

Lagune
Communauté ichthyologique
Association spatio-temporelle
Recrutement-Migration

Lagoon
Fish community
Spatio-temporal association
Recrutement-Migration

Organisation spatiale des communautés ichthyologiques de la lagune Ria Formosa (Portugal)

Carlos MONTEIRO ^a, Gérard LASSERRE ^b, Thong LAM HOAI ^b

^a Instituto Nacional de Investigaçao das Pescas, Centro de Investigaçao Pesqueira, Avenida 5 de Outubro 8700, Olhao, Portugal.

^b Laboratoire d'Hydrobiologie, Université des Sciences et Techniques du Languedoc, place Eugène-Bataillon, 34060 Montpellier Cedex, France.

Reçu le 10/8/88, révisé le 18/4/89, accepté 25/4/89.

RÉSUMÉ

La Ria Formosa est une lagune atlantique au sud du Portugal d'une surface de 16 300 ha, largement ouverte sur la mer par six passes. Sa faune ichthyologique est constituée par une communauté de sédentaires, à laquelle se surajoute une communauté de migrants cycliques et occasionnels, dont les mécanismes de déplacement et d'installation temporels dans la lagune sont très complexes en raison des courants de marée, très importants dans cette région. A travers le traitement des données obtenues sur des échantillons mensuels de huit stations de 1980 à 1986, il apparaît que la communauté disponible totale résulte de l'interaction entre différents composants communautaires, et c'est surtout le contingent des poissons cycliques qui détermine le modèle d'organisation spatio-temporel, en raison principalement de sa forte abondance dans les prélèvements.

Les cycliques sont une communauté d'homogénéisation de la lagune, surtout en période estivale, où non seulement l'accessibilité est maximale en raison de conditions thermiques optimales du milieu, mais aussi où il existe une bonne disponibilité des espèces nouvellement recrutées. Les populations de sédentaires sont en revanche différentes par leur composition d'une station à l'autre.

Oceanologica Acta, 1990. 13, 1, 79-96.

ABSTRACT

Spatial organization of the ichthyological community in the Ria Formosa lagoon (Portugal)

Ria Formosa is an Atlantic coastal lagoon in South Portugal, permanently connected to the sea by six natural inlets-channels and covering an area of 16,300 ha. Its ichthyofauna are constituted by a sedentary community, on which is superimposed a cyclical and occasional migrant community, the displacement and installing mechanisms of which are very complex and apparently unpredictable, presumably due to the tidal currents inside the lagoon.

Results obtained monthly, at eight sites, during the period 1980-1986, point to the importance of interactions between different population components within the total community. The spatio-temporal organization pattern is greatly influenced by the cyclical contingent.

The composition of the sedentary community appears to be an identification factor of the stations examined. On the other hand, the cyclical population is a factor for the homogenization of the fish community, especially in summer, when the size of the former and the accessibility of the lagoon are at their greatest.

Oceanologica Acta, 1990. 13, 1, 79-96.

INTRODUCTION

La Ria Formosa est une lagune du sud du Portugal, avec une surface de 16 300 ha largement ouverte sur la mer par six passes (fig. 1).

Sa faune ichthyologique est caractérisée par une très grande richesse spécifique, qui résulte d'une faune autochtone à laquelle se surajoutent des migrants cycliques et occasionnels d'origine côtière (INIP, 1979; Monteiro, 1988; Monteiro *et al.*, 1987) et dominés par de nombreux alevins de populations littorales marines exploitées. La lagune joue un rôle de nurserie d'autant plus important qu'elle sera plus « accueillante » aux communautés migrantes. La présente note a pour objectif de préciser les mécanismes de l'installation temporaire des communautés migrantes, par référence aux communautés sédentaires et à leurs variations spatiales éventuelles. Celles-ci se situent au niveau de la communauté tout entière, et non pas de quelques populations prises séparément (Lasserre, 1972; Bach, 1988). La communauté lagunaire résulte de « l'assemblage » entre les deux composants. L'objectif ci-dessus peut être réalisé en étudiant particulièrement :

1) la sélection exercée par la lagune sur les communautés telles qu'elles apparaissent au niveau des différentes zones choisies, caractérisées par des descripteurs qualitatifs : distance à la mer, profondeur, couverture végétale, type de fond et influence urbaine (rejets). Dans le contexte de ce travail, la sélection est le processus par lequel la lagune laisse pénétrer un certain nombre d'espèces venant de l'extérieur pour y accomplir une partie de leur cycle vital. De manière évidente, cette sélectivité se traduit apparemment par une réduction de la richesse spécifique et une modification de l'abondance ;

2) l'impact exercé par les populations cycliques sur les sédentaires : il est en effet classique, lorsque deux communautés d'origines différentes se trouvent rassemblées dans un même écosystème, de prévoir deux scénarios possibles d'assemblage.

Avec des niches largement chevauchantes des deux communautés dont les espèces appartiennent à la même

guilde, selon les concepts développés par Barrault (1981), la communauté résultante s'organise, d'une part en fonction de compétition ou de juxtaposition des deux peuplements suivant l'excès ou le déficit des ressources nutritives disponibles, d'autre part d'adaptations aux contraintes d'un environnement lagunaire avec des conditions physiques extrêmes.

Il existe de très nombreux travaux sur l'écologie des peuplements ichthyologiques lagunaires (mécanismes de colonisation, distribution spatiale et temporelle, organisation des communautés...), parmi lesquelles nous citerons les travaux de Bourquard (1985), Bach (1985), Baelde (1986), Galzin (1985), Amanieu *et al.* (1981), Amanieu et Lasserre (1982), Weinstein *et al.* (1980), Louis et Lasserre (1982), Linares et Arancibia (1980), Arancibia *et al.* (1980), Field *et al.* (1982), Louis *et al.* (1985), Monteiro *et al.* (1987) qui, sur le plan méthodologique, utilisent le même type d'analyses appliqué ici.

RIA FORMOSA. STATIONS DE RÉCOLTE

La Ria Formosa occupe une place économique et écologique importante dans la région de l'Algarve. On trouvera dans un travail antérieur (CCRA, 1985) une description détaillée de ce milieu.

On doit cependant remarquer l'importante couverture végétale de cet écosystème, où les herbiers de *Zostera* jouent un rôle très marqué au niveau de la capacité d'accueil et de la fixation (ou stabilisation) des peuplements de poissons.

Parmi les huit stations de prélèvements (fig. 1), trois (A, B et G) ont été choisies en raison de leur situation privilégiée en regard des apports marins.

La station A, située en bordure d'un chenal principal, est caractérisée par une couverture végétale très importante, constituée par des herbiers de *Zostera*. Les fonds sont sablo-vaseux, et la profondeur à marée basse est d'environ 3 m (tab. 1).

La station B, bien que proche de la mer, est située dans un petit chenal intertidal qui communique avec le chenal plus profond, très proche de la passe où les

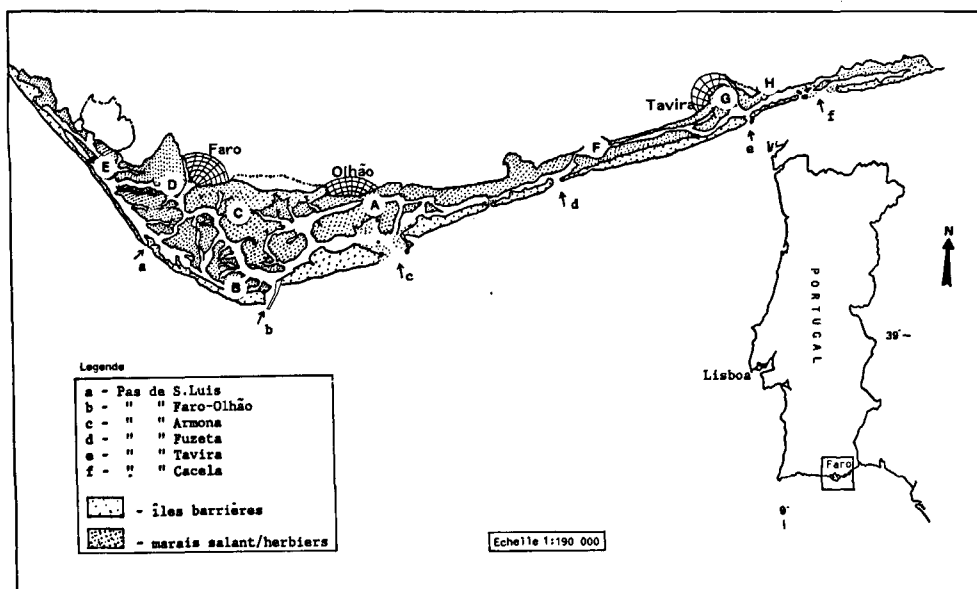


Figure 1
Ria Formosa. Stations de pêche.
Les passes sont signalées.
Ria Formosa. Sampling sites.
Inlets are also shown.

Tableau 1

Éléments de caractérisation biophysique des stations.

Biophysical characteristics of sampling sites.

	Distance à la mer (m)	Couverture végétale (g/m ²)	Profondeur * (m)	Type de fond ** (% Fracc. sabl.)
A	2,850	4,411	2,55	70,6
B	3,950	5,454	0,75	88,6
C	5,175	496	1,55	42,3
D	7,680	0	3,80	73,5
E	5,175	2,872	4,50	68,2
F	3,400	50	0,80	99,1
G	1,075	139	1,80	98,5
H	2,550	18	0,50	98,1

* Marée basse. Coefficient de marée = 99.

** Données fournies par le Nucleo de Geologia Marinha-SGN.

courants de marée sont les plus forts. La profondeur ne dépasse pas 1 m à marée basse, et les fonds sont plus sableux qu'en A. C'est aussi la station qui possède les herbiers à *Zostera* les plus denses (tab. 1).

La station G présente la particularité d'être proche de l'embouchure du fleuve « Gilao ». L'influence des apports d'eau douce est toutefois faible, en raison de son régime saisonnier. La profondeur est d'environ 2 m, et les fonds sont recouverts de sable (tab. 1).

Les stations D, E, et F sont localisées à l'intérieur de la lagune, distribuées de manière à donner une image globale du point de vue géographique (tab. 1).

La station D a aussi été choisie à proximité des rejets urbains de la ville de Faro. Les fonds sont recouverts de limons, et la couverture végétale est presque nulle. La profondeur à marée basse est supérieure à 3 m.

La station E se situe dans le chenal qui alimente toute la zone intérieure la plus occidentale. La profondeur est d'environ 4 m à marée basse. Les fonds sont sablo-limoneux et la végétation dans le chenal proprement dit est clairsemée (tab. 1).

La station F, en bordure du chenal de Tavira, présente une faible profondeur (1 m). Les courants sont relativement forts et les fonds sont sablo-limoneux avec les rives du chenal vaseuses. La végétation est essentiellement constituée d'algues macrophytes (tab. 1).

La station C, localisée dans une zone centrale de la lagune, à mi-distance de la mer et de la bordure continentale, se situe dans un petit chenal peu profond (1,5 m à marée basse). Les fonds sont les plus limoneux de l'ensemble des stations, et la couverture végétale est faible (petits herbiers de *Zostera* et quelques algues macrophyte: *Enteromorpha* ou *Ulva* (tab. 1).

La station H, dans la zone orientale de la lagune, proche de la passe de Tavira, se trouve dans un petit chenal où la profondeur à marée basse est inférieure à 1 m. La couverture végétale est faible et les fonds sont recouverts de sables (tab. 1).

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Échantillonnage et présentation des données

Afin d'éviter les biais qui pourraient résulter de l'application de différents engins et techniques de pêche, nous

n'avons utilisé que la senne de plage (longueur 50 m; hauteur 3,5 m; maille 14 mm), toujours à marée basse. Afin que l'échantillonnage fournisse des images des peuplements les plus reproductibles possibles, trois prélèvements successifs ont été réalisés à chaque station.

Les données ont été recueillies mensuellement, de janvier 1980 à août 1986. Pour des raisons de contraintes matérielles, les huit stations n'ont pas été échantillonnées simultanément (sauf pour la période allant d'août 1985 à août 1986), mais selon le schéma suivant : stations A, B, C : février 1980 à décembre 1982 stations A, B, D : mars 1983 à décembre 1983 stations A, B, E : mars 1984 à décembre 1986 stations A, B, D, E, F, G, H : août 1985 à août 1986.

Nous avons fait en sorte de garder toujours les stations A et B comme référence aux autres. Chaque station présente une particularité par rapport à A ou B qui sont situées directement sous l'influence océanique, donc des apports de populations cycliques. C'est donc une référence de la communauté disponible. Il est évident que les données obtenues (Monteiro, 1989), dépendent surtout de l'engin d'échantillonnage mis en œuvre. Comme ce dernier demeure toujours le même en durée et en effort d'utilisation, il n'introduit pas de différences entre les stations, qui demeurent parfaitement comparatives.

Méthodes d'analyse des données

Les analyses porteront, d'une part sur la communauté échantillonnée dans son ensemble, d'autre part sur les communautés sédentaires et cycliques. L'objectif, nous le rappelons, est d'apprécier la « sélectivité » de chacune des stations, d'abord sur la communauté totale disponible, ensuite sur chacune des deux composantes sédentaires et cycliques.

Cette classification a été faite en fonction du comportement des espèces (cycle sexuel) et de leur occurrence dans les prélèvements (INIP, 1979; Linares et Arancibia, 1980; Yañez Arancibia *et al.*, 1980; 1982; Louis et Lasserre, 1982; Quignard, 1984). On peut distinguer :

– des espèces sédentaires : celles qui effectuent tout leur cycle de vie dans la lagune et s'y reproduisent (*Atherina presbyter*, quelques Syngnathidae, quelques Labridae et quelques Gobiidae);

– des espèces occasionnelles qui pénètrent accidentellement dans la lagune. Bien que présentes plus ou moins régulièrement tout au long de l'année, elles sont, d'une manière générale, peu fréquentes (indice de fréquence < 25 %) et peu abondantes (ex : *Belone belone* et *Sphyræna sphyræna*);

– des espèces cycliques : celles qui entrent cycliquement dans la lagune sous la forme d'alevins ou de flux méroplanctoniques et y séjournent pendant les premiers stades de développement.

Les phénomènes de sélection lagunaire ont été étudiés avec la méthodologie suivante :

Sélectivité qualitative sur les espèces

a) sans distinction nominative des espèces avec la richesse spécifique;

b) avec diminution nominative des espèces : sélectivité sur la liste des espèces appréciée mensuellement par un groupement qualitatif des stations réalisé suivant le coefficient de présence-absence de Jaccard. Lorsque les stations seront mélangées, nous conviendrons qu'elles ne présentent pas une « sélectivité » spécifique différente. Il en sera tenu compte pour les interprétations de l'échelle saisonnière.

Sélectivité quantitative sur les abondances en biomasse des espèces

a) sans distinction nominative des espèces au moyen de l'indice de diversité et d'équitabilité (= régularité);

b) avec distinction nominative des espèces (sélectivité sur les spectres d'abondance mensuelle), réalisée avec un groupement des stations suivant le coefficient de distance quantitatif de Bray et Curtis (1957). Comme pour l'analyse qualitative lorsque les stations sont mélangées, nous conviendrons qu'elles ne sont pas sélectives.

Cette analyse permettra d'affiner la précédente, en cherchant si l'absence de sélectivité d'une station sur la liste des espèces est ou non confirmée par l'abondance des espèces en cause.

Indices écologiques

Les indices écologiques cités précédemment (richesse spécifique, diversité et équitabilité/régularité), donnent dans une certaine mesure selon Amanieu et Lasserre (1982), l'information globale sur la structure de la communauté.

Richesse spécifique

La richesse spécifique d'une communauté (S) est le nombre d'espèces recensé. Elle traduira la « capacité » d'accueil, qui sera d'autant plus grande que le nombre de niches écologiques occupées sera grand.

Les séries mensuelles des valeurs de la richesse spécifique des différentes stations seront comparées avec le test non paramétrique de Wilcoxon pour échantillons appariés (Scherrer, 1984). L'objectif est de confirmer ou d'infirmer la différence qualitative dans la composition faunistique entre les stations.

Diversité spécifique

La diversité (H) a été utilisée pour mesurer le degré d'organisation d'une communauté. Elle est exprimée au moyen de l'indice de Shannon et Weaver (1948-1963, in Daget, 1979) calculé à partir des biomasses (indice de diversité de Wilhm, 1968):

$$H_b = -\sum (q_i/Q) (\log_2 (q_i/Q))$$

avec q_i = biomasse de l'espèce de rang i , $i = 1$ à S , et $Q = \sum q_i$, biomasse totale des espèces de la communauté. Équitabilité (= régularité)

L'équitabilité ou régularité (E), mesurée par la formule $E = H/\log_2 S$ (Piélou, 1966) — où S = richesse spécifique — traduit la qualité d'organisation d'une communauté. Cet indice, qui varie entre 0 et 1 (0 quand une seule espèce domine la communauté; 1 quand toutes les espèces ont la même abondance) nous permet d'estimer

« le degré d'ajustement progressif des différentes espèces aux contraintes de l'environnement biotique et abiotique » (Amanieu et Lasserre, 1982).

Mesures de proximité. Méthodes de groupement et ordination

La ressemblance faunistique entre deux observations (mensuelles) a été mesurée de deux manières complémentaires:

a) avec le coefficient de Jaccard (1908), lorsque les espèces sont décrites par leur présence-absence:

$$S = a/(a + b + c)$$

a = nombre d'espèces communes aux deux observations;

b = nombre d'espèces exclusives à l'observation 1;

c = nombre d'espèces exclusives à l'observation 2;

b) avec le coefficient de Bray et Curtis (1957), lorsque les espèces sont décrites par leur abondance en biomasse:

$$D(x_1, x_2) = 2W/(A + B)$$

A = Somme des abondances des échantillons x_1 ,

B = Somme des abondances des échantillons x_2 ,

W = Somme des minimums d'abondance de toutes les espèces.

Le premier coefficient sera utilisé pour connaître la sélectivité qualitative des stations sur la liste nominative des espèces en fonction des mois; le deuxième coefficient pour connaître la sélectivité quantitative sur les spectres d'abondance en fonction des mois.

A partir des matrices des dissimilarités, ou coefficients de Bray et Curtis (1957), deux types de traitement ont été réalisés:

— une analyse en coordonnées principales (Gower, 1966), qui permet la représentation des objets dans le plan des premières coordonnées, dont les principes de procédure se trouvent in Legendre et Legendre (1984);

— un groupement agglomératif flexible développé par Lange et Williams (1966, in Legendre et Legendre, 1984) avec $\alpha = -0,25$ (effet de conservation de l'espace). Cette méthode complémentaire à l'ordination en espace réduit nous a permis de discerner des ensembles de points projetés dans les plans de l'ordination.

Ces calculs ont été réalisés à partir des listes de capture des différentes stations, chaque année (Monteiro, 1989).

RÉSULTATS. DISCUSSION

Sélectivité qualitative de la lagune sur les espèces

Richesse spécifique

L'évolution mensuelle des valeurs de la richesse spécifique en chaque station est résumée dans les tableaux 2 et 3.

Tout d'abord nous pouvons observer que, d'une part la richesse spécifique de la station A, d'autre part la richesse spécifique de la station B, ne diffèrent pas significativement de 1980 à 1984. Les stations A et B sont donc bien une référence par rapport aux autres stations (C, D et E).

Tableau 2

Évolution mensuelle de la richesse spécifique (S) dans les stations A, B, C, D et E, durant la période 1980-1984.

Fluctuations of species richness (S) at sampling sites A, B, C, D and E (January 1980-December 1984).

1980																	
Mois												x	σ	CV	S _{max}	S _{min}	
Station	janvier	février	mars	avril	mai	juin	juillet	août	sept.	oct.	nov.	déc.	x	σ	CV	S _{max}	S _{min}
A	–	16	12	18	14		16	22	19	19	16	20	17,2	2,97	0,055	22	12
B	–	6	6	7	11		12	9	10	9	14	10	9,4	2,60	0,087	14	6
C	–	11	8	16	12		16	17	14	14	10	8	12,6	3,30	0,083	17	8
1981																	
A	16	15	14	20	20	16	14	22	22	19	16	16	17,7	2,84	0,014	22	14
B	7	12	10	10	14	13	11	10	12	12	8	7	10,5	2,28	0,063	14	7
C	12	9	7	12	15	14	13	11	14	12	13	14	12,2	2,29	0,054	15	7
1982																	
A	16	14	16	15	19	19	15	17	19	15	15	15	16,3	1,82	0,032	19	14
B	7	7	9	11	9	10	11	9	14	9	12	6	9,5	2,28	0,069	14	6
C	10	9	11	9	13	12	10	11	13	15	11	8	11,0	2,00	0,052	15	8
1983																	
A	–	–	15	19	16	12	21	16	18	19	17	11	16,4	3,13	0,080	21	11
B	–	–	5	7	10	13	13	14	14	5	12	9	10,2	3,55	0,110	14	5
D	–	–	7	10	10	11	12	11	9	3	9	10	9,2	2,57	0,090	12	3
1984																	
A	–	–	12	19	15	20	16	17	13	17	13	15	15,7	2,63	0,050	20	13
B	–	–	9	9	9	9	11	13	9	8	9	10	9,6	1,43	0,050	13	8
E	–	–	10	7	10	12	14	11	11	13	11	5	10,4	2,67	0,080	14	5

Tableau 3

Évolution mensuelle des paramètres démographiques dans les stations A, B, D, E, F, G et H durant la période août 1985-août 1986.

Fluctuations of species richness, species diversity and evenness at sampling sites A, B, D, E, F, G and H (August 1985-August 1986).

Richesse spécifique (S)																		
Station	1985					1986							x	σ	CV	S _{max}	S _{min}	
	août	sept.	oct.	nov.	déc.	janv.	fév.	mars	avril	mai	juin	juillet						août
A	27	28	24	18	27	23	13	21	25	22	18	29	28	23,3	4,80	0,057	13	29
B	18	15	16	20	22	15	13	17	14	16	16	21	14	16,7	2,81	0,047	13	22
D	22	21	22	14	14	6	7	9	12	13	16	16	23	15,0	5,74	0,106	6	23
E	24	9	18	15	13	10	10	17	20	15	18	16	24	16,1	4,84	0,084	9	24
F	20	21	10	11	11	11	8	16	13	17	11	18	15	14,0	4,12	0,082	8	21
G	19	28	25	19	18	16	16	17	13	16	19	22	15	16,7	4,17	0,062	13	28
H	14	20	17	11	8	12	9	8	9	–	16	11	7	11,8	4,11	0,100	7	20
Diversité (H)																		
Station	1985					1986							x	σ	CV	S _{max}	S _{min}	
	août	sept.	oct.	nov.	déc.	janv.	fév.	mars	avril	mai	juin	juillet						août
A	3,77	3,75	3,70	3,29	3,73	2,98	2,36	2,59	3,29	3,15	3,28	3,92	3,85	3,56	0,49	0,041	2,36	3,92
B	1,75	2,91	2,21	1,54	2,01	2,21	2,63	1,88	2,33	2,05	2,29	1,95	2,70	2,19	0,39	0,049	1,54	2,91
D	2,82	3,24	2,96	2,62	2,64	1,56	1,79	2,09	1,69	2,35	2,91	2,84	3,13	2,52	0,57	0,063	1,56	3,24
E	3,07	2,49	1,73	2,25	1,53	1,17	1,38	2,66	1,72	2,87	2,52	2,85	3,74	2,31	0,76	0,091	1,17	3,74
F	2,49	3,31	2,24	2,13	1,96	1,93	1,00	1,14	1,81	1,93	2,41	3,06	2,02	2,10	0,76	0,091	1,00	3,11
G	1,91	3,14	2,96	2,42	2,44	1,75	2,18	1,83	2,27	2,36	3,03	3,33	2,17	2,44	0,52	0,059	1,75	3,33
H	2,90	3,23	2,61	1,62	1,82	1,55	1,65	1,75	1,33	–	2,69	2,24	1,78	2,10	0,62	0,065	1,33	3,23
Régularité (E)																		
Station	1985					1986							x	σ	CV	S _{max}	S _{min}	
	août	sept.	oct.	nov.	déc.	janv.	fév.	mars	avril	mai	juin	juillet						août
A	0,79	0,78	0,81	0,79	0,78	0,66	0,64	0,59	0,71	0,71	0,79	0,81	0,80	0,74	0,07	0,027	0,59	0,81
B	0,42	0,75	0,55	0,36	0,45	0,57	0,71	0,46	0,61	0,51	0,57	0,44	0,71	0,50	0,12	0,062	0,36	0,75
D	0,63	0,74	0,66	0,69	0,69	0,60	0,64	0,66	0,47	0,63	0,74	0,71	0,69	0,66	0,07	0,030	0,47	0,44
E	0,67	0,79	0,42	0,58	0,41	0,35	0,41	0,65	0,39	0,74	0,41	0,71	0,82	0,57	0,04	0,081	0,35	0,82
F	0,58	0,71	0,68	0,62	0,57	0,56	0,33	0,28	0,49	0,47	0,70	0,74	0,52	0,56	0,14	0,070	0,28	0,74
G	0,45	0,65	0,64	0,57	0,59	0,44	0,54	0,45	0,61	0,59	0,71	0,75	0,56	0,58	0,09	0,046	0,44	0,71
H	0,76	0,75	0,64	0,47	0,61	0,43	0,52	0,58	0,42	–	0,67	0,65	0,63	0,59	0,11	0,055	0,42	0,76

Les résultats du test de Wilcoxon (tab. 4) sur ABC, ABD et ABE, montrent que :

– la station B, avec moins d'espèces dans les échantillons, est significativement plus sélective que la station C, elle-même plus sélective que la station A. Par suite,

la classification apparente de la richesse spécifique est la suivante :

A > C > B ;

– la station A est significativement moins sélective

Tableau 4

Comparaison des séries appariées des richesses spécifiques mensuelles dans 5 stations [périodes 1980-1982 (I), 1983 (II) et 1984 (III)], test de Wilcoxon.

Comparison of paired series of monthly species richness at 5 sampling sites (1980-1982 (I), 1983 (II) and 1984 (III)), Wilcoxon test.

(I)			(II)			(III)		
A	B	C	A	B	D	A	B	E
A	$n=34$ $T_- = 0$ $T_+ = 645$	$n=32$ $T_- = 0$ $T_+ = 528$	A	$n=10$ $T_- = 1$ $T_+ = 54$	$n=10$ $T_- = 0$ $T_+ = 55$	A	$n=10$ $T_- = 0$ $T_+ = 55$	$n=10$ $T_- = 0$ $T_+ = 55$
B	$T=0$ $T_\alpha = 162$ (+)	$n=33$ $T_- = 459$ $T_+ = 102$	B	$T=1$ $T_\alpha = 5$ (+)	$n=9$ $T_- = 12,5$ $T_+ = 32,5$	B	$T=0$ $T_\alpha = 5$ (+)	$n=10$ $T_- = 36,5$ $T_+ = 18,5$
C	$T=0$ $T_\alpha = 140$ (+)	$T=102$ $T_\alpha = 151$ (+)	D	$T=0$ $T_\alpha = 5$ (+)	$T=12,5$ $T_\alpha = 3$ (-)	E	$T=0$ $T_\alpha = 5$ (+)	$T=18,5$ $T_\alpha = 5$ (-)

A...E=Stations.

n =Nombre de différences non nulles.

T_+ =Sommes des rangs des différences positives.

T_- =Sommes des rangs des différences négatives.

T =La plus petite des sommes des rangs (T_+ ou T_-).

T_α =Valeur critique de T pour une probabilité $\alpha=0,01$.

(+)=Significatif.

(-)=Non significatif.

que les stations B et D. Les richesses spécifiques de B et D ne diffèrent pas significativement entre elles, d'où le résultat :

$A > C > B = D$;

— les stations B et E, dont les sélectivités ne diffèrent pas significativement, sont sensiblement plus sélectives que la station A, ce qui induit le résultat global suivant :

$A > C > E = B = D$.

Le test de Wilcoxon, appliqué à l'ensemble des stations A, B, D, E, F, G et H étudiées simultanément (tab. 5), confirme l'originalité, d'une part de la station A, d'autre part de la station H, la plus sélective, qui diffère aussi de toutes les autres (sauf avec F). La couverture végétale réduite et la faible profondeur de ce site (tab.

1) sont des conditions défavorables à un certain nombre d'espèces de poissons, ce qui conduit à la plus basse richesse spécifique observée dans l'ensemble des stations (tab. 3).

Groupement. Ordination (listes taxonomiques)

La comparaison des listes d'espèces des stations A, B et C (fig. 2) met bien en évidence la sélectivité de la station A, différente des stations B et C. La station A, excepté pour août-septembre, est bien identifiée dans un seul groupe, alors que les stations B et C des mois de février à juin/juillet, se trouvent être mélangées dans un autre groupe. L'analyse réalisée avec les espèces cycliques seules (fig. 2), montre également que les stations B et C se répartissent dans un même groupe (sauf février, mars et avril).

Tableau 5

Comparaison des séries appariées des richesses spécifiques mensuelles des 7 stations, dans la période août 1985-août 1986, test de Wilcoxon.

Comparison of paired series of monthly species richness at 7 sampling sites (August 1985-August 1986).

A	B	D	E	F	G	H
A	$n=12$ $T_+ = 76,5$ $T_- = 1,5$	$n=13$ $T_+ = 91$ $T_- = 0$	$n=12$ $T_+ = 78$ $T_- = 0$	$n=13$ $T_+ = 91$ $T_- = 0$	$n=12$ $T_+ = 68$ $T_- = 10$	$n=12$ $T_+ = 78$ $T_- = 0$
B	$T_{obs} = 1,5$ $T_\alpha = 17$ (+)	$n=12$ $T_+ = 50,5$ $T_- = 27,5$	$n=12$ $T_+ = 43$ $T_- = 35$	$n=13$ $T_+ = 70,5$ $T_- = 20,5$	$n=11$ $T_+ = 16$ $T_- = 50$	$n=11$ $T_+ = 59,5$ $T_- = 6,5$
D	$T_{obs} = 0$ $T_\alpha = 21$ (+)	$T_{obs} = 27,5$ $T_\alpha = 17$ (-)	$n=12$ $T_+ = 22,5$ $T_- = 55,5$	$n=12$ $T_+ = 46$ $T_- = 32$	$n=13$ $T_+ = 14$ $T_- = 77$	$n=11$ $T_+ = 54,5$ $T_- = 11,5$
E	$T_{obs} = 0$ $T_\alpha = 17$ (+)	$T_{obs} = 35$ $T_\alpha = 17$ (-)	$T_{obs} = 22,5$ $T_\alpha = 17$ (-)	$n=13$ $T_+ = 67,5$ $T_- = 23,5$	$n=12$ $T_+ = 25$ $T_- = 53$	$n=12$ $T_+ = 64$ $T_- = 14$
F	$T_{obs} = 0$ $T_\alpha = 21$ (+)	$T_{obs} = 20,5$ $T_\alpha = 21$ (-)	$T_{obs} = 32$ $T_\alpha = 17$ (-)	$T_{obs} = 23,5$ $T_\alpha = 21$ (-)	$n=11$ $T_+ = 4$ $T_- = 62$	$n=11$ $T_+ = 47,5$ $T_- = 18,5$
G	$T_{obs} = 10$ $T_\alpha = 17$ (+)	$T_{obs} = 16$ $T_\alpha = 13$ (-)	$T_{obs} = 14$ $T_\alpha = 21$ (+)	$T_{obs} = 25$ $T_\alpha = 17$ (-)	$T_{obs} = 4$ $T_\alpha = 13$ (+)	$n=12$ $T_+ = 78$ $T_- = 0$
H	$T_{obs} = 0$ $T_\alpha = 17$ (+)	$T_{obs} = 6,5$ $T_\alpha = 13$ (+)	$T_{obs} = 11,5$ $T_\alpha = 13$ (+)	$T_{obs} = 14$ $T_\alpha = 17$ (+)	$T_{obs} = 18,5$ $T_\alpha = 13$ (-)	$T_{obs} = 0$ $T_\alpha = 17$ (+)

A...H=Stations.

n =Nombre de différences non nulles.

T_+ =Sommes des rangs des différences positives.

T_- =Sommes des rangs des différences négatives.

T =La plus petite des sommes des rangs (T_+ ou T_-).

T_α =Valeur critique de T pour une probabilité $\alpha=0,05$.

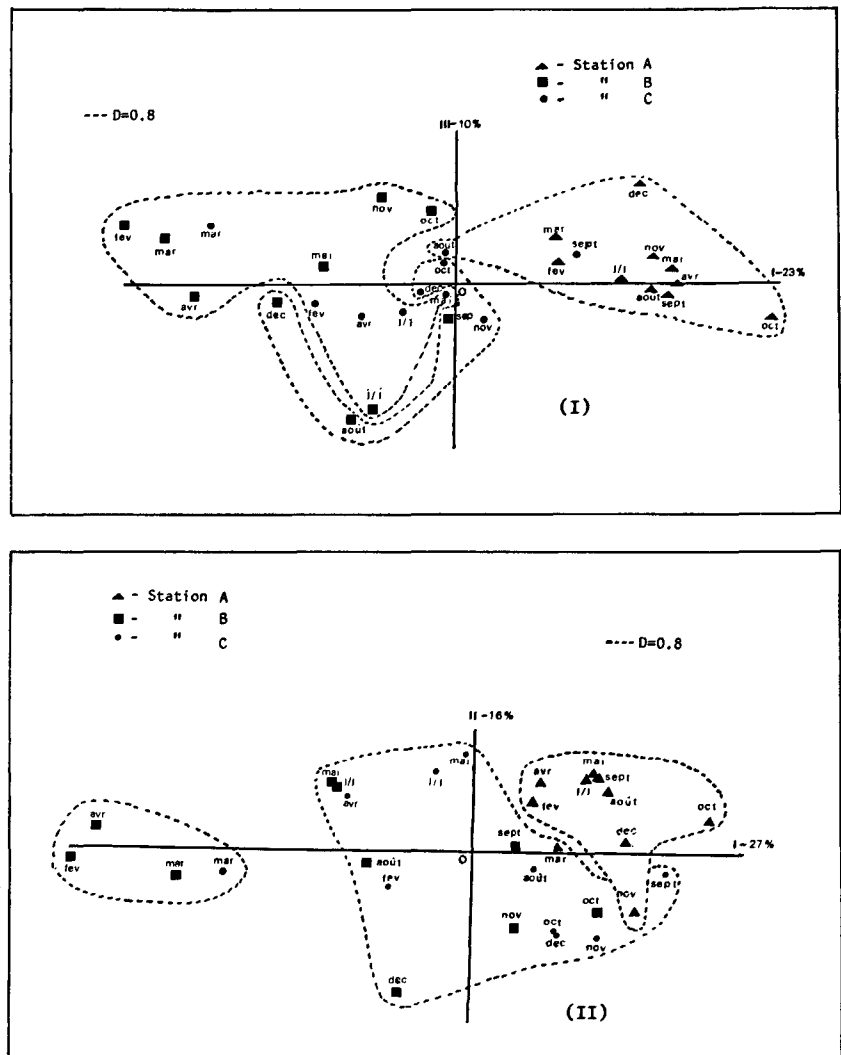
(+)=Significatif.

(-)=Non significatif.

Figure 2

Comparaison des prélèvements mensuels des stations A, B et C 1980/1982. Analyse en coordonnées principales et superposition des groupes formés par la classification hiérarchique, sur la base du coefficient de Jaccard (peuplement global-I; peuplement cyclique-II).

Comparison of monthly samples at stations A, B and C (1980/1982). Superposition of the hierarchic clustering (Jaccard index), as the reduced spaces from the principal coordinates analysis (global community-I; cyclical community-II).



On peut en conclure que les espèces prélevées aux stations B et C sont dans l'ensemble semblables mais différentes de celles de A. La sélection de B et C par rapport à A s'exerce, non seulement sur le nombre d'espèces, mais aussi sur la liste d'espèces.

Remarques

— La différence, bien que significative, trouvée pour les richesses spécifiques de B et C, n'est pas assez grande pour entraîner une différenciation de ces stations tout au long de l'année. Elle est observée seulement pendant le second semestre pour le peuplement global.

— La comparaison des listes d'espèces des stations A, B et D confirme la sélectivité de la station A, différente des stations B et D avec deux groupes (fig. 3), l'un rassemblant uniquement les mois de juillet, août, septembre, novembre et décembre de la station D, l'autre englobant les autres observations de la station B et celle de la station D.

La sélection différente de chacune des stations devient évidente avec l'analyse des espèces cycliques (fig. 3). On peut reconnaître trois groupes plus ou moins distincts appartenant à chacune des stations. Il existe une légère différence par rapport à l'analyse réalisée avec les stations A, B et C. En effet la station D, probablement en raison des rejets urbains et de la faible couverture

végétale (tab. 1) est à la fois plus attractive pour certaines espèces telles que *Anguilla anguilla*, *Solea* spp. et *Halobatrachus didactylus*, et plus sélective en regard de la communauté globale (la plus basse richesse spécifique), alors que B et C étaient semblables.

— La comparaison des listes d'espèces des stations A, B et E (fig. 4) confirme encore la différence de sélectivité de la station A par rapport aux autres stations, sauf en juillet, août et septembre, quand l'arrivée massive des espèces cycliques rend la sélectivité homogène dans toutes les stations (A, B et E se trouvent mélangées dans un seul groupe). En revanche, le reste du temps, B et E sont dans le même groupe, opposé au groupe de A de mars à juin et d'octobre à décembre. On peut donc dire que les stations B et E accueillent, non seulement le même nombre d'espèces, mais aussi les mêmes espèces.

Avec les espèces cycliques (fig. 4), on retrouve l'association estivale de A, B et E et l'association de B et E de mars à juin.

— L'analyse qualitative effectuée sur l'ensemble des stations (fig. 5) montre, d'une part une association estivale temporelle de toutes les stations (groupes I et II), d'autre part une sélectivité spatiale qui conduit à la formation de deux groupements de stations (A, B, G et D, F, H), notés respectivement dans les groupes II et III.

Figure 3

Comparaison des prélèvements mensuels des stations A, B et D-1983. Analyse en coordonnées principales et superposition des groupes formés par la classification hiérarchique, sur la base du coefficient de Jaccard (peuplement global-I; peuplement cyclique-II).

Comparison of monthly samples at stations A, B and D (1983). Superposition of the hierarchic clustering (Jaccard index), as the reduced spaces from the principal coordinates analyses (global community-I; cyclical community-II).

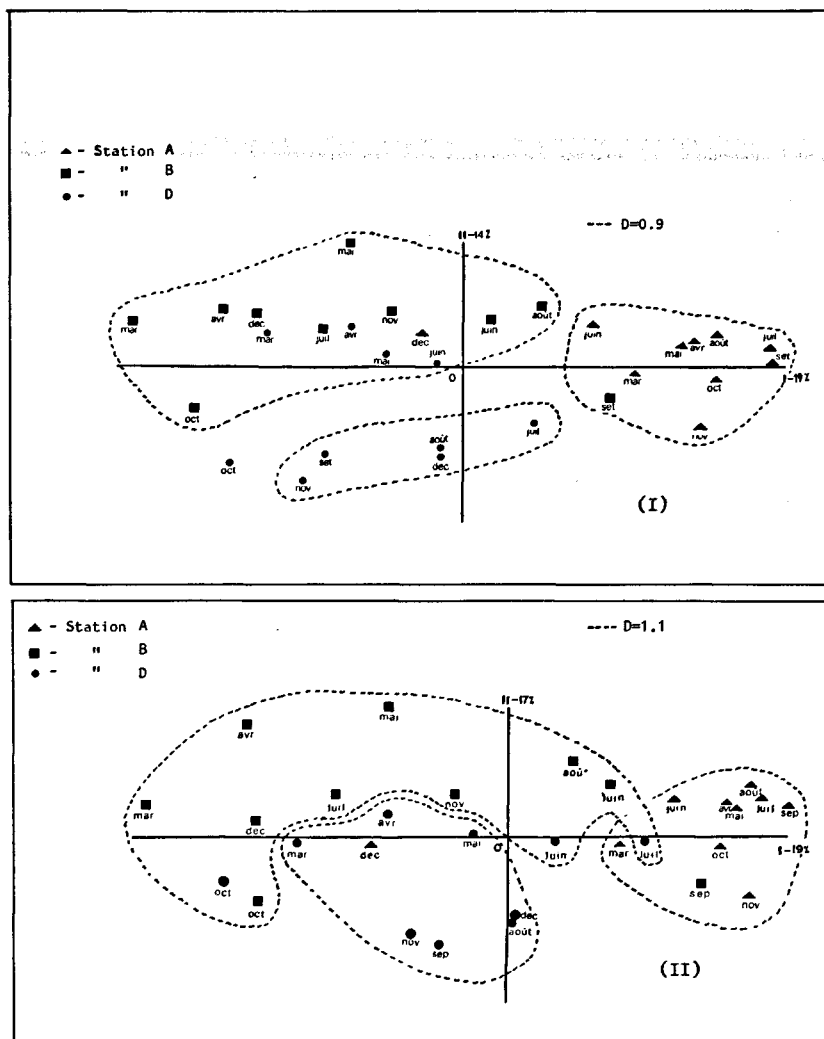


Tableau 6

Évolution mensuelle de la diversité (H) dans les stations A, B, C, D et E, durant la période 1980-1984. Fluctuations of species diversity (H) at sampling sites A, B, C, D and E (January 1980-December 1984).

1980																	
Mois	janvier	février	mars	avril	mai	juin	juillet	août	sept.	oct.	nov.	déc.	x	σ	CV	H _{max}	H _{min}
A	-	2,44	1,80	2,04	2,60	2,90	3,08	2,80	2,96	1,94	1,41	2,39	0,58	0,077	3,08	1,41	
B	-	0,17	1,16	1,26	2,25	1,71	1,68	1,78	1,94	1,20	1,44	1,46	0,58	0,123	2,25	0,17	
C	-	1,63	1,11	2,81	2,11	1,53	1,36	2,67	1,79	2,55	2,26	1,98	0,59	0,093	2,81	1,11	
1981																	
A	2,35	1,74	2,41	3,39	2,32	1,55	2,91	3,26	2,90	2,80	2,75	2,60	0,55	0,061	3,39	1,55	
B	0,34	0,27	2,01	1,89	2,09	1,80	2,24	1,80	2,44	1,75	1,97	0,82	1,62	0,73	0,130	2,44	0,27
C	1,68	1,76	1,71	2,54	2,96	2,85	2,04	2,01	2,68	1,76	2,94	2,29	2,27	0,50	0,064	2,96	1,68
1982																	
A	1,79	2,09	2,37	2,58	2,33	3,06	3,22	3,33	3,36	2,96	1,62	1,76	2,54	0,64	0,070	3,36	1,62
B	2,05	1,66	1,93	1,06	1,12	1,17	2,17	2,25	2,69	1,62	1,46	0,60	1,65	0,60	0,100	2,69	0,60
C	2,48	2,42	2,36	2,38	2,51	2,71	3,15	2,82	1,27	0,75	1,80	2,16	2,23	0,67	0,090	3,15	0,75
1983																	
A	-	-	2,84	3,25	3,12	3,07	3,15	3,09	3,07	3,52	2,29	1,52	2,89	0,58	0,060	3,25	1,52
B	-	-	0,85	1,01	2,47	2,20	2,76	2,72	1,24	1,23	2,43	1,95	1,89	0,74	0,120	2,76	0,85
D	-	-	0,93	1,07	0,79	1,96	2,69	2,67	1,75	0,14	1,97	1,56	1,55	0,82	0,170	2,69	0,14
1984																	
A	-	-	1,93	3,07	2,45	2,52	3,35	3,35	2,99	3,09	2,21	2,90	2,79	0,48	0,050	3,35	1,93
B	-	-	1,21	1,96	1,44	2,21	1,53	1,97	2,04	1,91	0,99	1,62	1,69	0,40	0,740	2,21	0,99
E	-	-	0,98	0,81	1,85	0,98	1,97	1,62	0,55	1,36	0,88	0,33	1,13	0,55	0,150	1,97	0,33

Avec les espèces cycliques (fig. 6), ces conclusions se renforcent car on observe encore les associations estivales de toutes les stations (groupe I) et les mêmes associations spatio-temporelles (groupes II et III).

Au point de vue qualitatif, l'homogénéisation par les espèces cycliques est surtout évidente en été, lorsque l'invasion massive des migrants se fait sentir à l'échelle de la lagune.

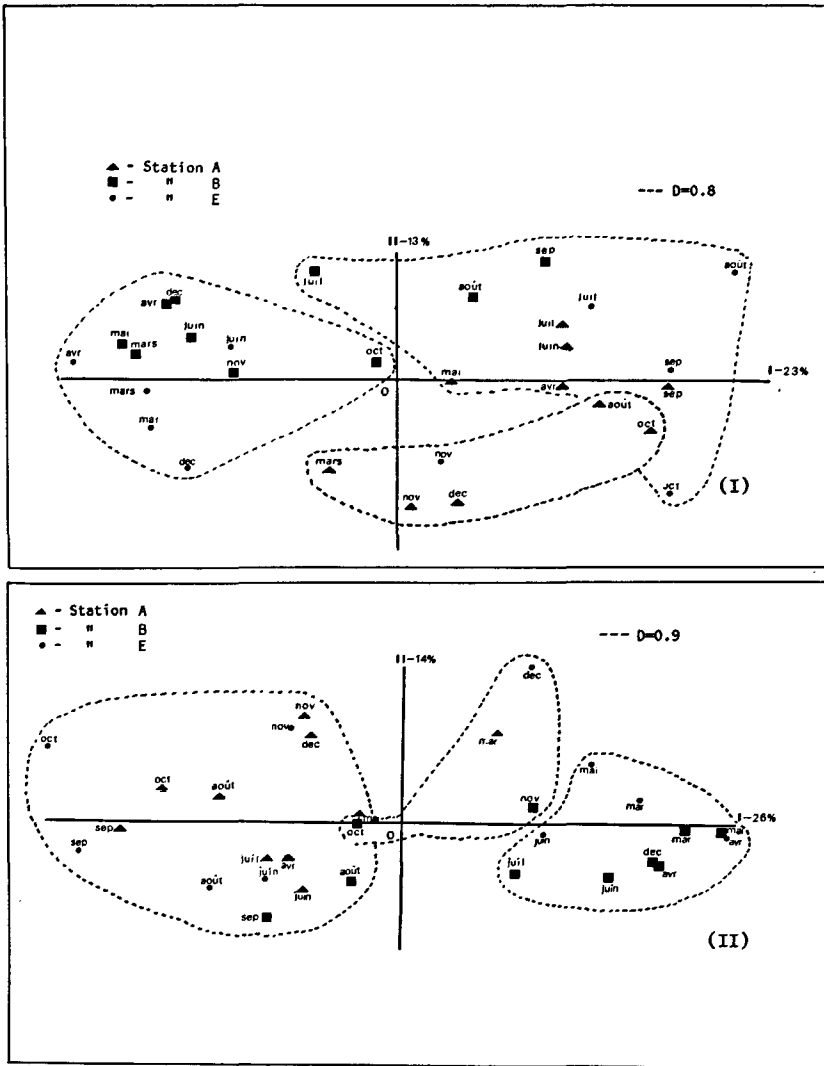


Figure 4

Comparaison des prélèvements mensuels des stations A, B et E-1984. Analyse en coordonnées principales et superposition des groupes formés par la classification hiérarchique, sur la base du coefficient de Jaccard (peuplement global-I; peuplement cyclique-II).

Comparison of monthly samples at stations A, B and E (1984). Superposition of the hierarchic clustering (Jaccard index), as the reduced spaces from the principal coordinates analyses (global community-I; cyclical community-II).

Tableau 7

Évolution mensuelle de la régularité (E) dans les stations A, B, C, D et E, durant la période 1980-1984. Fluctuations of evenness (E) at sampling sites A, B, C, D and E (January 1980-December 1984).

1980																	
Mois													x	σ	CV	E _{max}	E _{min}
Station	janvier	février	mars	avril	mai	juin	juillet	août	sept.	oct.	nov.	déc.					
A	-	0,61	0,50	0,49	0,68	0,72	0,69	0,68	0,69	0,46	0,32	0,58	0,13	0,071	0,72	0,32	
B	-	0,07	0,45	0,45	0,65	0,48	0,52	0,54	0,38	0,31	0,43	0,43	0,16	0,118	0,65	0,07	
C	-	0,47	0,37	0,70	0,59	0,38	0,33	0,70	0,47	0,77	0,75	0,55	0,17	0,098	0,77	0,33	
1981																	
A	0,58	0,44	0,63	0,78	0,54	0,39	0,77	0,73	0,65	0,66	0,70	0,66	0,43	0,12	0,055	0,78	0,39
B	0,12	0,08	0,61	0,57	0,55	0,49	0,65	0,54	0,68	0,49	0,66	0,29	0,48	0,20	0,120	0,68	0,08
C	0,47	0,56	0,61	0,71	0,76	0,75	0,55	0,58	0,70	0,49	0,80	0,60	0,63	0,11	0,050	0,80	0,47
1982																	
A	0,45	0,55	0,59	0,66	0,55	0,72	0,83	0,81	0,79	0,76	0,41	0,45	0,63	0,15	0,070	0,83	0,41
B	0,12	0,08	0,61	0,57	0,55	0,49	0,65	0,54	0,68	0,49	0,66	0,29	0,47	0,22	0,130	0,68	0,08
C	0,47	0,56	0,61	0,71	0,76	0,75	0,55	0,58	0,70	0,49	0,80	0,60	0,63	0,11	0,050	0,80	0,47
1983																	
A	-	-	0,73	0,76	0,78	0,86	0,72	0,77	0,74	0,83	0,57	0,44	0,72	0,13	0,050	0,86	0,44
B	-	-	0,37	0,36	0,74	0,60	0,75	0,71	0,32	0,53	0,68	0,61	0,57	0,16	0,090	0,75	0,32
D	-	-	0,33	0,32	0,24	0,57	0,75	0,77	0,55	0,09	0,62	0,47	0,46	0,24	0,160	0,77	0,09
1984																	
A	-	-	0,54	0,72	0,63	0,58	0,84	0,82	0,81	0,75	0,60	0,74	0,70	0,11	0,050	0,84	0,54
B	-	-	0,38	0,62	0,46	0,70	0,44	0,53	0,64	0,64	0,31	0,49	0,32	0,13	0,080	0,70	0,31
E	-	-	0,30	0,29	0,56	0,27	0,52	0,47	0,16	0,37	0,25	0,14	0,33	0,14	0,140	0,56	0,14

En revanche, hors de l'été, quand le nombre de populations cycliques est plus faible, il est possible de distinguer une certaine sélectivité de la lagune en fonction de l'influence océanique: 1) un groupe de stations plus «lagunaires» (D, F et H), et 2) un groupe de stations

plus «océaniques» (A, B et G). Ce résultat doit être confirmé par un test de Mantel (1967), qui vise à comparer la matrice observée à une matrice modèle de ségrégation des groupes.

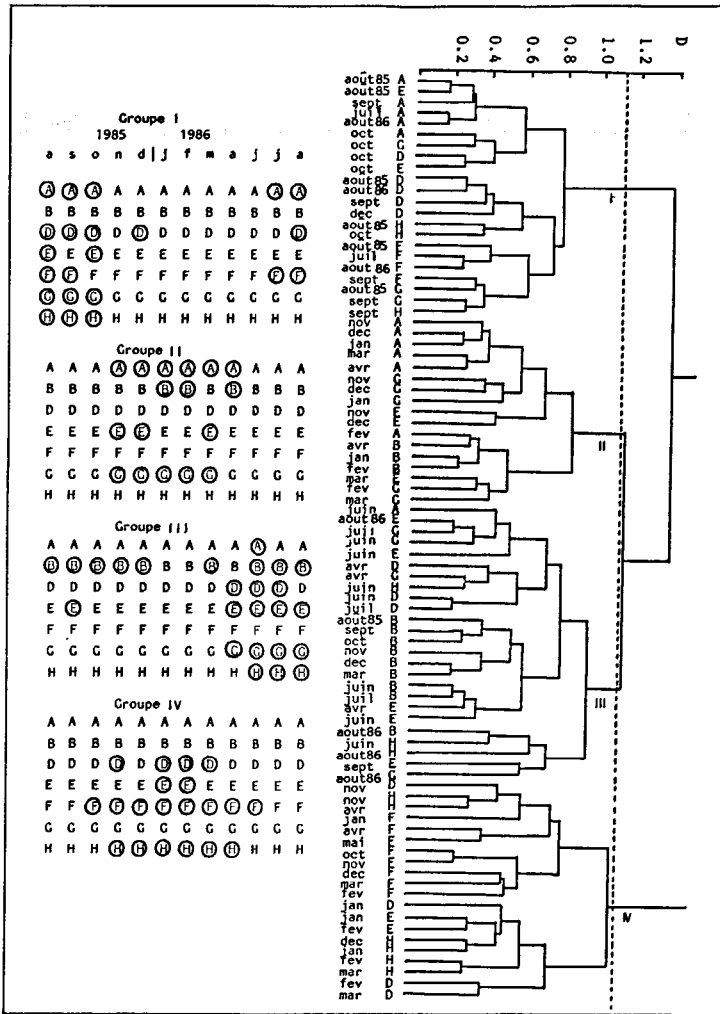


Figure 5
 Comparaison des prélèvements mensuels des stations A, B, D, E, F, G et H (août 1985-août 1986). Classification ascendante hiérarchique (groupement flexible) sur la base du coefficient de Jaccard (peuplement global).
 Comparison of monthly samples at stations A, B, D, E, F, G and H (August 1985-August 1986) as the hierarchic clustering (Jaccard index-global community).

Par rapport aux analyses qualitatives précédentes (fig. 2, 3 et 4), on vérifie: (a) une homogénéisation estivale plus marquée, qui n'était vraiment notable entièrement que pour le groupe A, B et E et, à moindre degré, pour le groupe A, B et C (B avec C); b) la confirmation de la particularité spatiale de la station A dans les groupes A, B et C et A, B et D d'une part, l'isolement de la station D d'autre part, déjà mis en évidence. Le fait d'échantillonner simultanément un nombre plus élevé de stations, et en conséquence d'augmenter l'échelle de perception spatiale, nous permet d'affiner les analyses réalisées précédemment.

Sélectivité quantitative sur les spectres d'abondance

Diversité. Régularité

Les résultats concernant l'évolution mensuelle de la diversité et de la régularité dans toutes les stations, sont présentés dans les tableaux 3, 6 et 7.

Stations A, B et C

La sélectivité sur le nombre d'espèces se manifeste aussi avec les abondances spécifiques par le biais de la diversité (tab. 6):

$$A(2,4-2,6) C > (2,0-2,3) > B(1,5-1,6).$$

En ce qui concerne la régularité (tab. 7), les résultats sont très semblables, bien qu'on observe une légère

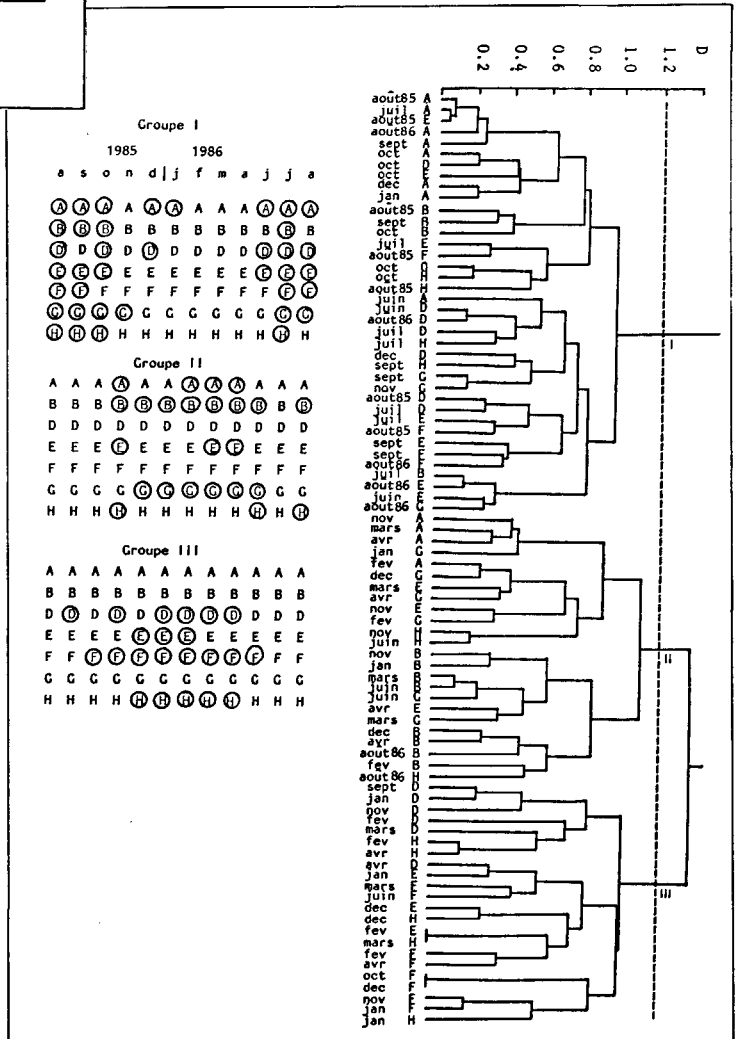


Figure 6
 Comparaison des prélèvements mensuels des stations A, B, D, E, F, G et H (août 1985-août 1986). Classification ascendante hiérarchique (groupement flexible) sur la base du coefficient de Jaccard (peuplement cyclique).
 Comparison of monthly samples at stations A, B, D, E, F, G, and H (August 1985-August 1986) as the hierarchic clustering (Jaccard index-cyclical community).

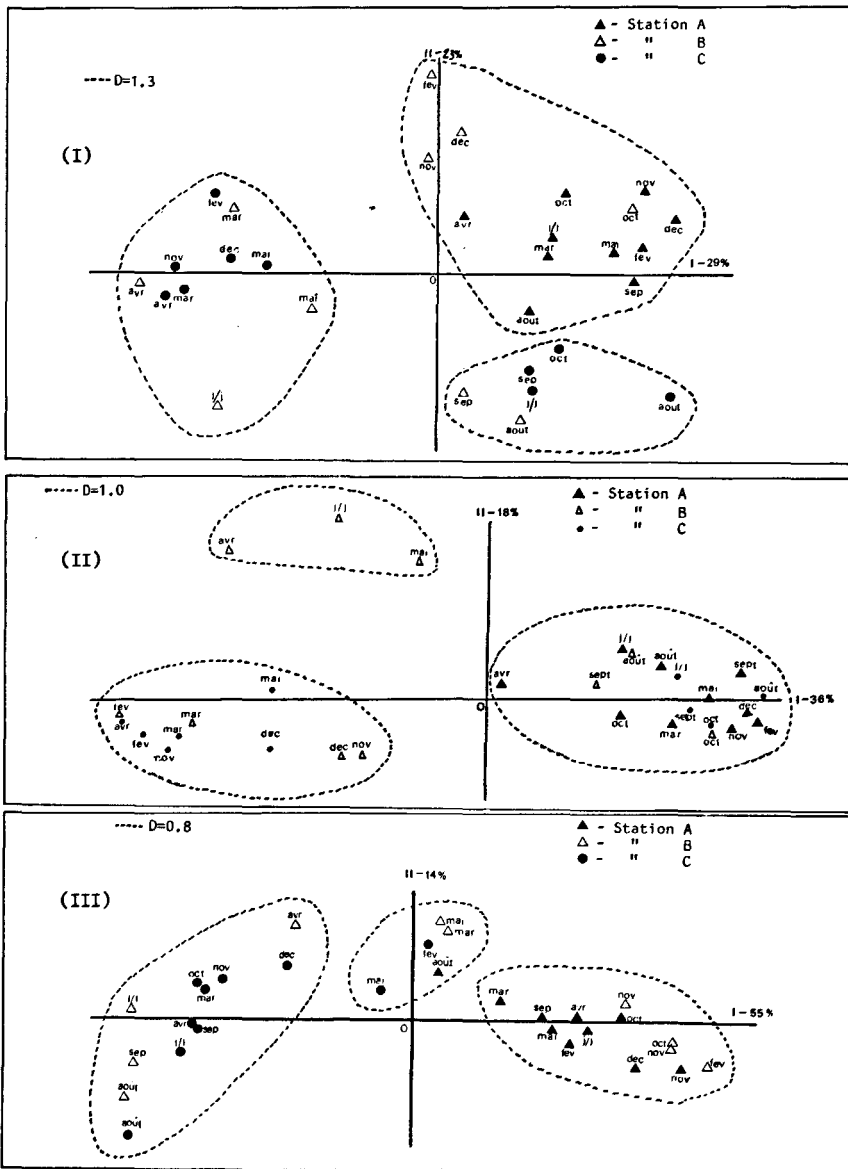


Figure 7

Comparaison des prélèvements mensuels des stations A, B et C-1980/1982. Analyse en coordonnées principales et superposition des groupes formés par la classification hiérarchique, sur la base du coefficient de Bray et Curtis (peuplement global-I; peuplement cyclique-II; peuplement sédentaire-III).

Comparison of monthly samples at stations A, B and C (1980/1982). Superposition of the hierarchic clustering (Bray and Curtis index), as the reduced spaces from the principal coordinates analysis (global community-I; cyclical community-II; sedentary community-III).

inversion de classement des stations A et C qui résulte sans doute du degré de structuration communautaire. Les différences sont cependant trop faibles pour permettre des conclusions claires.

$C(0,55-0,63) > A(0,43-0,63) > B(0,43-0,48)$.

Stations A, B et D

La sélectivité des stations A, B, D, précédemment mise en évidence avec la richesse spécifique, est également confirmée par les abondances spécifiques, exprimées sous la forme de la diversité (tab. 6):

$A = 2,9 > B = 1,9 > D = 1,6$,

et sous la forme de la régularité (tab. 7):

$A = 0,7 > B = 0,6 > D = 0,5$.

Stations A, B et E

L'identité des stations B et E sur le nombre des espèces n'est pas vérifiée avec leur abondance, et on trouve la classification suivante des stations, de la moins sélective à la plus sélective (tab. 6 et 7):

Diversité: $A = 2,8 > B = 1,7 > E = 1,1$,

Régularité: $A = 0,7 > B = 0,5 > E = 0,3$.

La diversité et la régularité de la station E, plus faibles que celles de B pour une richesse spécifique identique, peut s'expliquer, d'une part par la grande abondance d'un seul taxon (*Liza* spp.), qui représente 76 % des captures, d'autre part avec la pression de pêche très forte exercée par les touristes en été. Cette pêche intensive provoque en été un épuisement des populations de sédentaires (captures nulles d'*Atheryna presbyter*, *Gobius* spp. et Labridae, dont l'abondance n'atteint jamais celle des autres stations pour la même période de l'année. La diversité et la régularité faibles traduisent donc un fort déséquilibre des communautés de cette station.

Stations A, B, D, E, F, G et H

Les valeurs de la diversité (a) et de la régularité (b) pour la plupart des stations (sauf A) sont cohérentes et très proches (tab. 3):

(a) $A = 3,6 > D = 2,5 > G = 2,4$

$> E = 2,3 > B = 2,2 > F = H = 2$:

(b) $A = D = 0,7 > H = G = E = F = 0,6 > B = 0,5$.

Tableau 8

Variation mensuelle du pourcentage (en poids) des composants communautaires de chaque station.
 Monthly fluctuation of the percentage (in weight) of community components of each sampling site.

Station	Mois	1980/1981/1982										Total	
		février	mars	avril	mai	juin/juillet	août	sept.	oct.	nov.	déc.	Poids (g)	(%)
A	m=	64,4	59,9	47,2	52,3	77,4	77,2	76,7	49,6	43,3	63,6	290 963	61,8
	s=	35,5	38,9	50,0	29,2	21,5	20,9	22,3	39,9	53,0	30,4		33,3
	o=	0,1	1,2	2,8	18,5	1,1	1,9	1,0	10,5	3,7	6,0		4,9
B	m=	4,8	40,0	72,9	82,7	94,7	91,9	82,7	50,9	29,3	20,0	166 662	59,2
	s=	95,2	59,0	25,7	17,3	5,2	7,8	17,3	49,0	70,2	80,0		40,6
	o=	0,1	0,9	1,4	0,1	0,1	0,3	0,0	0,1	0,5	0,0		0,2
C	m=	29,7	49,0	42,6	48,5	85,3	93,6	79,8	84,3	39,3	57,6	113 267	71,1
	s=	70,0	51,0	56,8	51,5	14,6	6,4	20,1	15,4	59,5	42,1		28,8
	o=	0,2	0,0	0,6	0,0	0,1	0,0	0,0	0,3	1,2	0,3		0,2

Station	Mois	1983										Total	
		mars	avril	mai	juin	juillet	août	sept.	oct.	nov.	déc.	Poids (g)	(%)
A	m=	22,4	46,2	59,4	80,1	86,0	85,0	75,1	65,6	25,1	52,0	58 286	62,0
	s=	60,7	47,6	32,2	19,9	13,3	15,0	24,9	20,8	68,2	47,9		33,4
	o=	16,9	6,1	8,3	0,0	0,6	0,0	0,0	13,6	6,7	0,1		4,6
B	m=	8,6	87,6	38,6	72,0	67,3	49,4	86,5	17,6	52,7	72,4	29 569	66,7
	s=	91,4	11,9	60,7	26,6	20,4	35,8	11,3	82,4	43,8	27,1		29,5
	o=	0,0	0,5	0,7	1,4	12,3	14,8	2,2	0,0	3,5	0,5		3,8
D	m=	82,2	88,3	96,4	85,9	73,3	70,9	86,5	99,6	84,4	83,3	73 898	87,6
	s=	17,8	8,2	3,6	13,8	17,8	13,6	11,8	0,0	12,2	9,5		9,6
	o=	0,0	3,4	0,0	0,4	8,9	15,5	1,7	0,4	3,4	7,3		2,8

Station	Mois	1984										Total	
		mars	avril	mai	juin	juillet	août	sept.	oct.	nov.	déc.	Poids (g)	(%)
A	m=	58,2	45,5	69,4	75,8	76,0	91,4	72,4	85,4	56,0	52,5	53 044	70,1
	s=	38,9	50,8	30,6	21,5	24,0	8,0	25,6	14,5	43,7	47,3		28,8
	o=	2,8	3,6	0,0	2,6	0,0	0,6	2,0	0,0	0,3	0,2		1,2
B	m=	15,6	65,7	78,6	78,1	95,0	92,2	60,5	51,3	21,4	18,9	81 647	60,2
	s=	84,4	34,3	21,3	21,9	5,0	7,8	39,5	48,7	78,6	81,0		39,8
	o=	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0		0,0
E	m=	87,0	92,1	89,5	99,3	98,8	100,0	99,3	95,0	87,5	94,9	102 099	96,7
	s=	12,2	7,9	6,2	0,4	1,2	0,0	0,7	3,0	12,5	5,1		2,9
	o=	0,8	0,0	4,2	0,3	0,0	0,0	0,0	2,0	0,0	0,0		0,4

m, Espèces migratrices ; s, Espèces sédentaires ; o, Espèces occasionnelles.

Néanmoins, ces résultats ne contredisent pas ceux qui ont été obtenues avec la richesse spécifique, pour l'identité des stations A et H par rapport à toutes les autres (A la moins sélective et H la plus sélective).

Ordination, Groupement (listes d'abondances) Stations A, B et C

La sélection de la station B est moins évidente, car suivant les saisons, B se mélange, soit avec A (octobre à février), soit avec C en deux groupes : a) l'un estival (de juin à octobre), en raison de l'arrivée massive de *Liza* spp. et de *Diplodus vulgaris* ; b) l'autre pour le reste des mois de l'année (fig. 7).

Les points mensuels de la station C se trouvent répartis en deux groupes, desquels sont exclus les points représentant la station A. Ces derniers sont tous réunis dans un seul groupe.

L'analyse réalisée avec les abondances permet donc d'affiner l'analyse qualitative précédente, qui avait conduit à un certain degré de similitude des stations B et C. La ressemblance au niveau des listes fauniques est aussi confirmée par les abondances spécifiques pour la même période (premier semestre). On peut noter que A se rapproche de B pendant l'hiver, quand l'importance relative de la biomasse des espèces sédentaires augmente par rapport à l'ensemble de la communauté.

Ceci est bien mis en évidence avec l'analyse des espèces sédentaires seules (fig. 7), qui montre le même type d'association que l'analyse globale.

Remarque

L'isolement qualitatif de la station A, même en hiver, est certainement lié au nombre relativement élevé d'espèces migrantes et occasionnelles dans cette station pendant l'année (richesse spécifique élevée). En revanche, en hiver, ces communautés sont relativement moins bien représentées en biomasse, par rapport à la communauté des sédentaires (tab. 8), qui expliquent l'association quantitative des stations A et B (surtout *Atherina presbyter* et les Labridae).

L'analyse réalisée avec les espèces cycliques (fig. 7) montre l'importance estivale des recrutements/colonisations, qui provoquent l'association de toutes les stations dans cette période. Cette analyse fait encore ressortir la caractéristique très particulière de la station B en regard des populations de cycliques, dont les prélèvements d'avril, mai et juin/juillet restent bien isolés. Ceci résulte de la forte colonisation de cette station par les populations de *Sarpa salpa* (tab. 2), qui trouvent ici un milieu très favorable (forte couverture végétale ; tab. 1). En définitive, la sélectivité de la station A, différente des stations B et C, est bien nette au niveau de la

richesse et des espèces (analyse qualitative). L'analyse plus fine réalisée avec les abondances confirme d'une façon générale cette conclusion. Même la dispersion estivale dans la lagune des populations cycliques n'est pas suffisamment forte pour entraîner l'homogénéisation au niveau du peuplement global (fig. 7).

Stations A, B et D

La classification des distances de Bray et Curtis (1957) entre prélèvements (fig. 8), permet de retrouver l'association B et D seulement en avril et septembre.

En revanche, l'identité de A est moins évidente, car elle s'associe avec D de juin à août et avec B en mars, mai, juin, novembre et décembre.

La même analyse réalisée avec les espèces cycliques (fig. 8) permet de retrouver l'homogénéisation estivale (juillet-août) des communautés des stations A, B et D, donc d'une sélectivité identique (ou une absence de sélectivité) de ces stations vis-à-vis des migrants, surtout en raison du recrutement estival de *Diplodus vulgaris*, *Diplodus annularis*, *Puntazzo puntazzo* et *Boops boops* (tab. 3). En revanche, avec les populations sédentaires (fig. 8), on trouve une ressemblance des échantillons mensuels de la station D, résultat de la forte sélectivité de cette station au niveau de leurs spectres d'abondance

qui ne représentent ici que 9,6 % de la biomasse totale (tab. 3), ce qui entraîne une différenciation très marquée avec des autres stations.

La faible couverture végétale déjà mentionnée (tab. 1) et l'existence des rejets urbains, sont certainement des facteurs qui ne favorisent pas l'abondance des sédentaires.

La faible régularité confirme l'instabilité des communautés de cette station, dominée par les espèces migrantes.

Remarques

L'analyse qualitative des populations cycliques avait mis en évidence une certaine sélectivité de la station D. Une sélectivité, non seulement sur le nombre d'espèces, mais aussi sur les espèces elles-mêmes. Dans l'analyse quantitative des populations cycliques, cette sélectivité existe toujours, mais disparaît en juillet-août (et occasionnellement en avril, juin, septembre et décembre par rapport à la station B). Ceci traduit une pression d'homogénéisation très forte des espèces cycliques par l'abondance d'espèces communes, pression déjà mise en évidence avec les stations A, B et C.

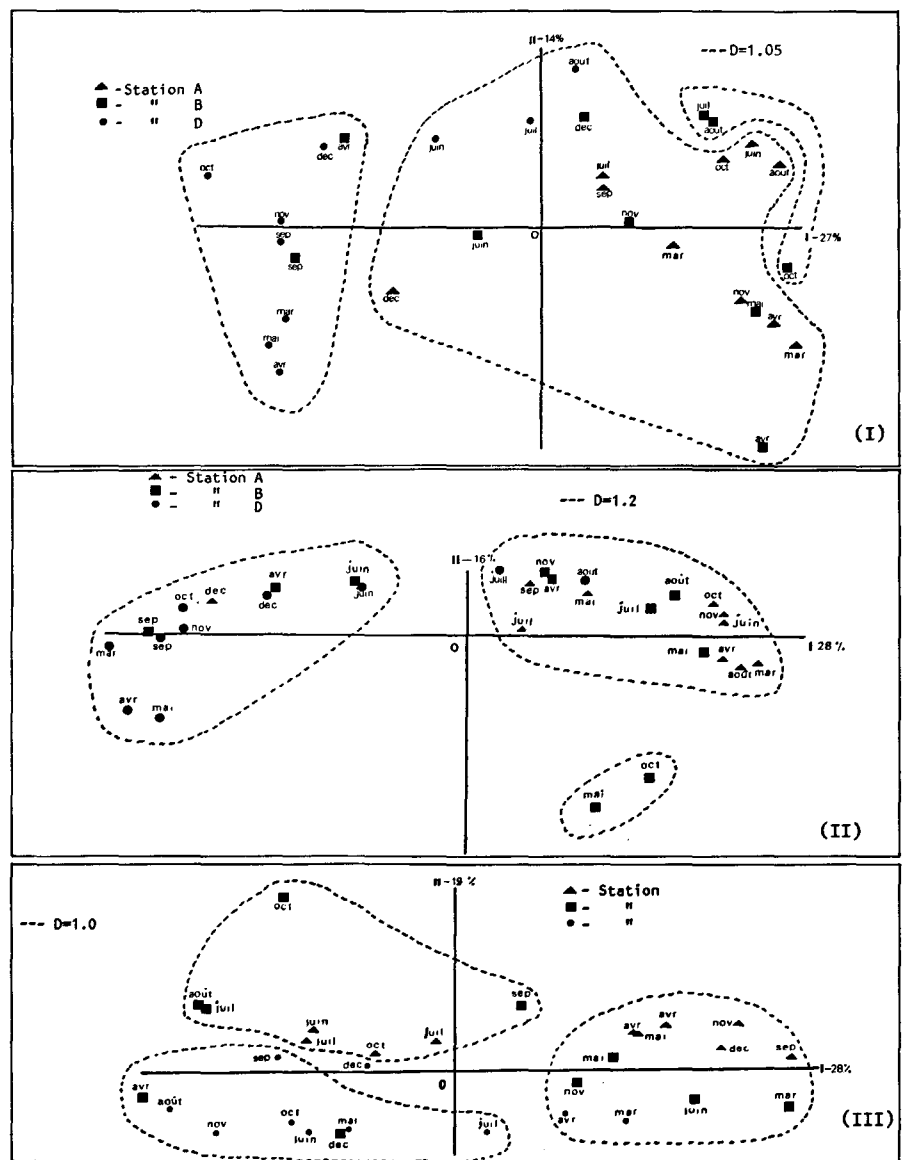


Figure 8

Comparaison des prélèvements mensuels des stations A, B et D (1983). Analyse en coordonnées principales et superposition des groupes formés par la classification hiérarchique, sur la base du coefficient de Bray et Curtis (peuplement global-I; peuplement cyclique-II; peuplement sédentaire-III).

Comparison of monthly samples at stations A, B and D (1983). Superposition of the hierarchic clustering (Bray and Curtis index), as the reduced spaces from the principal coordinates analysis (global community-I; cyclical community-II; sedentary community-III).

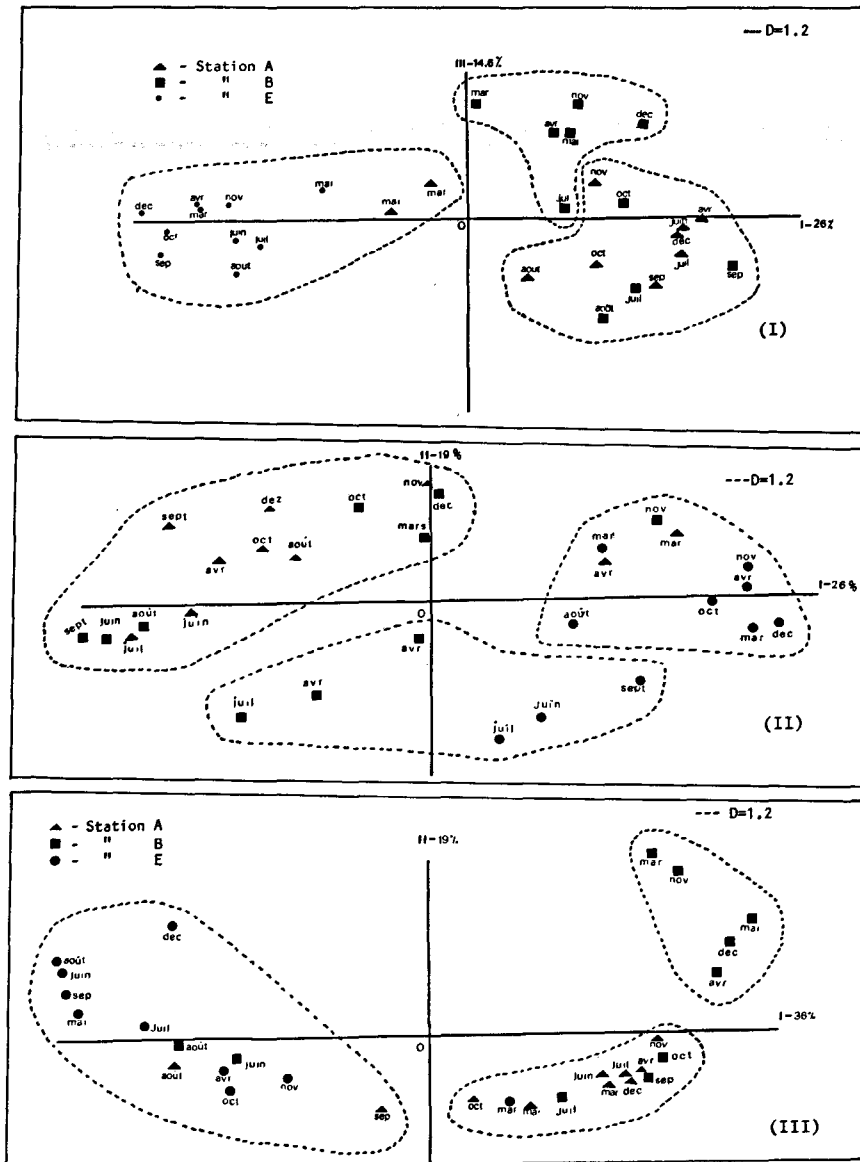


Figure 9
 Comparaison des prélèvements mensuels des stations A, B et E (1984). Analyse en coordonnées principales et superposition des groupes formés par la classification hiérarchique, sur la base du coefficient de Bray et Curtis (peuplement global-I; peuplement cyclique-II; peuplement sédentaire-III).
 Comparison of monthly samples at stations A, B and E (1984). Superposition of the hierarchic clustering (Bray and Curtis index), as the reduced spaces from the principal coordinates analysis (global community-I; cyclical community-II; sedentary community-III).

Stations A, B et E

La sélectivité sur les spectres d'abondance (fig. 9) permet de mettre en évidence une bonne identification de la station E, dont les listes d'abondances mensuelles se trouvent être rassemblées dans un seul groupe, différent, soit de celui qui rassemble A-B (juin, août, septembre et octobre), soit de celui qui regroupe uniquement des prélèvements de la station B (particulièrement les mois les plus froids).

Ce résultat complète l'analyse précédente, fondée sur le coefficient de Jaccard, qui ne permettait pas de différencier les stations B et E sur les listes d'espèces seules: il faut en plus les abondances des espèces communes pour différencier les deux stations.

L'identification de la station E, par l'intermédiaire des espèces sédentaires (fig. 9), bien que l'analyse inclue exceptionnellement B en juin-août et A en août-septembre, est bien meilleure qu'avec les espèces cycliques (fig. 9), où le mélange des stations est plus évident.

Cet isolement de la station E au niveau des sédentaires résulte de la faible représentation de ce peuplement dans l'ensemble des biomasses capturées (2,9 %) que lui confère une différenciation très marquée par rapport

aux deux autres stations (tab. 4). Les raisons de ceci ont été déjà exposées à propos de la très faible régularité de cette station (tab. 3).

Contrairement aux indications de l'analyse réalisée avec les combinaisons des stations A, B, C et A, B, D, c'est le peuplement des sédentaires qui homogénéise les stations A, B, E au mois d'août.

L'homogénéisation de A et B avec les espèces cycliques se maintient, mais elle ne s'étend pas à la station E. Ceci peut s'expliquer par l'abondance relativement forte de *Liza* spp. (70 %) par rapport aux autres populations cycliques à la station E (tab. 4). Ce même phénomène conditionne aussi la diversité et la régularité de cette station.

Stations A, B, D, E, F, G et H

La comparaison des spectres d'abondance effectuée au moyen du groupement hiérarchique avec le coefficient de Bray et Curtis (fig. 10) montre, bien que moins clairement que l'analyse qualitative précédente, une homogénéisation estivale (groupe II) notée aussi avec les populations cycliques (fig. 11, groupe I).

En même temps, on remarque une sélectivité spatiale, d'une part avec l'identité des stations A et H (la plus

Figure 10

Comparaison des prélèvements mensuels des stations A, B, D, E, F, G et H (août 1985-août 1986). Classification ascendante hiérarchique (groupement flexible) sur la base du coefficient de Bray et Curtis (peuplement global).

Comparison of monthly samples at stations A, B, D, E, F, G and H (August 1985-August 1986) as the hierarchic clustering (Bray and Curtis index - global community).

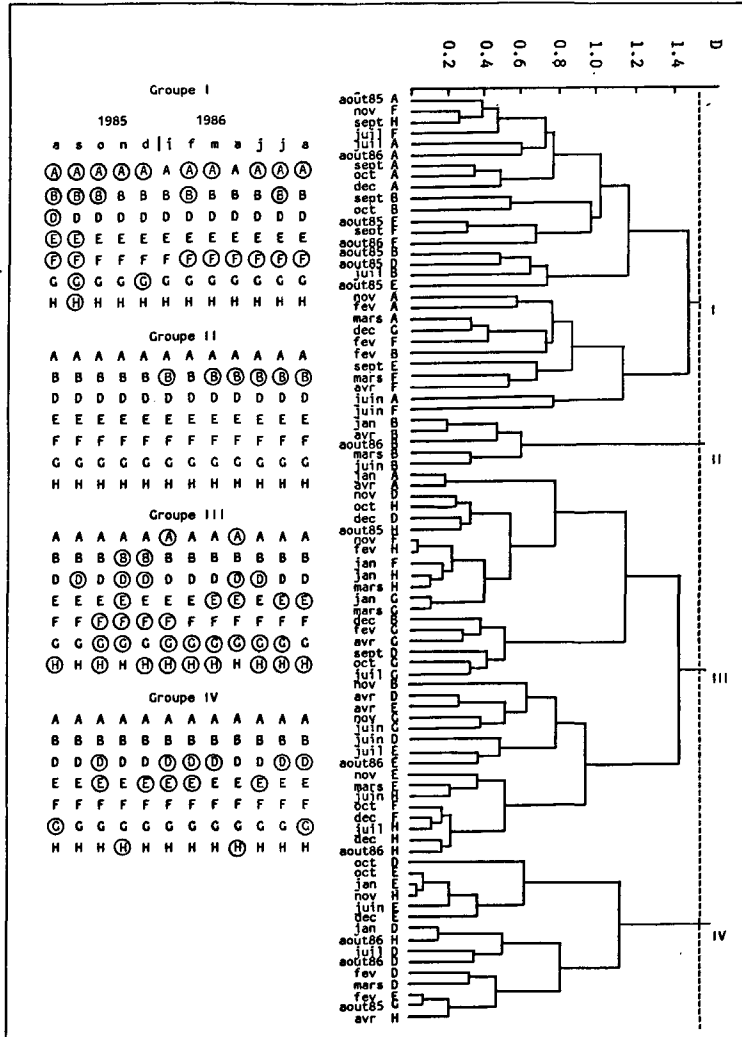
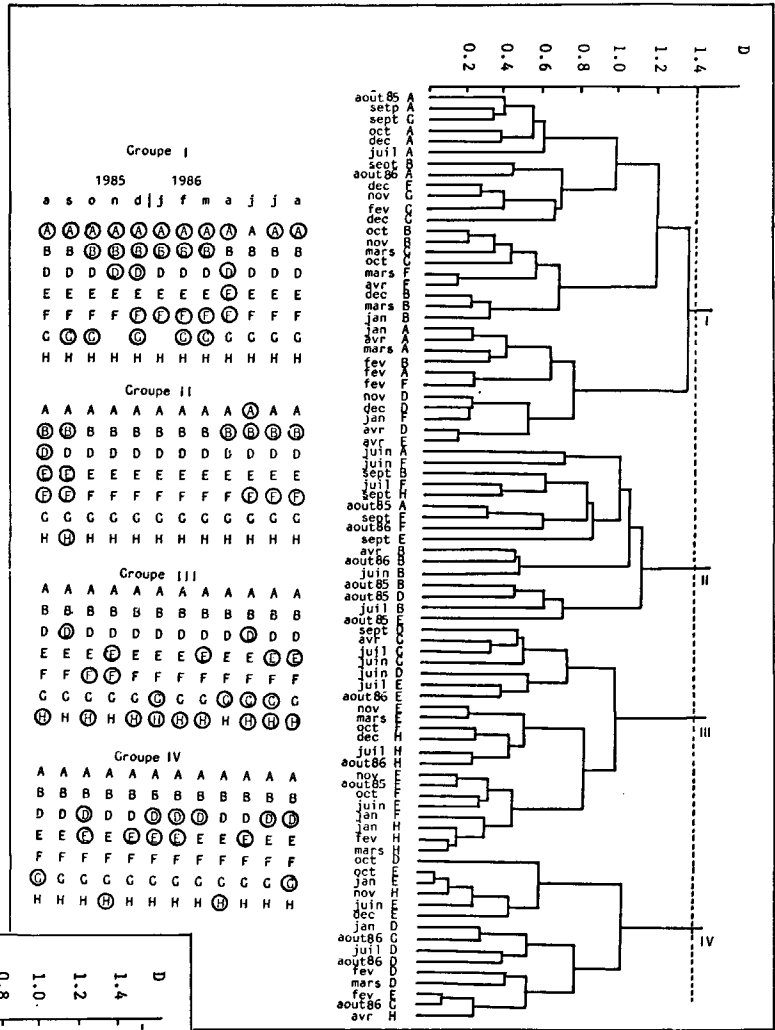


Figure 11

Comparaison des prélèvements mensuels des stations A, B, D, E, F, G et H (août 1985-août 1986). Classification ascendante hiérarchique (groupement flexible) sur la base du coefficient de Bray et Curtis (peuplement sédentaire).

Comparison of monthly samples at stations A, B, D, E, F, G et H (August 1985-August 1986) as the hierarchic clustering (Bray and Curtis index, sedentary community).

océanique et la plus lagunaire des stations), d'autre part avec l'association des stations B, F, G (groupe I) et de D, E (groupe IV).

L'analyse des populations cycliques (fig. 11), au-delà de l'association déjà discutée, montre pour le reste de l'année une sélectivité spatiale bien marquée vis-à-vis des peuplements. Ainsi, on distingue 1) une association des stations A et F (groupe I); 2) une association des stations G et H (groupe III); 3) une association des stations D et E (groupe IV); et 4) l'isolement de la station B. L'identité de cette station provient de la forte colonisation de *Sarpa salpa* telle qu'on l'avait déjà constatée les années précédentes.

Remarque

La ressemblance de ces résultats avec ceux qui ont déjà été obtenus avec le peuplement total, confirme que ce sont surtout les migrants qui déterminent le type d'organisation des peuplements de poissons de cette lagune.

L'étude des poissons sédentaires (fig. 12) montre l'isolement de la station H (groupe IV), qui garde son identité par la présence de ces mêmes populations. Ceci avait déjà été observé pour les stations A, B, F et G, mais à un moindre degré.

Cette analyse quantitative permet d'affiner l'analyse des années précédentes (A, B, C; A, B, D et A, B, E), en montrant plus clairement le comportement global

de la lagune vis-à-vis de la communauté disponible: 1) la confirmation de l'homogénéisation estivale, particulièrement évidente avec le groupe A, B, C (1980-1982) et A, B, D (1983); 2) la confirmation de la sélectivité spatiale qui a déjà été notée en 1984 (A, B, E). Toutefois, quand on fait intervenir un nombre plus élevé de stations, cette sélectivité se manifeste à l'échelle de la région (groupe de stations).

CONCLUSIONS

Les résultats des analyses sur les communautés échantillonnées dans l'ensemble des stations nous permettent de montrer l'existence d'une «sélectivité» de la lagune vis-à-vis des populations ichtyologiques littorales disponibles, en fonction des différentes conditions du milieu à chaque station.

Cette «sélectivité» s'exerce différemment en regard des populations cycliques ou sédentaires.

La «sélection» de la lagune se manifeste encore différemment, non seulement sur les listes des espèces (sélectivité qualitative), mais aussi sur leurs distributions d'abondances (sélectivité quantitative).

a) *Au niveau qualitatif*, avec les populations de sédentaires présentes dans toute la lagune et représentées seulement par six taxa, il s'agit davantage d'une répartition d'abondance différente suivant les stations, que d'une sélectivité taxonomique.

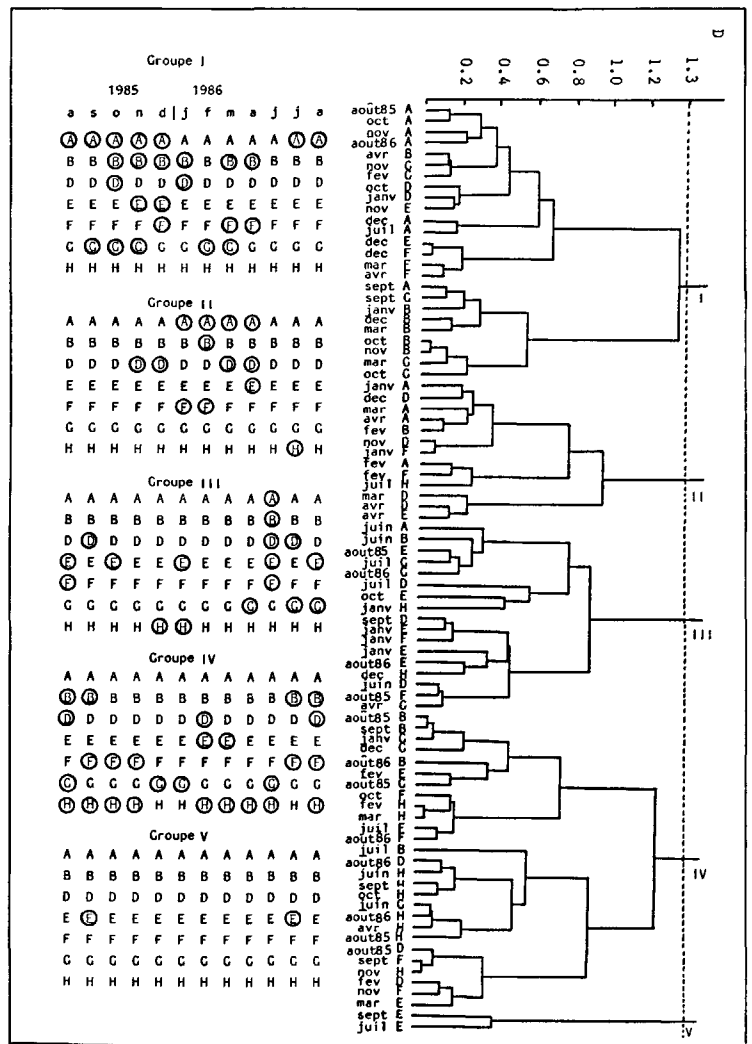


Figure 12
 Comparaison des prélèvements mensuels des stations A, B, D, E, F, G et H (août 1985-août 1986). Classification ascendante hiérarchique (groupement flexible) sur la base du coefficient de Bray et Curtis (peuplement cyclique).
 Comparison of monthly samples at stations A, B, D, E, F, G and H (August 1985-August 1986) as the hierarchical clustering (Bray and Curtis index, cyclical community).

Tableau 9

Variation mensuelle du pourcentage (en poids) des composants communautaires de chaque station.

Fluctuation of the percentage (in weight) of community components at each sampling site (August 1985-August 1996)

Station	Mois	1985					1986					Total				
		août	sept.	oct.	nov.	déc.	janvier	février	mars	avril	mai			juin	juillet	août
A	m=	77,4	64,8	72,1	46,5	53,5	52,5	25,4	15,4	47,9	47,2	73,7	78,8	66,7	94 817	60,2
	s=	22,0	35,0	24,5	52,8	39,1	45,7	72,0	80,1	48,7	52,6	24,3	20,3	30,4		37,7
	o=	0,6	0,2	3,4	0,8	7,4	1,8	2,5	4,5	3,5	0,1	2,0	0,9	2,9		2,0
B	m=	93,4	74,0	36,2	13,1	20,4	18,4	28,3	30,2	46,3	72,2	85,6	96,5	76,4	99 910	58,0
	s=	6,6	26,0	63,8	85,9	79,5	81,0	71,1	69,7	53,6	27,7	14,4	3,5	23,6		41,9
	o=	0,0	0,0	0,0	1,0	0,2	0,6	0,7	0,1	0,0	0,1	0,0	0,0	0,0		0,2
D	m=	93,2	86,4	85,1	57,1	52,9	72,9	90,7	72,7	16,1	78,1	72,5	96,3	76,3	121 150	77,0
	s=	3,9	4,5	11,4	42,8	47,1	27,1	8,9	27,1	83,9	21,7	15,1	3,7	9,9		20,6
	o=	2,8	9,1	3,6	0,0	0,1	0,0	0,4	0,2	0,0	0,1	12,4	0,0	13,9		2,5
E	m=	98,1	92,0	95,3	56,1	80,8	96,4	94,7	69,6	19,2	52,8	94,7	99,0	89,5	78 261	84,9
	s=	1,9	8,0	4,3	43,7	19,2	3,4	5,3	29,6	78,7	46,4	4,2	1,0	10,1		14,7
	o=	0,0	0,0	0,4	0,2	0,0	0,1	0,0	0,8	2,2	0,8	1,1	0,0	0,4		0,4
F	m=	78,4	64,4	68,9	68,7	36,8	32,7	20,1	5,8	14,2	23,5	33,4	90,3	91,3	38 446	50,9
	s=	20,2	33,5	21,8	31,0	62,4	66,5	79,2	93,9	82,4	75,7	60,6	8,8	8,6		47,7
	o=	1,5	2,2	9,3	0,2	0,8	0,7	0,7	0,3	3,4	0,7	6,0	0,9	0,0		1,3
G	m=	92,3	52,4	51,5	42,2	40,6	70,1	61,1	27,6	90,8	66,4	78,8	93,0	90,4	67 130	66,5
	s=	4,3	44,9	47,8	54,1	55,0	29,6	37,3	71,0	9,0	33,2	19,3	6,4	5,1		31,6
	o=	3,4	2,7	0,8	3,7	4,4	0,3	1,6	1,3	0,2	0,4	1,9	0,6	4,4		2,0
H	m=	77,2	90,3	88,0	87,0	82,5	95,7	86,4	84,7	94,1	-	82,2	57,0	63,8	48 850	85,7
	s=	22,8	8,2	12,0	13,0	17,5	4,3	13,3	15,3	5,9	-	17,8	43,0	36,2		14,1
	o=	0,0	1,5	0,0	0,0	0,0	0,0	0,3	0,0	0,1	-	0,0	0,0	0,0		0,2

m, Espèces migratrices; s, Espèces sédentaires; o, Espèces occasionnelles.

En revanche, avec les populations cycliques, on note des « gradients de sélectivité » plus ou moins remarquables en fonction de l'échelle spatiale envisagée. Exemple: La station A est toujours la moins sélective (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 par l'absence, plus ou moins longue, de différence entre les stations (B, C presque toute l'année; B, E deux périodes distinctes), ou par une homogénéisation estivale (A, B, E).

b) Au niveau quantitatif, les espèces sédentaires permettent de mettre en évidence une répartition spatiale particulièrement nette, d'une part à la station D (avec le rejet urbain), et à la station E (avec la pression touristique), d'autre part à la station A (la plus océanique) et à la station H (la plus intérieure). Ces populations sédentaires constituent en fait un facteur d'identité de la plupart des stations (biomasse spécifique).

En revanche, les populations cycliques, avec leurs abondances estivales, constituent, surtout durant cette période, une communauté d'homogénéisation de la lagune. Ces mêmes populations sont une communauté sur laquelle la lagune exerce une certaine sélectivité. Cette sélectivité se traduit cependant à l'échelle de la région (groupe de stations), contrairement à ce qu'on observe avec les espèces sédentaires (stations).

L'interprétation des mécanismes de colonisation de la lagune par les migrants est délicate, et ne peut reposer que sur des hypothèses.

La majorité des espèces marines exploitées sur le littoral marin adjacent (surtout par la pêche artisanale) peut être trouvée dans la lagune. Quelques-unes d'entre elles ne le sont toutefois qu'en certaines zones plus exposées

à l'influence marine (ex: la station A présente un pourcentage d'espèces migrantes et occasionnelles bien supérieur aux autres stations). Ceci nous fait penser à une sélectivité spatiale qualitative, qui se confirme au niveau quantitatif si on tient compte de *Sarpa salpa*, espèce cyclique qui, bien que répandue sur toute la lagune, colonise particulièrement la station B, lui conférant une identité bien marquée pendant la période de colonisation (printemps).

On remarque également une sélectivité temporelle qui fonctionne vis-à-vis des espèces colonisatrices, en fonction du rapport d'exigence de l'espèce/conditions du milieu, et qui détermine pour chaque espèce le temps d'occupation de la lagune.

Ainsi, l'échelle temporelle saisonnière (résultat de l'analyse chronologique) garde toute son importance pour les espèces cycliques (Monteiro *et al.*, 1987).

En résumé, si la répartition quantitative des poissons sédentaires est surtout réalisée à l'échelle de la station, la répartition des espèces cycliques doit être envisagée à l'échelle spatio-temporelle plus large: 1) de la lagune quand le nombre et la biomasse relative des migrants est assez grand pour supplanter l'hétérogénéité liée aux sédentaires (été); 2) à l'échelle de la station ou « région de la lagune » en fonction des nuances de sélectivité (capacité d'accueil), par rapport à certaines espèces migratrices, surtout en dehors de l'époque estivale. La communauté disponible totale est le résultat de l'interaction entre différents composants communautaires. On peut affirmer que les peuplements cycliques déterminent le modèle d'organisation spatio-temporelle de la communauté des poissons de cette lagune. Si on tient compte de la forte abondance de ces peuplements dans l'ensemble de la communauté (tab. 8 et 9), cette conclusion n'est pas surprenante.

RÉFÉRENCES

- Amanieu M. et G. Lasserre (1982). Organisation et évolution des peuplements lagunaires. *Actes Symposium International sur les lagunes côtières, Bordeaux, 8-14 septembre 1981, Oceanologica Acta, N° Spécial*, 201-213.
- Amanieu M., P. L. Gonzalez et O. Guelorget (1981). — Critère de choix d'un modèle de distribution d'abondance. Application a des communautés animales en écologie benthique. *Acta Oceanologica, Oecol. Gener.*, 2, 3, 256-286.
- 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 3^e cycle, Université Sciences et Techniques du Languedoc, Montpellier, France*, 316 pp.
- Baelde P. (1986). La faune ichtyologique du lagon du Grand Cul-de-Sac Marin en Guadeloupe. Structure des peuplements et contribution à l'étude de la biologie d'*Archosargus rhomboidalis* (Sparidae) et d'*Ocyurus chrysurus* (Lutjanidae). *Thèse Doctorat, Université d'Aix-Marseille II, France*, 225 pp.
- Bourquard C. (1985). Structure et mécanismes de mise en place, de maintien et d'évolution des peuplements ichthyiques lagunaires du Golfe du Lion. *Thèse 3^e cycle, Université des Sciences et Techniques du Languedoc, Montpellier, France*, 312 pp.
- Bray R. J. et J. T. Curtis (1957). An ordination of upland forest communities of southern Wisconsin. *Ecol. Monogr.*, 27, 325-349.
- CCRA: Comissão de Coordenação de Região do Algarve (1984). Programa de Ordenamento e Desenvolvimento da Ria Formosa (Documento de Trabalho), 126 pp.
- Daget J. (1986). *Les modèles mathématiques en écologie*. Masson, Paris, 1979, 172 pp.
- Field J. G., K. R. Clarke et R. M. Warwick (1982). A practical strategy for analysing multispecies distribution patterns. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 8, 37-52.
- Galzin R. (1985). Écologie des poissons récifaux de Polynésie Française. Variations spatio-temporelles des peuplements. Dynamique des populations de trois espèces dominantes des lagons Nord de Moorea. Évaluation de la production ichtyologique d'un secteur récifo-lagunaire. *Thèse Doctorat, Université des Sciences et Techniques du Languedoc, Montpellier, France*, 195 pp.
- INIP: Instituto Nacional de Investigação das Pescas (1979). Projecto de trabalho para o conhecimento de alguns aspectos do ciclo biológico da Ria de Faro/Olhao visando o seu aproveitamento no sentido da Aquacultura, particularmente da piscicultura, Rel. Tecn. Adm. INIP, Lisboa, 2, 101 pp.
- Legendre L. et P. Legendre (1984). *Écologie Numérique*, Masson, Paris, 2 Vol., 260 et 335 pp.
- Linares F. A. et A. Yañez-Arancibia (1980). Ecología de los sistemas fluvio-lagunares asociados a la laguna de Terminos. El habitat e estructura de las comunidades de peces. *An. Cent. Cienc. Mar Limnol., Univ. nac. autón. Méx.*, 7, 1, 69-118.
- Louis M. et G. Lasserre (1982). Étude du peuplements de poissons dans les lagunes de mangroves de Guadeloupe (Antilles Françaises). *Actes Symposium International sur les lagunes côtières, Bordeaux, 8-14 septembre 1981, Oceanologica Acta, N° Spécial*, 333-338.
- Mantel N. (1967). The detection of decrease clustering and generalized regression approach. *Cancer Res.*, 27, 2, 209-220.
- Monteiro C. (1988). Contribuição para o conhecimento das comunidades ictiológicas da Ria Formosa. *Bolm. Inst. nac. Invest. Pescas, Lisb.*, 14, 59-94.
- Monteiro C. (1989). La faune ichtyologique de la Ria Formosa; organisation spatio-temporelle. *Thèse Doctorat, Université de Montpellier, 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.
- Quignard J. P. (1984). Les caractéristiques biologiques et environnementales des lagunes en tant que base biologique de l'aménagement des pêcheries. *Conseil Général des Pêches pour la Méditerranée, Études et Revues*, 61, 1, 3-38.
- Yañez Arancibia A., F. A. Linares et J. W. Day (1980). Fish community structure and function in Terminos lagoon, a tropical estuary in Southern of Mexico, in: *Estuarines Perspectives*. Academic Press, 465-482.
- Scherrer B. (1984). *Biostatistique*, Gaëtan Morin, 850 pp.
- Wilhm J. L. (1968). Use of biomass units in Shannon's formula. *Ecology*, 49, 153-156.