qui était déduit d'un raisonnement tenu à partir de l'analyse de ces zones de peuplements homogènes. En effet, aux trois dates pour lesquelles l'observation des partitions Biogéo avait suggéré l'empreinte d'une influence marine prépondérante, les relevés hydroclima-

tiques des campagnes en question (tab. 2) attestent que l'étang se trouvait effectivement en phase d'entrées d'eaux marines dominantes. Un raisonnement analogue appliqué à l'observation de la quatrième situation (février) avait suggéré l'hypothèse inverse (structure caractéristique d'une influence marine faible) : cette hypothèse se trouve encore confirmée par un contexte hydroclimatique dominé, cette fois, par une situation de sortie des eaux lagunaires vers la mer (tab. 2).

Dès lors, les zonations pélagiques «instantanées» proposées à partir des peuplements zooplanctoniques (fig. 3) peuvent difficilement être considérées comme artéfactuelles : leur signification est à rechercher, à court terme, dans l'impact de la balance entrée-sortie des échanges avec la mer, impact qui se répercute sur l'organisation spatiale des peuplements à l'échelle de toute la lagune, même si, en terme de volume d'eau, ces échanges ne représentent généralement que quelques pourcents du total de l'étang (tab. 2).

De plus, il semble que, dans certains cas, les structures spatiales mises en place puissent persister postérieurement à la contrainte elle-même. Parmi nos exemples, la campagne de mai en est l'illustration : pour cette campagne, en effet, le dernier épisode d'échanges - en l'occurrence une entrée d'eaux marines - avait cessé quelques jours avant notre échantillonnage (voir tab. 2). On a vu, malgré cela, que sa trace était toujours perceptible dans l'organisation des zones Biogéo relatives aux peuplements zooplanctoniques. Cette constatation rejoint la notion d'«histoire» antérieure des communautés zooplanctoniques inscrite dans leur degré d'organisation ; cette notion a notamment été évoquée par Arfi et Patrìti (1988). Ici, à propos de l'organisation des répartitions spatiales observées à l'échelle de l'ensemble de la lagune, il s'agit d'une «mémoire» (ou d'une trace de l'histoire) à court terme (les quelques jours précédents).

Situation moyenne

Zonation zooplanctonique

La présentation parallèle des quatre zonations Biogéo «instantanées» associées à chacune des campagnes d'échantillonnage, en révélant des configurations passablement différentes les unes des autres, a posé le problème de la pertinence d'une zonation biologique dans un cas comme celui-ci (variable pélagique et échelle de quelques kilomètres). L'analyse successive de chacune des situations rencontrées a permis cependant de se rendre compte que telle ou telle zonation, en dépit de son caractère éphémère, n'était pas le simple fruit du hasard, mais était au contraire la marque de la contrainte hydrodynamique du moment. En particulier, le sens des échanges d'eaux entre l'étang et le littoral marin semble jouer un rôle moteur dans la structuration faunistique de ce milieu, laquelle peut, par conséquent, se voir totalement modifiée en l'espace de quelques jours, à la suite d'une inversion de l'écoulement des eaux. Nous n'attribuons donc aucune signification «saisonnière» aux cartes produites pour chacune des quatre campagnes. Dans ces conditions, il devient délicat de définir, en termes de zones de peuplements homogènes, une partition de

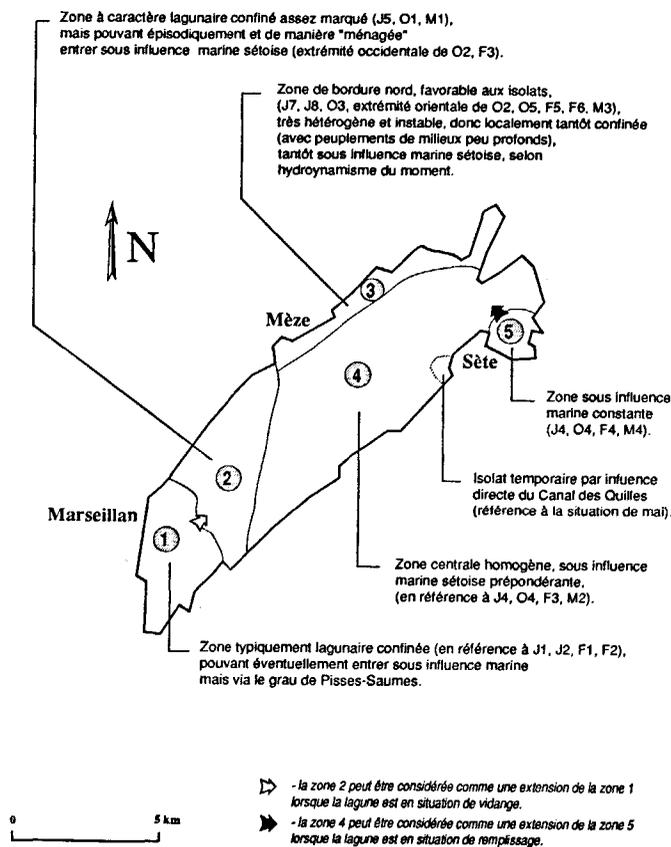


Figure 9

Zonation écologique de l'étang de Thau du point de vue de ses peuplements zooplanctoniques.

Ecological zonation, according to zooplankton community locations of the Thau lagoon.

l'étang qui reste valable à long terme. Cependant, si l'on raisonne en termes de tendance, on peut s'affranchir de la composante conjoncturelle et proposer une zonation écologique moyenne (fig. 9), c'est-à-dire dont les limites de validité n'imposent pas de restriction temporelle.

Ce nouveau découpage distingue, non plus des zones homogènes en tant que telles, mais plutôt de «comportement» homogène, c'est-à-dire potentiellement susceptibles d'évoluer de manière cohérente au cours du temps et vis-à-vis des fluctuations des conditions environnementales. Sa justification repose sur la superposition des quatre situations ponctuelles précédentes et sur l'intégration de l'interprétation de chacune d'elles (les quatre campagnes dont nous disposons, étant donné leur diversité, sont supposées constituer un échantillon satisfaisant des différents types de situation possibles). A ce stade, il est bon de nous replacer dans le contexte d'Écothau, et en rapport avec l'objectif initial évoqué en introduction (cartographie pour réduction ultérieure de l'effort d'échantillonnage). La carte figurée ici (fig. 9) représente, en ce qui concerne la «variable zooplancton», le pendant de celles concernant chacune des autres variables prises en compte pour la modélisation du système (Legendre *et al.*, 1989), cartes produites également à partir des données de la première phase du programme.

Au même titre que ces dernières, la présente partition de l'étang en fonction de ses peuplements zooplanctoniques, a donc constitué un des critères de stratification pour l'échantillonnage relatif à la seconde phase du programme, chacun des zones définies ici ayant été prise en compte par au moins une station.

A ce propos, nous aurions pu envisager une méthode plus directe pour répondre à ce même objectif (zonation zooplanctonique moyenne) : *i. e.* mettre en oeuvre la procédure Biogéo à partir d'une matrice de similarité entre stations, calculée globalement sur l'ensemble des relevés (et non plus sur ceux d'une seule campagne). Une telle démarche, fondée sur la fusion complète des quatre campagnes, devrait certes générer un état moyen par excellence, mais elle nous a semblé un peu dangereuse, compte-tenu de la plasticité - que nous supposons grande - de la répartition spatiale de notre «variable». En effet, pour passer d'une zonation donnée à une autre, *a fortiori* si elles sont très différentes, il existe une infinité de voies possibles. En la matière, toute situation se voulant «moyenne» ne représente donc qu'un intermédiaire théorique, intermédiaire dont il est pratiquement impossible de contrôler s'il peut avoir ou non une existence effective à un moment ou à un autre. Pour cette raison, nous avons préféré nous appuyer sur l'étape de représentation individuelle de chacune des campagnes, correspondant donc à des situations réelles, et permettant de plus une interprétation en rapport avec les conditions environnementales (en l'occurrence l'hydrodynamisme, comme on a pu le voir). Par sa construction, issue d'une synthèse plus que d'un calcul, la carte proposée (fig. 9) tire parti de cette interprétation-là, et, à ce titre, présente certaines garanties de fiabilité ; c'est pourquoi elle nous semble la plus adéquate pour l'objectif visé.

Néanmoins, en dépit des réserves émises, nous avons considéré l'emploi de la deuxième démarche comme pouvant également s'avérer profitable, en l'envisageant toutefois dans une optique légèrement différente de la précédente. Sa mise en oeuvre a donc été faite (fig. 10) dans un souci d'approfondir notre investigation des grands traits de l'organisation spatiale de ces peuplements, et sous l'hypothèse que les structures les plus robustes devraient, malgré tout, émerger d'un traitement qui reste rigoureux, même s'il peut être considéré comme un peu aveugle. Dans cette optique, ce n'est plus tellement sur la caractérisation des différentes zones ainsi révélées que nous porterons notre attention, mais plutôt sur l'identification des lignes de séparation les plus marquées, c'est-à-dire en essayant de dégager le côté le plus stable de la structure observée. Dans sa présentation, la figure 10 est articulée en conséquence :

- Une première carte (fig. 10 a) représente le découpage obtenu selon les critères définis pour les cartes établies par campagne. Par rapport à la zonation de la figure 9, on retrouve ici (fig. 10 a) la même architecture générale, avec, en particulier, un clivage diagonal séparant les moitiés occidentale et orientale de l'étang. En revanche, le morcellement de la partie «marseillannaise» (occidentale) doit être considéré avec davantage de discernement. Ainsi, et ceci bien que cette hétérogénéité plus grande de la partie occidentale par rapport à la partie orientale présente une

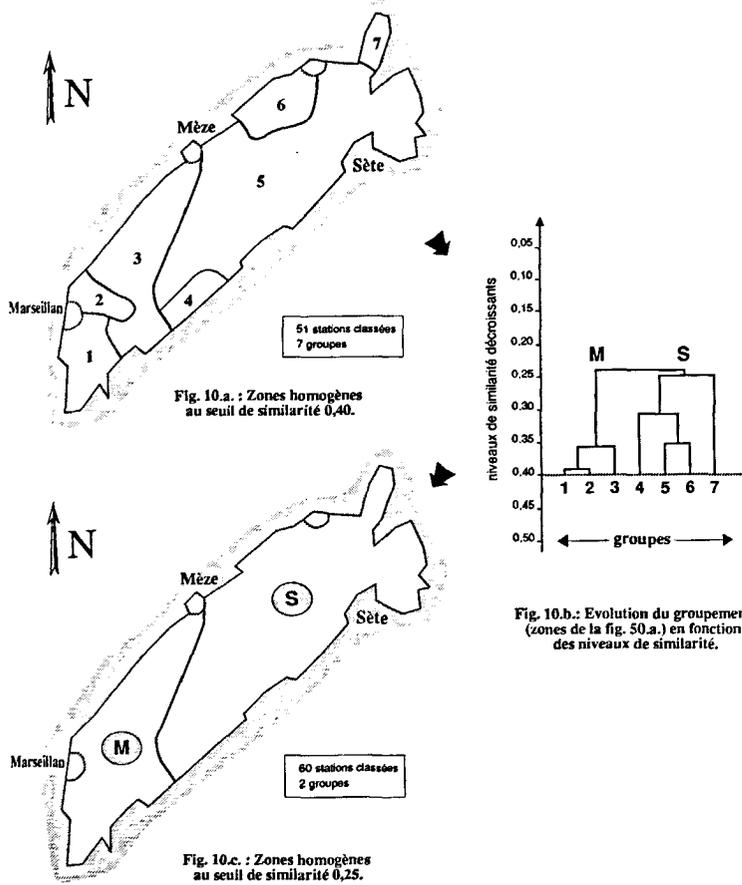


Figure 10

Zonation Biogéo globale du zooplancton dans l'étang de Thau : situation moyenne sur l'ensemble du cycle annuel.

Zooplankton global Biogeo zonation of the Thau lagoon: mean situation.

certaine réalité écologique (avec, en zone 1, influence du grau ; en 2 influence urbaine ; en 3, impact des parcs) le détail du découpage lui-même (les limites entre ces différentes petites zones) ne doit pas - à notre avis - être interprété de manière trop stricte ou trop figée.

- Cette impression se voit d'ailleurs confirmée par la figure 10 b, qui permet de se rendre compte de la «robustesse» des différents clivages. En effet, lorsque l'on progresse en direction des niveaux de similarité décroissants, on tend vers la fusion des zones, les clivages persistant d'autant plus longtemps qu'ils matérialisent des différences de plus en plus marquées. De ce point de vue, le cas extrême est représenté par la figure 10 c. Sur cette carte, ne persiste plus (au niveau de similarité 0,25) qu'une séparation diagonale de l'étang entre une zone proche de Marseillan (notée M) et une zone à proximité de Sète (S) [remarque : les lignes pointillées marquent le cas particulier de stations restant inclassées au seuil de similarité 0,25, i. e. même après la fusion de S et M dans un seul grand groupe recouvrant l'ensemble de l'étang]. Il n'est d'ailleurs rien d'étonnant à cela, cette «structure en diagonale» de l'étang ayant déjà été évoquée - outre dans la zonation de la figure 9 - dans un travail précédent traitant des répartitions zooplanktoniques par espèces (Jouffre, 1989), mais aussi pour d'autres variables pélagiques comme celles concernant les

peuplements phytoplanctoniques (Jacques *et al.*, 1988 ; Frisoni et Jarry, 1989).

Zonation hydrodynamique

La figure 11 représente la répartition spatiale du terme H^2V^2 précédemment décrit, et qui traduit une capacité d'échange au sein de la masse d'eau. Il est évident que l'utilisation d'un terme aussi synthétique que H^2V^2 , qui ne se rattache à aucune formulation classiquement reconnue, ne peut être envisagée qu'à titre expérimental dans une étude écologique. La conception de ce terme, qui privilégie à la fois les phénomènes d'échanges verticaux et horizontaux, permet de décrire simultanément, le long d'une même échelle de valeurs, les comportements des zones lagunaires peu profondes, fortement débitantes, et des zones lagunaires profondes, faiblement débitantes. Cette approche permet de s'affranchir ainsi du caractère limitant de la conception bidimensionnelle en plan du modèle. La poursuite de ce type d'approche est encouragée par la richesse d'information obtenue par l'utilisation du terme H^2V^2 dans des études actuellement menées par notre équipe sur la biodéposition organique, la répartition de la matière organique sédimentaire et l'écologie du macrobenthos, dans différents milieux lagunaires et côtiers (étang de Thau, étang du Prévost, golfe de Fos, lac Nokoué (Bénin)).

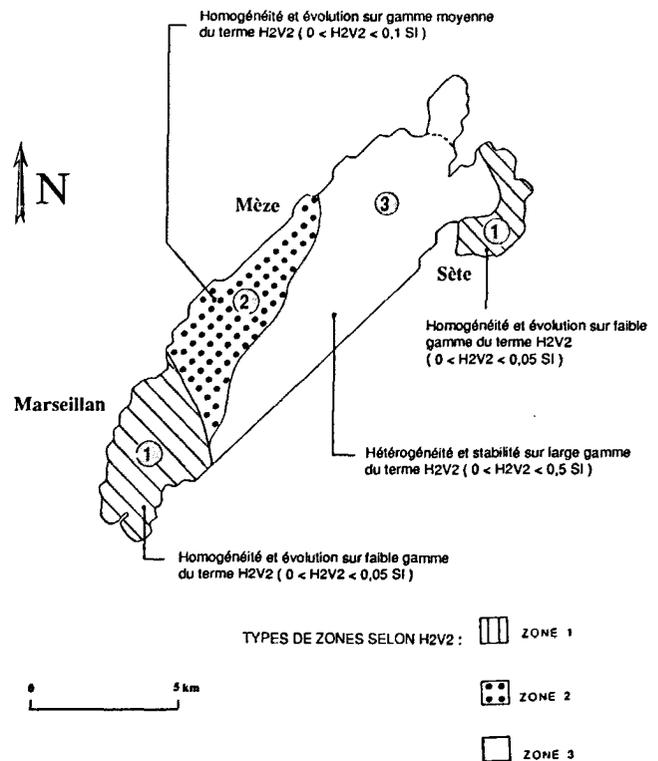


Figure 11

Zonation hydrodynamique du terme H^2V^2 (d'après Millet 1989).

Hydrodynamic zonation of H^2V^2 term (after Millet 1989).

La spatialisation présentée sur la figure 11 prend en compte la probabilité d'apparition des différentes gammes de valeurs du terme H^2V^2 , et permet de proposer par conséquent une partition atemporelle du bassin de Thau en fonction de ses caractéristiques hydrodynamiques dominantes, le long d'une ligne diagonale Nord-Sud. Les phénomènes de distribution domineraient dans la partie occidentale de la lagune, dans laquelle une circulation rapide et unidirectionnelle des masses d'eaux s'accompagne de faibles valeurs de dispersion horizontale par cisaillement. Au contraire, les phénomènes d'échanges et de recharges seraient dominants dans la partie orientale de la lagune, dans laquelle une circulation hétérogène giratoire s'accompagne des plus fortes valeurs de dispersion horizontale par cisaillement (Millet, 1989). Cette spatialisation de type probabiliste (atemporel) peut de ce fait être mise en parallèle avec la zonation biologique, elle-même atemporelle, proposée pour les peuplements zooplanctoniques (fig. 9).

Discussion

La très grande ressemblance entre les deux zonations hydrodynamique et biologique présentées ci-dessus (fig. 9 et 11) constitue un point tout à fait remarquable. Étant donné que ces cartes ont été construites à partir de deux ensembles de données totalement indépendants, aussi bien de par leur nature (biologique *vs.* physique), que de par leur origine (échantillonnage *vs.* simulation), on peut trouver, dans la concordance des deux zonations, des arguments de validation mutuelle de l'une par l'autre. Au-delà de cet aspect, un tel résultat apporte aussi une certaine garantie sur le fait que les phénomènes physiques pris en compte dans le modèle hydrodynamique (Millet, 1989) sont parmi ceux qui interviennent avec poids dans la dispersion intra-lagunaire des particules zooplanctoniques, et donc dans la structuration spatiale des peuplements en question. Or toute modélisation étant par nature «réductionniste», une telle vérification n'était pas superflue ; d'ailleurs ce cas de convergence entre ces deux ensembles de données d'origines totalement différentes, allant même au-delà de nos espérances, nous a encouragé à intégrer les données de simulation hydrodynamique dans la formulation d'un modèle écologique de répartition spatiale du zooplancton (modélisation statistique par analyse des coefficients de direction ; Jouffre, 1989)

CONCLUSION

Du point de vue de ses peuplements zooplanctoniques, l'étang de Thau se divise donc selon une diagonale, en une zone occidentale assez confinée, et une zone orientale, sous influence marine très marquée. C'est sans doute là l'un des points majeurs de la zonation faunistique (zooplanctonique) de ce milieu. Pour le reste, différentes structures spatiales peuvent périodiquement se mettre en place : leur signification doit être envisagée à courte échelle de temps (quelques jours), ce niveau d'organisation n'ayant pas révélé de structure saisonnière particulière.

A court terme donc, le sens des échanges d'eaux avec la mer joue un rôle privilégié, structurant et déstructurant - au gré de ses inversions - l'organisation spatiale du plancton à l'échelle de l'ensemble de la lagune. Ceci est d'autant plus remarquable qu'en terme d'échanges hydrodynamiques mer-étang, ces flux sont relativement modestes vis-à-vis du volume global de l'étang (quelques pourcents). Cependant, ils suffisent à tout remodeler ! Cette sensibilité du compartiment zooplanctonique à une contrainte hydrodynamique faible, exercée sur l'ensemble de l'écosystème, apparaît comme une caractéristique essentielle du matériel biologique en question.

A plus long terme, on constate également que la répartition intra-lagunaire moyenne du zooplancton coïncide avec la répartition interne des caractéristiques hydrodynamiques de la lagune. Ce type de résultat encourage l'introduction de descripteurs hydrodynamiques dans la modélisation des processus biologiques en milieu aquatique, démarche qui a déjà été suivie dans le cadre du programme Écothau (Jouffre, 1989 ; Jarry, 1990).

Donc, même si au premier abord la variabilité inter-campagne des zonations zooplanctoniques obtenues nous a conduits à poser la question de la signification d'une zonation biologique dans un cas comme celui-ci (variable pélagique et échelle de quelques kilomètres), le recours à des données de l'environnement météorologique et hydrodynamique a conforté nos hypothèses interprétatives des structures observées, aussi bien au niveau instantané qu'au niveau moyen. Et, dans une certaine mesure, cela a permis de valider les zonations zooplanctoniques obtenues à ces deux échelles temporelles, et ceci de manière plus nette que ce que nous avons pu constater lors de confrontations avec d'autres variables biologiques, aussi bien pélagiques - sels nutritifs (Casellas *et al.*, 1990) ; phytoplancton (Jacques *et al.*, 1988) ; bactéries (Lebaron, 1989) - que benthiques - macroflore (Lauret, 1989) ; macrofaune (Dutrieux, comm. pers.) -, échantillonnées aux mêmes périodes dans l'étang de Thau (Legendre *et al.*, 1989). Entre ces dernières et les variables zooplanctoniques, la convergence des schémas de répartition s'arrête, dans les meilleurs des cas, au constat d'une séparation diagonale de l'étang (zone sétoise *vs.* zone marseillannaise), telle qu'évoquée plus haut.

Remarquons pour finir que cette forte dépendance - aussi bien à court qu'à long terme - du zooplancton vis-à-vis des contraintes hydrodynamiques, même faibles, est d'ailleurs en accord avec d'autres travaux, en planctonologie, qui insistent également sur l'importance des processus physiques [citons par exemple : concernant le phytoplancton, de Lafontaine et Peters (1986), et concernant le zooplancton, Dodson (1979), Alcaraz (1983), de Lafontaine *et al.* (1984) et Binet (1984)]. Dans ce contexte, il semble d'ailleurs qu'au niveau de la communauté scientifique internationale, se développe une prise de conscience nouvelle, reconsidérant à la hausse l'importance des processus physiques, et marquant du même coup la nécessité de mieux les prendre en compte dans les travaux à venir en planctonologie (Razouls, 1988).

Remerciements

Le programme Écothau - dont la présente publication est la contribution n°15 - bénéficie d'une aide financière tripartite du CNRS (PIREN), du Ministère de l'Environnement (SRETIE) et de l'IFREMER (DERO). Outre ces institutions, les auteurs tiennent à remercier les 54 chercheurs et techniciens qui participent à la réalisation de ce programme.

RÉFÉRENCES

- Alcaraz M. (1983). Coexistence and segregation of congeneric pelagic copepods : spatial distribution of the *Acartia* complex in the ria of Vigo (NW of Spain). *J. Plankt. Res.*, **5**, 6, 891-900.
- Amanieu M. (1973). Écologie et exploitation des étangs et lagunes saumâtres du littoral français. *Annls Soc. R. zool. Belg.*, **103**, 1, 79-94.
- Amanieu M. (1981). Aménagement des ressources vivantes dans la zone littorale de la Méditerranée. in : *Actes Colloques CGPM, Studies Review General Fishing Council Mediterranean*, **58**, 364 pp.
- Amanieu M., P.L. Gonzales et O. Guelorget (1981). Critères de choix d'un modèle de distribution d'abondances. *Acta Oecologica, Oecol. gen.*, **2**, 3, 365-286.
- Amanieu M. et G. Lasserre (1982). Organisation et évolution des peuplements lagunaires. in : *Actes du Symposium international sur les lagunes côtières, SCOR/IABO/Unesco, Bordeaux*, 8-14 septembre 1981, *Oceanologica Acta*, vol. sp. n° 3, 201-213.
- Amanieu M., P. Legendre, M. Troussellier et G.-F. Frisoni (1989). Le programme Écothau : théorie écologique et base de la modélisation. *Oceanologica Acta*, **12**, 3, 189-199.
- Ambrogi R., L. Curti et V. Parisi (1985). Le ricerche ecologiche nel delta del Pô : stato delle conoscenze, problemi, obiettivi e coordinamento. *Nova Thalassia, suppl. 2*, **7**, 7-26.
- Arfi R. et G. Patrifi (1987). Impact d'une pollution urbaine sur la partie zooplanctonique d'un système néritique (Marseille-Cortiou). *Hydrobiologia*, **144**, 11-23.
- Bellan G. (1986). Écologie littorale méditerranéenne, *Bull. Ecol.*, **18**, 262 pp.
- Binet D. (1984). Copépodes planctoniques du lagon de Nouvelle-Calédonie : facteurs écologiques et associations d'espèces. *Mar. Biol.*, **82**, 143-156.
- Bowden K.F. (1965). Horizontal mixing in the sea due to a shearing current. *J. Fluid Mech.*, **21**, 83-95.
- Bowden K.F. (1983). *Physical Oceanography of coastal waters*, Ellis Horwood Series in Marine Sciences, Ellis Horwood Ltd. Publ.
- Carlson D.J. (1983). Dissolved organic materials in surface microlayers: temporal and spatial variability and relation to sea state, *Limnol. Oceanogr.*, **28**, 415-431.
- Carrada C.G., V.U. Ceccherelli et I. Ferrari (1987). Les lagunes italiennes. *Bull. Ecol.*, **18**, 2, 149-158.
- Casellas C., G. Pena, B. Picot, S. Illes et J. Bontoux (1990). Structure spatiale des sels nutritifs au sein d'un écosystème lagunaire: l'étang de Thau. *Wat. Res.*, **12**, 1479-1489.
- Cassie R.M. (1960). Factors influencing the distribution pattern of plankton in the mixing zone between oceanic and harbor waters. *N.Z. J. Sci.*, **3**, 26-50.
- Cassie R.M. (1962). Frequency distribution models in the ecology of plankton and other organisms. *J. Anim. Ecol.*, **31**, 65-92.
- Cassie R.M. (1972). Fauna and sediments of an intertidal mud-flat: An alternative multivariate approach. *J. expl mar. Biol. Ecol.*, **2**, 55-64.
- Ceccherelli V.U., G. Colombo, I. Ferrari, V. Gaiani et R. Rossi (1985). Ricerche ecologiche nella Sacca di Scardovari. *Nova Thalassia, suppl. 2*, **7**, 341-363.
- Cury P. et C. Roy (1989). Optimal environmental window and pelagic fish recruitment success in upwelling areas. *Can. J. Fish. aquat. Sci.*, **46**, 670-680.
- de Lafontaine Y. et R.H. Peters (1986). Empirical relationship for marine primary production: the effect of environmental variables. *Oceanologica Acta*, **9**, 1, 65-72.
- de Lafontaine Y., Sinclair M., M.I. El-Sabbh, C. Lassus et R. Fournier (1984). Temporal occurrence of ichthyoplankton in relation of hydrographic and biological variables at a fixed station in the St Lawrence Estuary. *Estuar. coast. Shelf Sci.*, **18**, 177-190.
- Demers S., J.C. Therriault, E. Bourget et A. Bah (1987). Resuspension in the shallow sublittoral zone of a macrotidal estuarine environment: wind influence. *Limnol. Oceanogr.*, **32**, 327-339.
- Dessier A. (1983). Variabilité spatiale et saisonnière des peuplements épipelagiques des copépodes du Pacifique tropical Sud et équatorial (Est-Pacifique). *Oceanologica Acta*, **6**, 1, 80-103.
- Dodson S.I. (1979). Body size pattern in arctic and temperate zooplankton. *Limnol. Oceanogr.*, **24**, 940-949.
- Fatemi M. (1938). Les variations saisonnières du plancton de l'étang de Thau à l'embouchure du canal de Sète. *Thèse de Doctorat d'État, Faculté des Sciences, Université de Montpellier*, 99 pp.
- Ferrari I., M.T. Cantarelli, M.G. Mazzochi et L. Tosi (1985). Analysis of a 24-hour cycle of zooplankton sampling in a lagoon of the Po River Delta. *J. Plankt. Res.*, **7**, 6, 849-865.
- Frisoni G.-F. et V. Jarry (1989). Organisation spatiale d'un peuplement phytoplanctonique de lagune (étang de Thau, Hérault) soumis aux influences marines et continentales. in : *Actes du Congrès de Limnologie-Océanographie, Marseille*, 26-29 juin 1989.
- Green R.H. (1979). *Sampling design and statistical methods for environmental biologists*. John-Wiley and Sons Ed., New-York, 225 pp.
- Guelorget O. et J.-P. Perthuisot (1983). *Le domaine paralique : expression géologique, biologique et économique du confinement*. Presses de l'École Normale Supérieure, Paris, 136 pp.
- Hénard D. (1978). Production primaire d'une lagune méditerranéenne. Étang de Thau (Hérault). Année 1976. *Thèse de Doctorat d'Ingénieur, Université des Sciences et Techniques du Languedoc, Montpellier*, 85 pp.
- Jacques G., G.-F. Frisoni et J. Neveux (1988). Distribution spatiale du phytoplancton de l'étang de Thau (lagune littorale du Languedoc) en 1986-87. in : *Actes du XXXI^{ème} Congrès-Assemblée plénière de la CIESM, Comité étangs salés et lagunes, Athènes, novembre 1988*.
- Jarry V. (1990). Étude pluridisciplinaire en écologie lagunaire (étang de Thau, France) : stratégie d'échantillonnage et organisation spatiale du phytoplancton. *Thèse de Doctorat, Université Montpellier II, Montpellier*, 174 pp.
- Jouffre D. (1989). Étude de l'organisation spatiale du zooplankton dans l'étang de Thau (France) et de l'influence des échanges entre la lagune et la mer. *Thèse de Doctorat, Université Montpellier II, Montpellier*, 243 pp.
- Klein P. et J.H. Steele (1985). Some physical factors affecting ecosystems. *J. mar. Res.*, **43**, 337-350.
- Lam Hoai T. (1985). Évolution saisonnière du zooplankton dans trois sites peu profonds de Thau, une lagune nord-méditerranéenne. *Hydrobiologia*, **128**, 161-174.
- Lam Hoai T. (1987). Contribution à l'étude du zooplankton superficiel dans deux écosystèmes lagunaires nord-méditerranéens : étang de la Sarrazine et étang de Thau. *Thèse de Doctorat d'État, Université des Sciences et Techniques du Languedoc, Montpellier*, 274 pp.
- Lam Hoai T. et M. Amanieu (1989). Structures spatiales et évolution saisonnière du zooplankton superficiel dans deux écosystèmes lagunaires nord-méditerranéens. *Oceanologica Acta*, **12**, 1, 65-77.
- Lam Hoai T., M. Amanieu et Lasserre G. (1985). Communautés du zooplankton superficiel de trois sites différemment éloignés des eaux marines dans l'étang de Thau. *Cah. Biol. mar.*, **26**, 445-467.

- Lasserre P et H. Postma, éditeurs (1982). Les lagunes côtières, in : Actes du Symposium international sur les lagunes côtières, SCOR/IABO/Unesco, Bordeaux, 8-14 septembre 1981, *Oceanologica Acta*, vol. sp. n° 3, 461 pp.
- Lauret M. (1989). La végétation des fonds meubles de l'étang de Thau (Méditerranée, Hérault). Programme Écothau (octobre 1986). in: *Actes du colloque de l'UOF, Institut Océanographique, Paris, novembre 1989*.
- Lavenu F. (1972). La télédétection des radiations infrarouges appliquées à l'étude hydrologique des étangs côtiers et plus particulièrement à celle de l'étang de Thau. *Thèse de Doctorat d'État, Université des Sciences et Techniques du Languedoc, Montpellier*, 238 pp.
- Lebaron P. (1989). Répartition et dynamique de différentes populations bactériennes autochtones et allochtones. *Thèse de Doctorat, Université Montpellier II, Montpellier*, 220 pp.
- Leendertse J.J. (1970). A water quality simulation model for well-mixed estuaries and coastal seas. vol. 1: Principles of computation, Rand Corporation, RM-6230-PR.
- Leendertse J.J. et E.C. Gritton (1971). A water quality simulation model for well-mixed estuaries and coastal seas. vol. 2: Computation Procedures, Rand Corporation, R-708-NYC.
- Le Fèvre J. (1986). Aspects of the biology of frontal systems. *Adv. mar. Biol.*, **23**, 163-299.
- Legay J.-M. et D. Debouzie (1985). *Introduction à une biologie des populations*, Masson, Paris, 149 pp.
- Legendre L. et S. Demers (1985). Auxilliary energy, ergoclines and aquatic biological production. *Naturaliste can.*, **112**, 5-14.
- Legendre P., S. Dallot et L. Legendre (1985). Succession of species within a community: chronological clustering, with applications to marine and freshwater zooplankton. *Am. Naturalist*, **125**, 257-288.
- Legendre P. et M.-J. Fortin (1989). Spatial pattern and ecological analysis. *Vegetatio*, **80**, 107-138.
- Legendre P. et L. Legendre (1981). *Écologie numérique. Tome 2 : La structure des données écologiques (2^{ème} édition)*. Masson, Paris, 335 pp.
- Legendre P. et V. Legendre (1984). Postglacial dispersal of freshwater fishes in the Quebec Peninsula. *Can. J. Fish. aquat. Sci.*, **41**, 1781-1802.
- Legendre P. et L. Vaudor (1985). The R package for multivariate data analysis. Département des Sciences biologiques, Université de Montréal, Montréal, Canada.
- Legendre P., M. Troussellier, V. Jarry et M.-J. Fortin (1989). Design for simultaneous sampling of ecological variables: from concepts to numerical solutions. *Oikos*, **55**, 34-42.
- Levasseur M., J.-C. Therriault et L. Legendre (1984). Hierarchical control of phytoplankton succession by physical factors. *Mar. Ecol.-Prog. Ser.*, **19**, 211-222.
- Longhurst A.R., éditeur (1981). *Analysis of marine ecosystems*. Academic Press, London, 741 pp.
- Margalef R. (1978). Life-forms of phytoplankton as survival alternatives in an unstable environment. *Oceanologica Acta*, **1**, 4, 493-509.
- Mathias P. et L. Euzet (1951). Sur les copépodes planctoniques de l'étang de Thau. *Bull. Soc. Hist. nat. Toulouse*, **86**, 184-188.
- Mathias P. et L. Euzet (1962). Le plancton du bassin de Thau (étang des Eaux Blanches). *Naturalia. Sér. Zool.*, **3**, 7-27.
- Millet B. (1989). Fonctionnement hydrodynamique du bassin de Thau. Validation écologique d'un modèle numérique de circulation. *Oceanologica Acta*, **12**, 1, 37-46.
- Nihoul J.C.J., Y. Runfola et B. Roisin (1980). Shear effect dispersion in a shallow tidal sea, in: Marine Turbulence. in: Proceedings of the 11th International Colloquium on Ocean Hydrodynamics, J.C.J. Nihoul, editor, *Elsevier Oceanographic Series*, **28**, 345-361.
- Nihoul J.C.J. (1982). *Hydrodynamic models of shallow continental seas*. E. Riga Ed.
- Okubo A. (1988). Biological-physical interactions in the sea: marine ecodynamics. in: *Ecodynamics contributions to theoretical ecology*. W. Wolff, C.J. Soeder et F.R. Drepper, éditeurs, Springer-Verlag, 102-112.
- Razouls S. (1988). Groupe de travail «zooplankton». *J. Rech. océanogr.*, **13**, 3-4, 87-89.
- Saffman P.G. (1962). The effect of wind shear on horizontal spread from an instantaneous ground source. *Q. Jl R. met. Soc.*, **88**, 382-393.
- Therriault J.-C. et T. Platt (1981). Environmental control of phytoplankton patchiness. *Can. J. Fish. aquat. Sci.*, **38**, 638-641.
- Therriault J.-C., D.J. Lawrence et T. Platt (1978). Spatial variability of phytoplankton turnover in relation to physical processes in a coastal environment. *Limnol. Oceanogr.*, **23**, 900-911.
- Tournier H., P.Y. Hamon et S. Landrein (1982). Synthèse des observations réalisées par l'I.S.T.P.M. sur les eaux et le plancton de Thau de 1974 à 1980. *Revue Trav. Inst. Pêches marit.*, **45**, 4, 283-318.
- Tuzet O. (1947). Le plancton du golfe du Lion et l'étang de Thau. *Bull. Mus. Hist. nat. Marseille*, **7**, 2-3, 91-95.
- Verlaque C. (1981). La mise en valeur des étangs littoraux du Languedoc-Roussillon. *Bull. Soc. Languedoc. Geogr.*, **15**, 1-2, 137-153.
- Whittaker R.H., L.E. Gilbert et J.H. Connell (1979). Analysis of two-phase pattern in a mesquite grassland, Texas, *J. Ecol.*, **67**, 935-952.