

Organisation et évolution des peuplements lagunaires

Structure
Équitabilité
Stratégie
Communautés lagunaires

Structure
Species evenness
Strategy
Lagoon communities

M. Amanieu, G. Lasserre

Équipe de recherche associée CNRS n° 467, Laboratoire d'Hydrobiologie, Université des Sciences et Techniques du Languedoc, Place E. Bataillon, 34060 Montpellier Cedex, France.

RÉSUMÉ

L'analyse des structures des communautés de la macrofaune d'un fjord danois et de diverses lagunes méditerranéennes, conduit au même type d'interprétation quant à l'organisation de ces communautés à partir du méroplancton qui permet leur constitution. Les atterrissements méroplanctoniques conduisent à la constitution de peuplements inorganisés, conformes à un modèle de Preston et de faible équitabilité. L'environnement lagunaire biotique et abiotique exerce sur ces peuplements des contraintes qui les conduisent progressivement à s'organiser en communautés structurées conforme à un modèle de Motomura et d'équitabilité élevée. Une telle interprétation admet implicitement que le degré d'organisation est mesuré par la diversité ou plus particulièrement comme nous le proposons ici par l'équitabilité ; en revanche elle ne nous renseigne pas sur la nature des contraintes qui conditionnent ces résultats.

Dans la seconde partie de ce travail, nous envisageons de rechercher du côté des stratégies adaptatives l'origine de ces contraintes. Divers exemples allant des lagunes de la région d'Arcachon (France), aux lagunes malgaches des Pangalanes, suggèrent qu'il y a là en effet une explication probable. Vis-à-vis d'un environnement physiquement contrôlé, tel que celui qui domine dans les lagunes littorales, chaque population est conduite à développer une stratégie adaptative qui privilégie le comportement migratoire ou, lorsque celui-ci n'est pas possible, une économie de gaspillage où la rapidité des cycles de générations corrige les pertes catastrophiques résultant des stress d'origine climatique. Les arguments sont relativement convaincants lorsqu'on se limite à examiner le comportement des populations (monospécifiques). Il est plus difficile de les admettre sans réserve lorsque l'on veut étendre le raisonnement aux communautés (plurispécifiques).

Oceanol. Acta, 1982. Actes Symposium International sur les lagunes côtières, SCOR/IABO/UNESCO, Bordeaux, 8-14 septembre 1981, 201-213.

ABSTRACT

Organisation and evolution of lagoon communities

The analysis of the community structures of a Danish fjord macrofauna and of the various mediterranean lagoons results in the same type of interpretation for the organisation of communities which start from meroplankton which allows their formation. The meroplanktonic landings lead to the formation of inorganised conforming to the Preston model with a low species evenness. The biotic and abiotic lagoon environment places these populations under stress making them gradually organise themselves in structured well balanced communities which conform to the Motomura model and with a high species evenness. Such an interpretation suggest that the degree of organisation is measured by the species diversity or more precisely as we suggest here by the species evenness ; on the other hand it does not give us any information on the nature of the stress which brings about these results.

In the second part, we hope to research, along the lines of the adaptative strategies, the origin of this stress. Various examples taken from the lagoons in Arcachon area (France), to the lagoons of Pangalanes (Madagascar), suggest that a likely explanation is to be found. Vis-à-vis a physically controlled environment, such as which dominates in the coastal lagoons, every population has to develop an adaptive strategy which favors the migratory behaviour or when this is not possible, a waste economy where the speed of the generation cycles corrects the catastrophic losses which are a result of climatic stress. The arguments are reasonably convincing when only the eco-ethologic behaviour of the monospecific populations are studied. It is more difficult to accept them unreservedly when we try to apply the same reasoning to plurispécific communities.

Oceanol. Acta, 1982. Proceedings International Symposium on coastal lagoons, SCORCOR/IABO/UNESCO, Bordeaux, France, 8-14 September, 1981, 201-213.

INTRODUCTION

Les lagunes saumâtres littorales sont peuplées par une macrofaune, tant vertébrée qu'invertébrée, dont le recrutement s'effectue en partie en provenance du méroplancton pénétrant dans la lagune avec le flux marin, en partie en provenance des populations sédentaires. Compte tenu de cette double origine, comme des aléas climatiques qui sévissent avec une grande rigueur dans ce type de biotope, on peut s'interroger sur la réalité ou la fiction de l'existence de communautés lagunaires, c'est-à-dire d'ensembles plurispécifiques qui soient autre chose que des rassemblements fortuits, dont l'organisation résulte à la fois du contexte environnemental et des interactions biotiques entre les espèces présentes.

L'analyse démographique des différents peuplements des lagunes saumâtres littorales révèle un double aspect ; d'une part le recrutement marin est effectivement aléatoire au niveau planctonique, mais très rapidement, sans doute dès les premières phases benthiques, les communautés s'organisent suivant des modèles bien définis en même temps que progresse l'équitabilité ; d'autre part les populations développent des stratégies liées à l'occupation de l'espace dans lesquelles les migrations jouent un rôle particulièrement important, et qui expliquent certains regroupements de type communautaire.

Ces deux aspects sont successivement envisagés dans la présente synthèse qui s'appuie sur des exemples provenant de sites géographiques variés, allant des fjords danois aux lagunes atlantiques, méditerranéennes ou malgaches. Sans prétendre être exhaustifs, car les situations ponctuelles sont infiniment variées, ces exemples, les méthodes d'analyse que nous appliquons et les interprétations que nous proposons donnent une image cohérente du fonctionnement écologique des lagunes littorales saumâtres.

STRUCTURE DES COMMUNAUTÉS LAGUNAIRES

Notion de structure des communautés. Applications aux écosystèmes lagunaires

Il est clair que l'objectif actuel de l'écologie n'est plus seulement de dresser l'inventaire qualitatif, voire quantitatif, des écosystèmes mais, au-delà de cette étape, d'en comprendre le fonctionnement, c'est-à-dire d'identifier au sein de ces écosystèmes, d'une part les unités écologiquement homogènes, d'autre part les liens ou voies de transfert établis entre ces unités. Un premier obstacle tient à la nature de nos observations qui, en particulier en hydrobiologie, sont fortement dépendantes de l'échantillonnage ; nous conviendrons ici de raisonner sur les communautés biologiques telles qu'elles nous apparaissent à l'examen de l'échantillonnage ; celui-ci nous donne une vue certes imparfaite de la « biocénose » théorique, ne serait-ce que parce qu'il sélectionne certains ensembles biologiques, par exemple dimensionnels, mais dont il est excessif de prétendre qu'elle est systématiquement fautive. Un second obstacle tient à la nature des liens fonctionnels que l'on prétend étudier ; encore que toute classification soit arbitraire, nous pensons que deux types de problèmes peuvent être abordés ; d'une part les mécanismes écophysologiques des régulations, notamment au niveau des transferts et des rendements énergétiques, d'autre part les équilibres démographiques s.l. des abondances relatives des diverses populations constituant une communauté. Il y a complémentarité et non opposition entre ces deux approches, en ce sens que le partage de l'espace écologique communautaire, tel qu'il est analysé par l'analyse « démographique » des abondances des différentes espèces, n'a véritablement de sens que dans la mesure où ces abondances devraient être estimées par un critère écophysologique (activité anabolique, productivité, rendement énergétique) et non démographique s.l. (dénombrement, voire biomasse). Compte tenu des données dont nous disposons, nous nous bornerons ici à estimer les

abondances par des biomasses ou des dénombrements sans méconnaître le caractère encore sommaire d'une telle approche, qui se justifie cependant lorsque l'on raisonne, comme nous le ferons ici, sur des communautés relativement comparables (macrofaune benthique, communautés ichtyologiques). Un troisième obstacle tient enfin à la complexité même des écosystèmes naturels ; il est probable que les schémas explicatifs, les modèles au sens actuel du terme, sont plus faciles à dégager dans des écosystèmes simples que dans des écosystèmes complexes et très homéostatiques. A cet égard, les écosystèmes lagunaires sont sans doute privilégiés ; la rigueur de leur environnement abiotique, qui en fait le type même des écosystèmes physiquement contrôlés, leur dépendance vis-à-vis des écosystèmes qui les entourent, soit en amont, bassin versant, soit en aval, littoral marin, s'accompagnent d'évolutions brutales, non tamponnées, qu'il est relativement facile de percevoir.

Nous nous proposons ici d'étudier la structure des communautés biologiques des lagunes littorales, c'est-à-dire, à travers l'examen des abondances relatives des différentes populations qui constituent ces communautés de comprendre les mécanismes qui président à leur constitution et règlent leur évolution ultérieure. Nous ferons appel à cet effet à deux approches largement répandues à l'heure actuelle. Le recours à des indices globaux constitue la première approche, et quatre indices sont couramment utilisés à cet égard : la richesse spécifique, notée S , qui mesure le nombre d'espèces ; la biomasse, notée B , par unité de volume ou de surface ; la diversité, que nous mesurerons par l'indice de Shannon noté H avec $H = - \sum \frac{q_i}{Q} \log_2 \frac{q_i}{Q}$, expression dans laquelle q_i mesure l'abondance (en général la biomasse) de l'espèce i , et $Q = \sum q_i$ l'abondance totale des espèces de la communauté ; enfin l'équitabilité E mesurée par $E = H/\log_2 S$, c'est-à-dire le rapport entre la diversité observée H et la diversité maximale d'une communauté à S espèces. Sans entrer dans le détail de l'interprétation des indices H et E , nous conviendrons ici que H mesure le degré d'organisation de la communauté et E la qualité de cette organisation. On sait que E varie entre 0 et 1 et que plus E est proche de 1 plus on est en droit d'estimer que la structure de la communauté observée témoigne des ajustements progressifs des différentes espèces aux contraintes résultant de leur environnement biotique et abiotique.

Les indices globaux que nous venons d'évoquer donnent donc une certaine mesure de l'état d'équilibre de la communauté dans son environnement mais non des mécanismes par lesquels cet état a été atteint. La deuxième approche, complémentaire de la précédente, fait appel à l'étude des modèles de distribution d'abondances qui répond précisément à cette question. Quatre modèles de distribution d'abondances sont couramment utilisés à l'heure actuelle. Tous postulent que l'on étudie ces distributions en rangeant les abondances dans l'ordre de leur valeur décroissante, l'espèce de rang 1 étant la plus abondante, l'espèce de rang S étant la moins abondante, l'espèce de rang i étant plus abondante que l'espèce de rang $i + 1$ et moins abondante que l'espèce de rang $i - 1$. Dans ces conditions, le modèle de Motomura ou modèle log linéaire, établit une relation (linéaire) entre le logarithme de l'abondance et le rang. Le modèle de Preston ou modèle log normal, établit une relation (linéaire) entre le logarithme de l'abondance et le probit du rang. Le modèle de Mac Arthur ou modèle du bâton brisé, établit une relation (non linéaire) entre l'abondance et le rang. Le modèle de Mandelbrot ou modèle log.log établit une relation (non linéaire) entre le logarithme de l'abondance et celui du rang. Dans une note antérieure (Amanieu *et al.*, 1981 a), nous avons discuté de la signification écologique de ces modèles et, notamment, de leur application aux communautés biologiques des lagunes littorales. Nous utiliserons principalement ici les modèles de Motomura et de Preston. Le modèle de Motomura

convient généralement à l'analyse des communautés dans lesquelles les relations interspécifiques sont relativement simples et dont l'environnement, fortement stressant, est caractéristique des écosystèmes physiquement contrôlés ; il s'agit donc de communautés peu ou pas homéostatiques, notamment des communautés que l'on observe dans la plupart des lagunes littorales. Le modèle de Preston a une signification écologique moins claire que le précédent, puisqu'il peut caractériser autant des communautés très évoluées et homéostatiques, au sein desquelles est établi un réseau complexe de relations interspécifiques, que des pseudo-communautés constituées par l'assemblage accidentel d'espèces qui n'ont en commun que de cohabiter fortuitement dans le même espace ; nous verrons dans les exemples que nous examinerons tout à l'heure que ces pseudo-communautés s'observent fréquemment dans la zone d'échange entre les lagunes littorales et la mer au niveau des chenaux ou des « graus » où sont piégées les larves planctoniques ; elles sont caractérisées par leur faible équitabilité associée à leur distribution de type log normal. En accord avec les conclusions d'un travail antérieur (Amanieu *et al.*, 1981 a) ; nous conviendrons ici de retenir comme modèle de distribution d'abondances le plus pertinent, celui qui conduit à la plus faible distance entre données observées et calculées ; les distances retenues étant la distance du X^2 et la distance de Matusita.

Structure des communautés d'une lagune littorale danoise, le Dypso-fjord

La lagune du Dypso-fjord a été étudiée par Muus (1967), dans un remarquable travail portant sur l'ensemble des lagunes et estuaires danois ; elle illustre de manière particulièrement claire l'organisation des peuplements de la macrofaune benthique selon leur répartition dans les différentes zones de la lagune en fonction, notamment, de leur éloignement à l'ouverture vers la mer.

Le Dypso-fjord (fig. 1) est une lagune ouvrant sur la Baltique, dans le sud du Sjaelland danois ; d'une superficie d'environ 1 700 ha et d'une profondeur moyenne de 1,50 m, le Dypso-fjord communique avec la mer par un chenal étroit, de 3 à 4 m de profondeur, s'ouvrant à l'ouest de la lagune elle-même. Au voisinage de ce chenal, donc dans la partie ouest de la lagune, les fonds sont sableux avec quelques touffes de *Ruppia*, de *Zostera*, voire de *Fucus* au plus proche de la mer. A la partie centrale de la lagune correspond une vaste superficie de vase recouverte par un herbier de *Chara*. La partie nord-est enfin est envahie par des vases noires, réduites et nues. Malgré quelques petits affluents, il n'y a pas de gradient de salinité, celle-ci restant relativement stable autour de la valeur moyenne de 10 ‰. Le tableau 1 donne le résultat des prélèvements et comptages effectués par Muus en 1955, et dont on trouvera les

Tableau 1

Dypso-fjord, mai 1955. Liste des espèces dominantes et poids humide en grammes/m². (in Muus, 1967, p. 292).

Dypso fjord, May 1955. List of dominant species and wet weight in grams/m².

Zone	Partie Ouest sableuse	Partie centrale avec <i>Chara</i>	Partie Nord-Est vases nues
<i>Nemertes</i>	0,2	1,4	1,0
<i>Oligochètes</i>	0,7	0,3	0,04
<i>Capitella</i>	0,2	0,1	—
<i>Pygospio</i>	4,0	3,0	5,7
<i>Nereis</i>	1,4	2,1	6,4
<i>Corophium</i>	0,1	0,02	—
<i>Cyathura</i>	0,03	0,4	—
<i>Gammarus</i>	0,1	0,5	0,9
<i>Jaera</i>	0,01	0,8	0,03
<i>Idothea</i>	0,1	3,0	0,5
<i>Cardium</i>	37,5	62,7	24,4
<i>Macoma</i>	6,4	2,9	1,6
<i>Mya</i>	11,0	—	23,3
<i>Hydrobia</i>	10,2	7,7	11,9
<i>Littorina saxatilis</i>	0,5	24,0	2,6
<i>Theodoxus</i>	0,1	2,3	—
<i>Chironomides</i>	2,8	1,1	—
Total	75,34	112,32	78,37

données originales dans son travail de 1967. Le tableau 2 résume les paramètres structuraux des différentes communautés échantillonnées dans les trois principaux secteurs de la lagune.

Ces résultats autorisent une interprétation particulièrement claire. La partie W du Dypso-fjord, proche des apports marins planctoniques, est la plus riche en espèces avec en effet 17 espèces ; la partie centrale comprend encore 16 espèces, mais la partie est, la plus « lagunaire », ne comprend plus que 12 espèces ; il y a donc bien un appauvrissement quantitatif du cortège faunistique lorsqu'on se dirige du chenal vers le fond de la lagune. En revanche on observe un gradient inverse lorsqu'on examine les valeurs de l'équitabilité ; au voisinage du chenal, la faible valeur de l'équitabilité (0,57) témoigne que le peuplement observé est très faiblement structuré et qu'il s'agit plus probablement de l'accumulation fortuite des atterrissements méroplanctoniques à leur entrée dans la lagune ; l'ajustement des distributions d'abondance à un modèle de Preston confirme cette interprétation ; inversement à l'extrémité est de la lagune s'il y a eu diminution du nombre d'espèces récoltées, il y a une forte progression de l'équitabilité, qui

Figure 1
La lagune Dypso-fjord, suivant Muus (1967).
The Dypso-fjord lagoon according to Muus (1967).

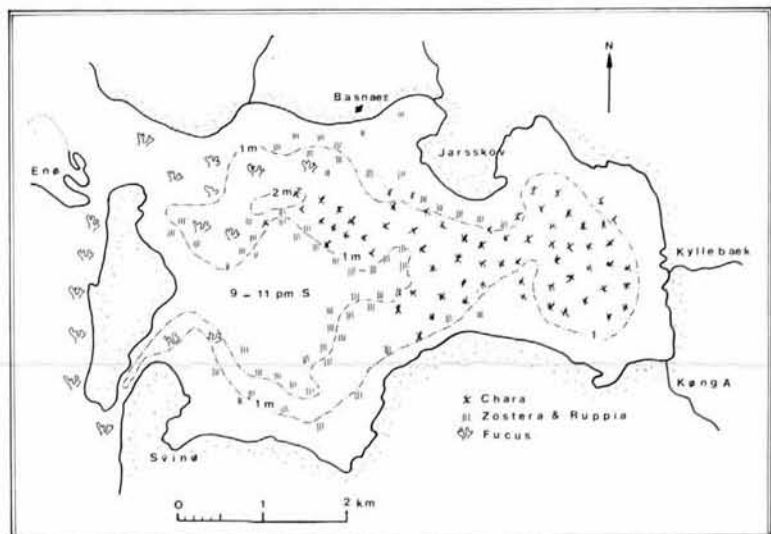


Tableau 2
Structures des communautés benthiques du Dypso-fjord (calculées d'après les données de Muus, 1967).
Benthic community structures of the Dypso fjord (calculated from data provided by Muus, 1967).

	Partie W sableuse proche du chenal	Partie centrale herbiers de <i>Chara</i>	Partie Nord-Est, vase, éloignée du chenal
Richesse spécifique	17	16	12
Diversité de Shannon H	2,32	2,16	2,52
Équitabilité E	0,57	0,54	0,70
Biomasse en g.m ⁻²	75,34	112,32	78,37
Meilleur modèle : au sens de χ^2 au sens de Matusita	Preston Preston	Preston Preston	Motomura Motomura

atteint 0,70 et indique donc une véritable communauté, dont les abondances ne sont plus aléatoires mais résultent des ajustements progressifs à un certain type de structure qui, en l'occurrence, est décrite par le modèle de Motomura ; l'accès à la partie la plus lagunaire du Dypso-fjord s'accompagne donc d'un tri des espèces, dont le nombre diminue, mais d'une forte progression de la structure communautaire dont l'équitabilité atteint 0,70.

La biomasse élevée de la partie centrale de la lagune (112,32 g m⁻²) pourrait suggérer *a priori* que ce secteur constitue un site privilégié où s'épanouissent les espèces véritablement lagunaires ; cependant l'équitabilité faible (0,54), l'ajustement au modèle de Preston, nous font plutôt conclure que là encore il s'agit d'une zone d'atterrissements planctoniques où l'on observe des peuplements pseudo-communautaires résultant de l'effet de filtre exercé par l'herbier de *Chara*.

Ainsi le Dypso-fjord nous donne une image parfaitement cohérente des mécanismes de recrutement de la macrofaune benthique dans une lagune littorale et des différents types de structures communautaires ou pseudo-communautaires qui en découlent. Au voisinage de la mer et s'étendant plus ou moins profondément dans la lagune suivant les conditions locales, une zone de piégeage, où l'on observe un cortège faunistique riche, peu structuré (faible équitabilité), provenant des apports aléatoires du plancton marin (ajustement à un modèle log. normal) ; dans les reculées les plus lagunaires au contraire, moins d'espèces, mais probablement déjà plus sélectionnées par le biotope et mieux adaptées aux conditions écologiques lagunaires, constituant en outre les véritables communautés dont l'équitabilité

traduit la bonne structuration et qui s'ajustent en général à un modèle de Motomura.

La lagune méditerranéenne de la Sarrazine à Maguelone (Hérault, France)

Nous avons nous-mêmes étudié (Amanieu *et al.*, 1981 *b*) un exemple bien différent mais qui conduit cependant aux mêmes interprétations que celles que nous venons de proposer pour le Dypso-fjord. Il s'agit en effet d'une petite lagune méditerranéenne, la lagune de la Sarrazine, située en bordure de mer à quelques kilomètres au Sud de Montpellier. La Sarrazine a une faible superficie, environ 13 ha ; sa profondeur est en moyenne de 2 m. C'est en outre une lagune artificielle, située au-dessus du niveau de la mer, et entièrement alimentée par une pompe débitant 1 800 m³/h, l'eau étant prise en bordure de plage. De décembre 1978 à juillet 1980 nous avons étudié l'évolution des communautés benthiques de la lagune ; il se trouve que, durant cette période, par suite d'un fonctionnement irrégulier de la pompe, l'alimentation en eau de la Sarrazine fut soit normale, soit suspendue pendant quelques mois.

On note alors une évolution cohérente de la macrofaune suivant qu'on l'observe à l'issue d'une période de bonne ou de mauvaise alimentation en eau ; les paramètres structuraux des communautés benthiques sont résumés dans le tableau 3.

En période d'alimentation régulière en eau de mer par le système de pompage, on observe une richesse spécifique élevée (29 à 31 espèces), une équitabilité faible (0,41 à 0,57), les peuplements pseudo-communautaires s'ajustant

Tableau 3
Structure des communautés benthiques de la lagune de la Sarrazine.
Benthic community structures from Sarrazine lagoon.

	A l'issue du remplissage par pompage Décembre 1970	Après plusieurs mois d'interruption de pompage Avril 1980	Après rétablissement du pompage Juin 1980
Richesse spécifique S	29	18	31
Diversité de Shannon H	2	2,93	2,78
Équitabilité E	0,41	0,70	0,57
Biomasse en g.m ⁻² (poids sec)	19	4	12
Meilleur modèle : au sens du χ^2 au sens de Matusita	Preston	Motomura	Preston

alors à un modèle de Preston. Lorsque l'alimentation en eau de mer a été suspendue durant une période de quelques mois, l'évolution autonome de la lagune, privée de ses apports marins, s'accompagne d'une diminution du nombre des espèces (qui se réduisent à 18) en même temps que d'une très forte augmentation de l'équitabilité qui atteint les valeurs de 0,70, tandis que les communautés s'ajustent alors à un modèle de Motomura.

Ces deux exemples apportent deux réponses convaincantes, l'une s'appuyant sur des distributions spatiales des communautés (le Dypso-fjord), l'autre sur leur évolution temporelle (la Sarrazine), à une question fondamentale, à savoir si, écotone entre la mer et le bassin versant, les lagunes littorales ont une autonomie, « une personnalité » écologique, si elles constituent de véritables écosystèmes, ou simplement des zones d'affrontement aux contours et au contenu plus ou moins flous. Aussi bien dans la Sarrazine que dans le Dypso-fjord on constate que la macrofaune des lagunes se recrute principalement à partir des apports marins, et que ces apports sont riches mais hétérogènes, en ce sens qu'ils ne constituent pas en eux-mêmes des communautés structurées; c'est sur cet apport « en vrac » que l'écosystème lagunaire proprement dit va exercer tout un ensemble de contraintes et de remaniements à l'issue desquels seront édifiées les véritables communautés lagunaires.

On peut alors rechercher les mécanismes qui sont mis en œuvre à cet effet, tels qu'ils apparaissent dans les étangs palavasiens.

Évolution saisonnière de la macrofaune benthique des étangs palavasiens

Les exemples précédents ont montré que c'est à partir des apports planctoniques marins que se constituent les communautés lagunaires mais que ce n'est probablement pas sur la phase planctonique elle-même que s'exercent les mécanismes de sélection. L'étude de la macrofaune benthique des étangs palavasiens précise différents aspects des mécanismes mis en œuvre lors des phases strictement benthiques. Le complexe lagunaire palavasien comprend un ensemble de sept étangs (dont l'un, l'étang du Grec, en partie comblé) qui s'étendent le long des quelque quarante kilomètres de côtes, au sud de Montpellier, séparant Sète du Grau du Roi. Il s'agit d'étangs peu profonds, un à deux mètres, dont les superficies varient de quelques centaines à quelques milliers d'hectares, communiquant plus ou moins bien les uns avec les autres, notamment par le canal du Rhône à Sète qui tout en les réunissant, sépare les étangs de première ligne, bordant directement la mer, des étangs de seconde ligne, séparés d'elle par les précédents et le canal. Dans cet ensemble, nous avons étudié (Amanieu *et al.*, 1978/1979) l'évolution saisonnière de la macrofaune benthique entre mai, qui marque la fin de la période de recrutement planctonique, et octobre qui permet d'estimer la situation des communautés recrutées à l'issue de la période estivale durant laquelle leurs échanges avec la mer ont été faibles ou nuls. Sur les six étangs étudiés dix sept stations ont été ainsi échantillonnées et comparées aux deux périodes.

La densité (fig. 2) est, au moins pour les étangs de première ligne, plus élevée en mai qu'en octobre, ce qui traduit les conséquences de la mortalité juvénile en période estivale après le recrutement. Il en est généralement de même pour la biomasse, qui diminue également, la croissance estivale des survivants ne compensant pas la perte des disparus. La situation inverse s'observe cependant dans les étangs dits de seconde ligne, c'est-à-dire ceux qui, n'ouvrant pas directement sur la mer, sont alimentés par les étangs de première ligne et ne bénéficient donc que des apports des espèces déjà triées par un premier transit dans l'écosystème lagunaire.

Mais paradoxalement la richesse spécifique (fig. 2) augmente dans presque toutes les stations entre mai et octobre. Une augmentation du nombre d'espèces par station s'accompagnant d'une diminution du nombre d'indi-

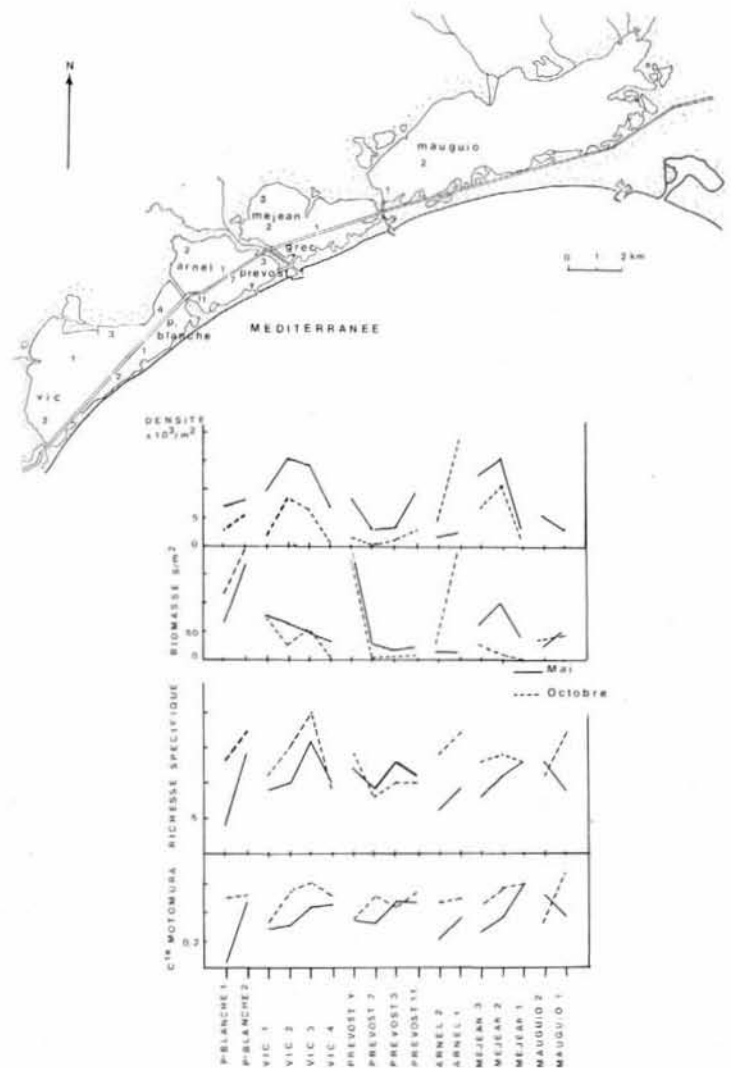


Figure 2

Les lagunes de Palavas. Comparaison par station, mesures effectuées entre mai et octobre 1974 (densité, biomasse, richesse spécifique et constante de Motomura rapportées à la biomasse).

The Palavas lagoons. Comparisons by station, measurements between May and October 1974 (density, biomass, specific richness and Motomura constant reported to biomass).

us traduit que, durant la période estivale, il y a redistribution du matériel recruté au printemps, entre stations et même entre étangs, par le jeu des déplacements des juvéniles benthiques. Bien que l'on observe en effet quelques recrutements planctoniques tardifs, par exemple celui de l'amphipode *Melita palmata*, ils sont trop exceptionnels pour expliquer l'augmentation de la richesse en octobre. Durant la période estivale l'écosystème lagunaire fonctionne donc en circuit fermé, les mouvements faunistiques observés restant internes au complexe lagunaire alors que les échanges avec l'extérieur sont faibles ou nuls.

Or, comme nous l'avons noté dans le Dypso-fjord ou dans la Sarrazine, on constate encore dans le complexe lagunaire palavasien que lorsque les lagunes fonctionnent de manière autonome il y a progression de l'organisation structurale. Dans le travail cité, nous avons choisi comme indice de diversité non plus l'indice de Shannon mais la constante (habituellement notée m) du modèle de Motomura dont nous avons comparé les valeurs numériques, pour les 17 stations étudiées, entre mai et octobre. Dans 15 stations, il y a augmentation de la constante m entre les deux périodes, ce qui traduit une progression cohérente de la diversité de l'ensemble de l'écosystème. Les migrations et échanges de post-larves benthiques entre les diverses stations, durant la

période où le recrutement planctonique est suspendue, c'est-à-dire encore durant la période où l'écosystème lagunaire évolue sur lui-même, ont pour effet d'accroître la qualité des structures démographiques s.l. Ces mouvements faunistiques ne sont donc plus aléatoires, ni même soumis au simple jeu des préférences écophysologiques de chaque espèce, mais traduisent une cohésion communautaire dont le comportement global est perceptible et orienté. Dans les deux stations où l'on a observé la situation inverse, c'est-à-dire une diminution de la constante m de Motomura entre mai et octobre, il s'agissait de sites fortement perturbés en période estivale par des crises dystrophiques catastrophiques et brutales, connues en Méditerranée sous le nom de « Malaises ».

Évolution des communautés ichtyologiques. Exemple des lagunes malgaches

La macrofaune benthique constitue un élément certes important, mais qui est loin d'être exclusif, des peuplements des lagunes littorales. Après tout les lagunes sont davantage et plus anciennement connues pour leur intérêt ichtyologique et, notamment halieutique ! *A priori* la macrofaune migrante, et nous nous limiterons ici à la faune ichtyologique, semble fondamentalement différente de la macrofaune benthique dont les déplacements, dès que la phase de recrutement planctonique est dépassée, sont réels mais relativement lents et limités.

Les poissons trouvent dans les lagunes littorales des zones d'abri, favorables notamment aux nurseries, des zones de haute productivité et donc riches en disponibilités trophiques, mais aussi des conditions physiques souvent difficiles en période estivale, telles que le froid et souvent des dessalures en hiver. A ces grands cycles saisonniers qui règlent dans les eaux tempérées les déplacements massifs, se surajoutent divers accidents hydrologiques soit locaux (arrivée d'une rivière, déversements polluants du bassin versant, oscillations du niveau de la nappe...), soit temporaires (blooms phytoplanktoniques, prolifération saison-

nière des macrophytes pouvant envahir le plan d'eau, dégazage par temps orageux...). En raison de leur mobilité les poissons semblent capables d'échapper le plus souvent à ces situations difficiles, regagnant s'il le faut le milieu marin, au point que l'on peut se demander si la notion même de communautés ichtyologiques lagunaires a un sens et s'il ne s'agit pas simplement, en ce qui concerne les peuplements de poissons, de regroupements plus ou moins occasionnels aux structures labiles et aléatoires. L'un de nous (G. Lasserre, 1979) a eu récemment l'occasion d'étudier les lagunes du littoral malgache dans la région des Pangalanes. Situé sur la côte est de Madagascar, le site étudié couvre environ 10 000 ha. Orienté nord-sud, il s'étend sur 80 km ; une description exhaustive en a été donnée par Moulherat et Vincke (1968).

Ce vaste ensemble lagunaire (fig. 3) était jadis constitué d'étangs relativement distincts et communiquant largement avec la mer par quatre chenaux. A partir de 1901, cet ensemble a été profondément modifié par le creusement du canal des Pangalanes qui a réuni tous les étangs ; les communications avec la mer ont été réduites à deux ouvertures, respectivement à l'extrémité nord au niveau de l'estuaire de l'Ivondro et à l'extrémité sud par l'estuaire du Rianila. En raison de ces modifications et de la réduction progressivement accrue des échanges avec la mer par suite de l'ensablement des estuaires, on note de nos jours :

- une diminution des apports salins et des substances nutritives d'origine marine, avec une augmentation corrélative importante des apports d'eau douce, notamment durant la saison des pluies. L'eau douce qui ruisselle du bassin versant sur des terrains « dépourvus de matières fertilisantes — à réserves minérales médiocres et chimiquement pauvres » (Moulherat, Vincke, 1968) ne constitue pas un facteur d'enrichissement et l'écosystème primitivement saumâtre évolue lentement vers un écosystème d'eau douce dont les réserves nutritives s'épuisent ;

- l'immigration des populations ichtyologiques d'origine marine devient progressivement plus difficile.

Dans ces conditions l'un de nous (G. Lasserre, *op. cit.*) a effectué une double comparaison des structures de peuplements ichtyologiques portant sur leur évolution d'une part spatiale, lorsqu'on s'écarte des chenaux d'accès à la mer pour progresser vers les lagunes qui en sont les plus éloignées, d'autre part chronologique lorsque l'on compare la situation en 1966/1967 à celle observée en 1978/1979, alors que l'ensemble lagunaire s'est progressivement isolé du littoral marin. Les échantillons analysés proviennent des pêches professionnelles et expérimentales, les données d'un cycle annuel complet ayant été cumulées afin d'effacer les fluctuations saisonnières. Les résultats apparaissent sur le tableau 4 ci-dessous où figurent, pour chaque secteur, la richesse spécifique, la diversité de Shannon, le paramètre m et le coefficient de corrélation linéaire r (log. abondances/rang) de la droite de Motomura ajustée aux données. La figure 4 en donne une représentation graphique.

Dans l'ensemble, les peuplements sont toujours organisés selon le modèle de Motomura.

- Les variations dans l'espace montrent qu'au fur et à mesure que l'on s'éloigne des secteurs d'influence marine directe ou par infiltration à travers le cordon littoral, la richesse spécifique, la diversité et la constante de Motomura diminuent.

- Les comparaisons portant sur l'état des peuplements à dix ans d'intervalle montrent en outre que la richesse spécifique, la diversité et la constante de Motomura diminuent dans tous les secteurs.

Malgré une approche plus difficile, compte tenu de la mobilité des poissons et de leurs migrations saisonnières, on constate donc que, comme pour les peuplements benthiques, il y a une évolution cohérente de l'organisation des communautés ichtyologiques lorsque l'on s'éloigne des zones de communications avec la mer pour progresser vers les secteurs les plus « lagunaires ».

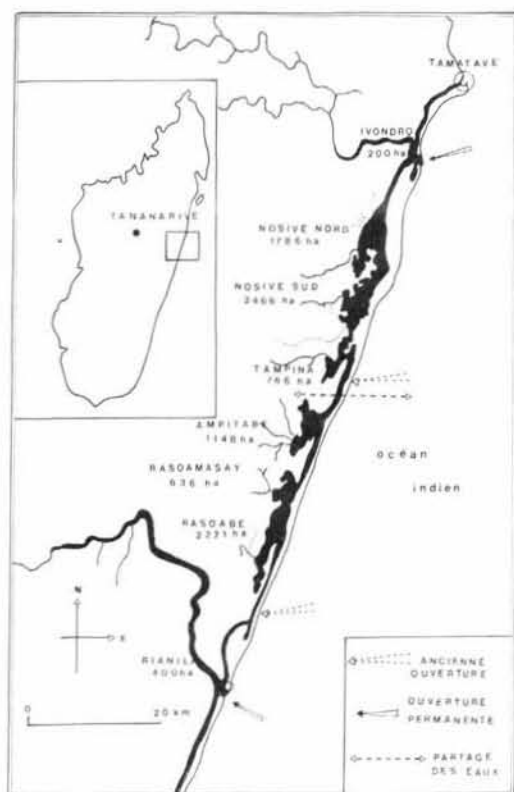


Figure 3

Carte générale des lacs de Pangalanes, est de Tamatave, à Andevoranto.

General map of the East Pangalanes lakes, from Tamatave to Andevoranto.

Tableau 4

Richesse, diversité de Shannon et constante de Motomura calculées sur les communautés ichthyologiques des lagunes malgaches des Pangalanes. Comparaison des situations observées en 1966/1967 et 1978/1979 (d'après G. Lasserre, 1979).

Species richness, species diversity of Shannon and Motomura constant for the ichthyologic communities of the Pangalanes lagoons (Madagascar). Comparison with situations observed in 1966/1967 and 1978/1979 (according to G. Lasserre, 1979).

Secteur	Rianila	Rasoabe	Rosomasay	Ampitabe	Tampina	Nosive S	Nosive N	Ivondro	Année
Surface (ha)	400	2 221	636	1 148	766	2 666	1 786	200	
Richesse	43	12	10	15	12	12	15	31	
Diversité de Shannon	4,52	2,89	2,75	2,98	2,85	2,02	3,15	3,89	1966/67
Constante de Motomura r (corrélation)	0,85 (0,94)	0,69 (0,96)	0,65 (0,96)	0,70 (0,99)	0,65 (0,95)	0,64 (0,97)	0,71 (0,98)	0,85 (0,99)	
Richesse	23	12	7	7	5	2	3	17	
Diversité de Shannon	3,09	2,57	1,21	2,48	1,81	0,49	1,22	2,77	1978/79
Constante de Motomura r (corrélation)	0,76 (0,99)	0,63 (0,95)	0,34 (0,94)	0,65 (0,94)	0,50 (0,96)	0,12	0,46 (0,91)	0,64 (0,99)	

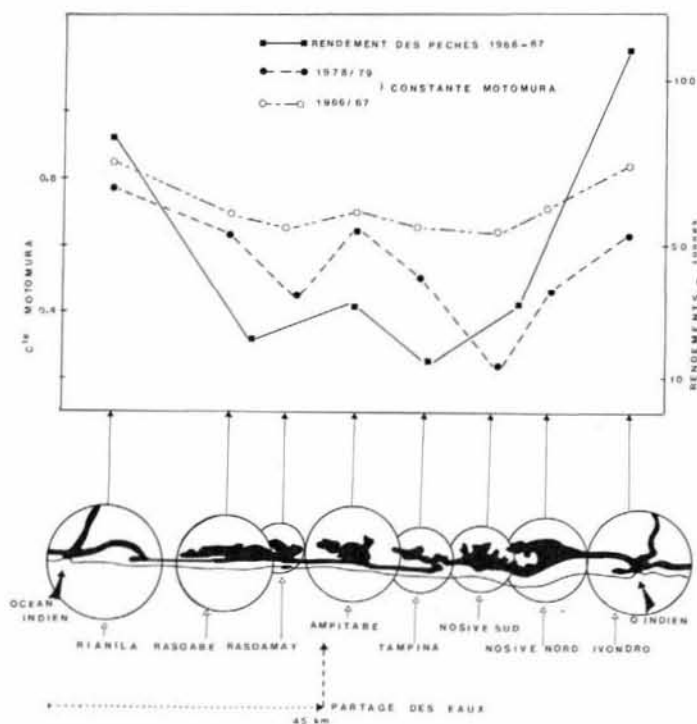


Figure 4

Variations de la constante de Motomura, rapportée à la biomasse et à l'effort de pêche suivant les secteurs (Est-Pangalanes).

Variations of the Motomura constant reported to biomass and fish catches according to the sectors (East Pangalanes).

STRATÉGIES ADAPTATIVES DES POPULATIONS LAGUNAIRES

Qu'appelle-t-on stratégie adaptative ?

La réponse des organismes vivants aux effets sélectifs de l'environnement ne se posent plus en termes de modifications individuelles et isolées ; c'est certainement un des acquis les plus constructifs de l'écologie moderne que d'avoir souligné que s'il y a une certaine adéquation entre les espèces vivantes et leur milieu, elle résulte bien d'un ensemble d'actions coordonnées, constituant réellement une « stratégie adaptative » dont Levin (1968) a clairement

montré l'aspect global. De même Blandin *et al.* (1976), désignent par « stratégie de survie » l'ensemble des moyens permettant à un système biologique quel qu'il soit, d'assurer sa survie dans un environnement susceptible de se transformer mais distinguent aussitôt une stratégie éthophysiological au niveau des individus, une stratégie démographique au niveau des populations, une stratégie cénotique au niveau des communautés ; on échappe difficilement à une approche analytique, donc réductionniste, des phénomènes dès que l'on veut raisonner sur des exemples concrets ! P. Lasserre, (1977) a montré de manière convaincante, précisément à propos des faunes des milieux lagunaires, les relations étroites entre aptitudes écophysiological (résultat d'une certaine « stratégie » écophysiological) et les comportements démographiques (manifestation d'une certaine « stratégie démographique »). « Dans tous les écosystèmes estuariens, la biomasse tend vers des productions végétales et animales spécialisées, c'est-à-dire physiologiquement adaptées pour s'accommoder des variations physico-chimiques à fortes amplitudes. Les termes de référence de ces productions dites physiquement contrôlées ne sont autres que les espèces... La stratégie écophysiological actuelle d'une espèce est la résultante d'une série de compromis sélectifs en réponse aux sollicitations d'habitats successifs. Ces derniers, caractérisés par leur degré de permanence et de prévisibilité auraient déterminé un type d'adaptation : opportuniste d'une part (stratégie « r » ou eurytropie) dans les milieux physiquement contrôlés, équilibré d'autre part (stratégie « K » ou sténotropie) dans les milieux stables ». Nous sommes bien d'accord avec une telle interprétation ; le comportement démographique d'une population n'est que l'effet des interactions entre son environnement et les aptitudes écophysiological de l'espèce considérée. A l'échelon supérieur, c'est-à-dire lorsque l'on passe de la population à la communauté, nous avons nous-mêmes récemment souligné que le concept de stratégie cénotique de Blandin *et al.* (1976) « paraît bien de nature à lever, en ce qui concerne les écosystèmes lagunaires et estuariens, les ambiguïtés et les désaccords qui tenaient davantage à l'imprécision des termes et du cadre spatio-temporel dans lequel se situe chaque auteur, que de l'interprétation réelle du fonctionnement des écosystèmes étudiés » (Amanieu *et al.*, 1980).

Sans, malheureusement, prétendre répondre pleinement à l'approche globale des « stratégies adaptatives » que nous évoquons ci-dessus, l'exemple que nous allons aborder maintenant montre cependant clairement l'existence

d'actions coordonnées simultanément mises en œuvre par les différentes espèces des lagunes saumâtres suivant leur type d'adaptation.

Stratégies adaptatives des populations lagunaires des réservoirs à poissons de la région d'Arcachon

Les « réservoirs à poissons » de la région d'Arcachon comportent un ensemble de lagunes artificielles, séparées du littoral voisin par des digues construites par l'homme, alimentées en eau de mer par des écluses ouvertes ou fermées selon le jeu des marées mais aussi, du côté continental par des sources ou des ruisseaux. Peu profondes, de l'ordre d'un mètre, plus ou moins fragmentées en bassins ou « réservoirs » intercommuniquant où sont élevés en mode extensif des bars (*Dicentrarchus labrax*), des daurades (*Sparus aurata*), des anguilles (*Anguilla anguilla*), des muges (*Mugil sp.*), ces lagunes dans lesquelles on note un gradient de salinité décroissante de la mer vers le bassin versant, abritent en outre une riche faune d'invertébrés vivant soit sur les végétaux, soit sur les fonds nus. Une description exhaustive en est donnée par Amanieu (1967) et Labourg (1976).

Quatre espèces, particulièrement abondantes, illustreront notre propos. Le lamellibranche *Cardium glaucum* est abondant sur les fonds vaseux et parfois sur les supports algaux (*Chaetomorpha sp.*). Labourg et Lasserre (1980) ont étudié la dynamique de ses populations (biomasse, croissance, production et déplacements). Il constitue habituellement l'espèce de la macrofaune benthique dont la biomasse est la plus élevée dans les stations à salinité submarine mais éloignées des écluses. La crevette *Palaemonetes varians* pullule dans les herbiers à *Ruppia maritima* également éloignés des écluses. Étudiée par Beaudelin (1977) et Charles-Dominique (1978), elle occupe le premier rang des espèces de la macrofaune phytophile classées dans l'ordre décroissant de leurs biomasses.

L'isopode *Idothea chelipes* étudié par Michaux-Cloarec (1979) est également abondant mais ne se classe, en moyenne, qu'en quatrième position des espèces de la macrofaune phytophile liée aux herbiers vivifiés par leur proximité avec les échanges marins au niveau des écluses, qui constituent ses stations préférentielles.

Enfin l'anguille *Anguilla anguilla* étudiée par Lee (1979) est parmi les espèces migrantes exploitées celle dont la biomasse est la plus élevée et la répartition dans l'ensemble des réservoirs à poissons la plus vaste.

Tableau 5

Position et caractères de quatre espèces lagunaires de la macrofaune benthique des réservoirs à poissons d'Arcachon.

Position and nature of four benthic macrofauna lagoon species from the fish reservoirs at Arcachon.

	<i>Idothea chelipes</i>	<i>Cardium glaucum</i>	<i>Palaemonetes varians</i>	<i>Anguilla anguilla</i>
Présence dans les stations les plus éloignées des écluses (A)	0	1	1	1
Dominance (en biomasse) vis-à-vis des autres espèces dans leurs stations types	4	1	1	1
Aptitude aux déplacements (B)	-	+	++	+++
Nombre de générations par an	4 à 5	1 à 2	1 à 2	1
Longévité (en année)	0,3 à 0,5	2 à 3	2	7 à 9
Rapport P/B annuelle (C)	6,1	4,6	3,5	0,45

A : 0 = absent, 1 = présence fréquente.

B : - = nulle, +++ = très grande.

C : P/B = production sur biomasse.

Le tableau 5 précise la situation de ces quatre espèces vis-à-vis de six éléments d'appréciation de leur comportement écologique s.l. dans leurs stations types respectives.

Parmi les quatre espèces envisagées, *Idothea chelipes*, dont les capacités de déplacement sont quasi-nulles au niveau des populations, présente à la fois la taille la plus petite, la longévité la plus faible, le plus grand nombre de générations par an et le rapport P/B le plus élevé. Inversement, *Anguilla anguilla* est à la fois une espèce de grande taille, dont les capacités de déplacement sont très grandes, dont la longévité est forte, et le rapport P/B faible.

Le lamellibranche *Cardium glaucum* est dans une situation intermédiaire. Labourg et Lasserre (1980) ont montré que les populations arcachonnaises de cette espèce, habituellement sédentaires, sont cependant capables de « migrations » de courte amplitude mais significatives, notamment en période de conditions difficiles, leur permettant de se soustraire par leurs déplacements aux fluctuations physiques de l'habitat, suivies de phases de retour assurées par un recrutement important de juvéniles lorsque les conditions physiques deviennent plus favorables. Une situation comparable s'observe avec *Palaemonetes varians* qui diffère cependant de *Cardium* à la fois par ses capacités de déplacement plus importantes et par son rapport P/B nettement plus faible.

Si l'on compare les deux extrêmes, *Idotea* et *Anguilla*, on relève deux stratégies adaptatives totalement différentes. Au niveau d'*Idotea* le « choix » de la sédentarité, expose au risque de mortalités massives dans un milieu physiquement contrôlé, qui ne peut être compensé que par une capacité de reproduction très importante, avec un grand nombre de générations annuelles de faible longévité chacune ; corrélativement le rapport P/B est élevé ; c'est le type même de la stratégie démographique de type r, ou de la stratégie écophysiologique de type opportuniste, énergétiquement coûteuse et qualifiée parfois de « stratégie du gaspillage », cette stratégie est elle « efficace » ? Il est difficile sans doute de répondre à une telle question ; notons cependant que, en ce qui concerne *Idotea chelipes*, sa « niche » est limitée et relativement tamponnée (elle se cantonne aux stations proche des écluses), et qu'elle n'atteint jamais une position dominante dans aucune de ses stations.

Situation exactement inverse d'*Anguilla anguilla*, espèce de grande taille, de longévité élevée, capable de déplacements de grande amplitude, avec un seul recrutement annuel et le plus faible rapport P/B ; c'est le type même de stratégie k dont P. Lasserre (1977) a souligné que dans le cas des milieux physiquement contrôlés, elle caractérisait la macrofaune immigrante.

On peut cependant s'interroger sur la signification du critère dimensionnel, du critère de taille. La taille est-elle un élément de la stratégie, sa cause ou sa conséquence ? Il est probable que de telles questions relèvent de soucis anthropomorphiques mais n'ont que peu de sens écologique. Il est certain aussi que l'on ne peut étudier la taille indépendamment de la longévité, ou du nombre de générations annuelles, voire même du rapport P/B. Mais cependant, la taille ne conditionne pas tout et c'est précisément l'examen des deux espèces intermédiaires, *Cardium glaucum* et *Palaemonetes varians* qui nous permet d'en juger. Les dimensions voisines des deux espèces autorisent les comparaisons : elles ont l'une et l'autre une réussite écologique incontestable puisqu'elles sont couramment dominantes chacune dans leurs stations préférentielles ; l'« efficacité » de leur stratégie est donc certaine ; or on constate que de manière significative l'accroissement de la mobilité de *Palaemonetes varians*, s'accompagne d'une diminution du rapport P/B.

Deux conclusions s'imposent : d'une part, les espèces des lagunes développent non pas des adaptations étroites et isolées mais bien un ensemble d'actions coordonnées qui constituent réellement une stratégie ; d'autre part, le comportement migratoire semble particulièrement efficace et donc relativement privilégié au niveau du moins de la macrofaune.

Déplacements et groupements des communautés ichthyologiques des lagunes malgaches des Pangalanes

Le comportement migratoire des espèces qui peuplent les lagunes littorales apparaît à l'examen des exemples précédents un élément déterminant de leur stratégie adaptative. A l'évidence les déplacements et migrations ont une importance qui se situe au niveau de la population ; à cet égard une population de crustacés apparaît par exemple comme plus mobile qu'une population de mollusques benthiques (encore que l'on ne puisse pas éluder de manière aussi simple les transports planctoniques). Est-il cependant concevable d'intégrer ce comportement au niveau supérieur, c'est-à-dire celui des communautés ? En d'autres termes, le comportement migratoire (s.l.) de plusieurs espèces très mobiles peut-il être à l'origine de regroupements de type communautaire, dont la structure et l'évolution, dans ces milieux physiquement contrôlés que sont les lagunes, ne sont pas indifférentes aux contraintes environnementales.

Nous avons abordé cette question en analysant de manière plus détaillée les communautés ichthyologiques des lagunes malgaches des Pangalanes précédemment évoquées. Les données brutes sont constituées par les distributions d'abondance des différentes espèces par station telles qu'elles apparaissent sur le tableau de l'annexe I. A partir de ces données nous avons procédé aux traitements suivants :

a) établissement d'une matrice de similarité espèce/espèce, la similarité étant mesurée par le coefficient de Steinhaus (in Legendre, Legendre, 1979) ;

b) ensuite un groupement flexible selon le modèle de Lance et Williams (1966, 1967) ;

c) simultanément un positionnement multidimensionnel par la méthode des coordonnées principales (Gower, 1966). Nous inspirant de la représentation proposée par Troussellier (1981), nous avons schématisé figure 5 les résultats du positionnement dans la projection sur le plan principal, en même temps que ceux du groupement flexible par indication des distances de fusion. Les deux séries de données, l'une relative aux échantillons de 1966/1967, l'autre aux échantillons de 1978/1979 ont été ainsi traitées et autorisent les commentaires suivants :

Échantillons de 1966/1967

Le graphique figure 5 permet d'identifier, dans les échantillons récoltés en 1966/1967 les groupes suivants :

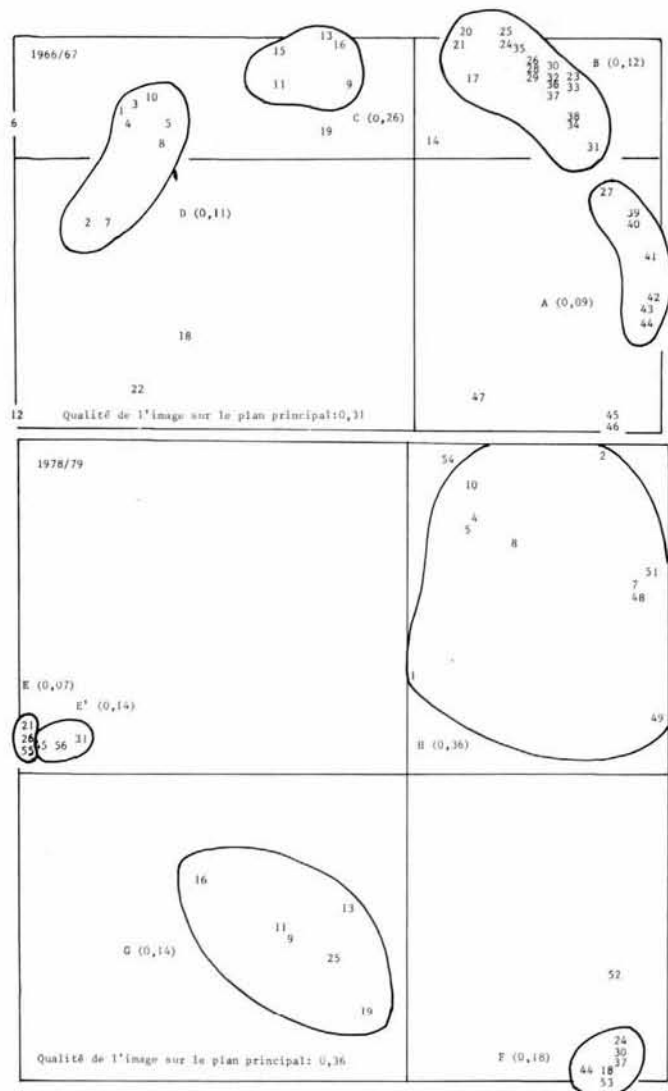


Figure 5

Superposition des groupements hiérarchiques (Lance, Williams, 1967) avec ceux de Gower dans l'espace réduit des deux ordonnées principales (la projection plane est constituée de deux ordonnées principales et les nombres correspondent aux noms des espèces (cf. correspondance en annexe II).

Superposition of the hierarchic grouping (Lance, Williams, 1967) with Gower's in reduced space of the two principal coordinates (the projection plan is constituted by two principal coordinates and the numbers correspond to the species names (cf. corrections in annexe II).

Le groupe A

Il rassemble 7 espèces numérotées 27, 39, 40, 41, 42, 43, 44 (tableaux annexes I et II) et représente 5,18 % de la biomasse totale, tous secteurs confondus. Il est homogène et fusionne à la distance, faible, de 0,09. Si l'on se reporte au tableau annexe I A on constate qu'il rassemble les espèces que l'on a récoltées exclusivement dans l'estuaire du Rianila.

Le groupe B

Il rassemble 18 espèces numérotées 17, 20, 21, 23, 24, 25, 26, 28, 29, 30, 31, 32, 33, 34, 35, 36, 37, 38 et représente 40 % de la biomasse totale. Il est également homogène et fusionne à la distance de 0,12. Si l'on se reporte au tableau annexe I A on constate que le groupe B rassemble pour l'essentiel, les espèces communes aux deux estuaires, le Rianila et l'Ivondro, qui, bien que distants de 90 km, présentent de grandes similitudes dans leurs peuplements ichthyologiques.

La distinction entre les deux groupes A et B tient apparemment, aux différences de régime hydrologique des deux estuaires, le groupe A, caractéristique du Rianila seul,

Annexe IA

Données mensuelles brutes regroupées recueillies par Moulherat et Vincke, (1968) de novembre 1966 à décembre 1967. (1) poids total en gr — (2) poids individuel moyen en gr.

* Voir annexe II. — Les correspondances entre noms malgaches et noms scientifiques.

Cross monthly data collected and regrouped by Moulherat and Vincke (1968) from November 1966 to December 1967. (1) total weight in gr, (2) average individual weight in gr (cf. annexe II corrections between Madagascar names and scientific names).

Espèces	Ivondro		Nosive-N		Nosive-S		Tampina		Ampitabe		Rasoamasay		Rasoabe		Rianila	
	(1)	(2)	(1)	(2)	(1)	(2)	(1)	(2)	(1)	(2)	(1)	(2)	(1)	(2)	(1)	(2)
Antriatrioka	2 477	146	5 748	125	9 333	158	7 914	118	5 520	325	2 902	126	4 707	138	32 374	135
Saroy			1 871	117	1 837	71	1 814	67	4 015	85	1 681	76	5 829	101	2 496	227
Amborodoka	7 980	275	3 930	281	1 090	273	3 065	383	1 090	273	540	180	3 470	231	45 070	289
T. Rendalli	1 300	1 300	2 390	398	1 054	151	2 885	131	4 851	231	1 536	307	350	88	4 775	398
Jebojebo	570	143	190	190	460	115	2 940	368	2 300	192	470	157			7 761	146
Zompona	780	780	2 100	2 100			1 210	605	1 260	1 260			690	690		
Masovoatoka			610	274	240	240	1 385	346	240	120	447	89	1 394	100	4 990	439
T. <i>Mossambica</i>	175	88	2 242	561	234	117	95	95	208	208	770	59	397	79	15 167	143
Hintana	8 150	233							3 440	860					31 885	228
Ambatsy	3 137	17	935	72	568	52	405	37	171	29	805	67	351	25	17 445	38
Anketraketra	12 470	52					105	53	65	65			2 650	204	55 055	58
Tofoka							1 410	470	500	500						
Fiampotsy	4 363	198			67	67					50	50	1 520	253	39 685	241
Vahona			1 560	312											22 490	433
Fiambato	3 130	224	120	120					230	230			530	530	22 860	233
Tsarasaina	1 114	186	520	130	74	74							43	43	4 894	129
Antserabaro	240	240	117	59											800	114
Alarano					190	85										
Felafela	220	110			22	22			143	48	45	45			1 656	75
Vovoka	1 500	188	100	100											7 773	111
Amborindrina	7 150	223	40	40											10 784	163
T. <i>Macrochir</i>									57	57						
Tsivakova	1 293	38													1 092	35
Tsarasomotra	7 010	270													37 093	261
Barahoa	19 090	795													87 695	737
Ampina	427	47													29 768	103
Amalondriaka															30 580	501
Ramotraka	590	98													29 834	87
Ambanilakana	860	430													12 250	883
Malemimolotra	300	150													20 174	243
Odirovy	55	28													529	53
Bikalana	400	400													19 550	1 122
Ambatovazana	320	320													7 200	424
Alovy	210	210													510	170
Andraigogo	4 100	293													19 610	344
Alohalo	2 690	448													2 350	470
Ambotso	623	104													7 720	140
Mondro	140	13													1 813	130
Savinangera															7 570	11 262
Lahosabatra															4 020	447
Lamikana															1 450	290
Tseratsera															410	137
Fihena															330	165
Sasavy															170	85
Ambinantsantsa															17	17
Vanovano															13	8
?							50	50							50	50

ayant des affinités marines plus accusées que le groupe B, commun aux deux estuaires.

Le groupe C

Il rassemble 5 espèces numérotées 9, 11, 13, 15, 16 qui fusionnent à la distance de 0,26 et représentent 22,47 % de la biomasse totale. On pourrait être tenté d'y ajouter l'espèce de rang 19, l'ensemble représentant alors 22,72 % de la biomasse, mais la fusion s'opérant à une distance plus élevée de 0,32. Comme les groupes A et B, le groupe C rassemble des espèces qui sont encore susceptibles de migrations fréquentes en mer, mais qui pénètrent cependant plus profondément dans le complexe lagunaire tout en se situant encore à proximité des influences marines soit directes, au voisinage des estuaires, soit diffuses, c'est-à-dire au voisinage des zones où les eaux salées s'infiltrent dans les lagunes à travers le cordon littoral. Bien que ces espèces soient capables de longs séjours en eau presque douce, il semble que le retour en mer soit obligatoire pour

assurer la reproduction. Les distances de fusion relativement élevées (0,26 ou 0,32) retenues pour identifier le groupement, témoignent qu'il est beaucoup moins homogène que les groupes A et B précédents.

Le groupe D

Il rassemble 8 espèces numérotées 1, 2, 3, 4, 5, 7, 8, 10 qui fusionnent à la distance faible de 0,11 et représentent 28,3 % de la biomasse totale. Il s'agit d'espèces sédentaires, largement répandues dans les lagunes et qui, à l'exception des espèces 1 et 5, y restent cantonnées et y bouclent la totalité de leur cycle, y compris la reproduction. La faible distance de fusion indique qu'il s'agit d'un groupe homogène, dont l'observation sur le terrain nous précise qu'il comprend les espèces sédentaires inféodées à l'écosystème lagunaire.

Enfin quelques espèces numérotées, 6, 12, 14, 18, 19, 22, 45, 46, 47 ne représentant que 3,8 % de la biomasse totale, restent isolées et échappent à tout regroupement ; signalons

Annexe IB

Données trimestrielles brutes regroupées recueillies d'octobre 1978 à octobre 1979. (1) poids total (g) ; (2) poids individuel moyen (g).
 Gross quarterly data collected and regrouped from October 1978 to October 1979. (1) total weight (g) ; (2) average individual weight (g).

Espèces	Ivondro		Nosive-N		Nosive-S		Tampina		ampitabe		Rasoamasay		Rosoabe		Rianila	
	(1)	(2)	(1)	(2)	(1)	(2)	(1)	(2)	(1)	(2)	(1)	(2)	(1)	(2)	(1)	(2)
Saroy			105	53			351	117	346	13	19 226	27	6 586	13	4 259	13
Ambatsy	5 276	7	496	24	483	9	1 058	12	579	14	379	11	3 634	9	5 529	7
Tohobe					58	29					350	350	735	61	1 060	150
<i>T. Mossambica</i>	15	85					50	50	868	43			690	115	578	34
<i>T. Rendalli</i>	170	170					170	170	82	41	12 815	33	797	266	150	150
<i>T. Nilotica</i>													300	150	320	320
Jebojebo	180	180	125	125					405	135	170	170	325	81	3 850	96
Masovoatoaka							359	120					1 432	42	30	30
Barahoa	70	35													250	250
<i>Heterotis</i>									82	82			6 300	1 575		
Vango									700	350			370	185	3 520	130
Antriotrioka	1 290	92									150	150	110	110	1 235	112
Flampotsy	110	110													1 030	79
Alarano															50	50
Anketraketra	3 160	18													58	19
Tsarasaina	4 080	87													7	7
<i>Paratilapia</i>											20	20			50	50
Varavarahoma															30	30
Felafela	10	10													95	19
Hintana	900	225													140	140
Tsarasomotra															180	180
Malemimolotra															130	130
Ambotso															110	55
Sasavy															10	10
Tsitohatoka													15	8		
Amborindrina	310	310														
Fay	1 400	1 400														
Ampina	710	16														
Odirovoy	5	5														
Ambinantsatsa	20	20														
Ambitrika	10	10														

par exemple les espèces 6 et 12 qui, sur le graphique apparaissent proches du groupe D et sont constituées par des muges dont la totalité de la phase trophique se passe en lagune, la migration en mer restant cependant indispensable pour accomplir le cycle reproducteur.

En définitive, l'image des peuplements ichthyologiques en 1966/1967 telle qu'elle apparaît à l'analyse des distributions d'abondances des espèces qui les constituent est remarquablement cohérente et permet d'identifier :

— un groupe de migrants noté B, oscillant au niveau des estuaires entre les lagunes et la mer, homogène (distance de fusion 0,12), et pondéralement dominant (40 % de la biomasse totale). A ce groupe se rattache un petit groupe satellite noté A, lié au seul estuaire du Rianila et renfermant des espèces nettement marines ;

— un groupe de sédentaires noté D, cantonné à l'écosystème lagunaire, également homogène (distance de fusion 0,11), pondéralement encore important (28,3 % de la biomasse totale) ;

— un groupe noté C, nettement plus hétérogène (distance de fusion 0,32) et pondéralement moins important (22,7 % de la biomasse) qui rassemble les espèces semi-sédentaires dont la phase trophique s'écoule en lagunes mais qui sont cependant susceptibles de migrations systématiques en mer, au moins pour la phase de reproduction ;

— enfin quelques espèces, pondéralement accessoires (3,8 % de la biomasse totale) restent isolées et échappent à tout groupement.

Échantillons de 1978/1979

La même méthode d'analyse appliquée aux échantillons de 1978/1979 révèle une situation profondément différente. Le schéma général (fig. 5) permet de souligner d'abord une plus grande dispersion des points espèces, en même temps que l'on note une plus grande hétérogénéité des groupes qui

se traduit par des distances de fusion dans l'ensemble plus élevées que précédemment. Nous pouvons cependant identifier les groupes suivants :

Le groupe E

Il comprend les 3 espèces 21, 26, 55 qui fusionnent à la distance faible de 0,07 et le groupe E' comprend les 3 espèces 31, 45, 56 qui fusionnent à la distance 0,14. Bien qu'ils apparaissent proches sur le graphique de positionnement, ces deux groupes ne fusionnent entre eux qu'à la distance élevée de 0,32. L'ensemble E + E' ne représente que 2,5 % de la biomasse totale tous secteurs confondus. Il regroupe les espèces que l'on ne récolte que dans l'estuaire de l'Ivondro ; on notera que l'on y retrouve les trois espèces 21, 26, 31 qui appartenaient précédemment au groupe B.

Le groupe F

Il comprend les 6 espèces 18, 24, 30, 37, 44, 53, qui fusionnent à la distance de 0,18 et représentent 0,5 % de la biomasse totale. Le groupe F rassemble les espèces que l'on ne récolte que dans l'estuaire du Rianila ; on y retrouve les espèces 24, 30, 37 qui appartenaient précédemment au groupe B.

Le groupe G

Il comprend les 6 espèces 9, 11, 13, 16, 19, 25, qui représentent 9,7 % de la biomasse et fusionnent à la distance de 0,14. Il s'agit ici des espèces que l'on récolte essentiellement dans les deux estuaires. On y retrouve les espèces 9, 11, 13 et 16 de l'ancien groupe C qui avaient alors une répartition beaucoup plus larges puisqu'elles constituaient les semi-sédentaires de l'écosystème lagunaire. Dans l'ensemble, les peuplements semi-sédentaires ont donc conservé leur homogénéité mais en manifestant un déplacement global vers l'aval du complexe lagunaire.

Le groupe H

Il comprend enfin les 10 espèces : 1, 2, 4, 5, 7, 8, 10, 48, 49, 51, qui représentent 80 % de la biomasse et fusionnent à la

Annexe II

Liste des espèces citées.

List of species quoted.

	Code
<i>Ambinantsatsa</i> : <i>Remora remora</i> - <i>Echeneidae</i>	45
<i>Alarano</i> : <i>Chorinemus</i> - <i>tolooparath</i> - <i>Carangidae</i>	18
<i>Alohalo</i> : <i>Scombromorus leopordus</i> - <i>Scomberomoridae</i>	36
<i>Alovy</i> : <i>Epinephelus fario</i> - <i>Epinephelidae</i>	34
<i>Amalondriaka</i> : <i>Muraenesox</i> - <i>cinereus</i> - <i>Muraenesocidae</i>	27
<i>Ambanilakana</i> : <i>Platycephalus indicus</i> - <i>Platycephalidae</i>	29
<i>Ambatovazana</i> : <i>Acanthopagrus bifasciatus</i> - <i>Sparidae</i>	33
<i>Ambatsy</i> : <i>Ambassis commersoni</i> - <i>Ambassidae</i>	10
<i>Ambitrika</i> : indéterminé	56
<i>Amborindrina</i> : <i>Drepane punctata</i> - <i>Drepanidae</i>	21
<i>Amborodoka</i> : <i>Eleotris fusca</i> - <i>Eleotridae</i>	3
<i>Ambotso</i> : <i>Sillago sihama</i> - <i>Sillaginidae</i>	37
<i>Ampina</i> : <i>Macrura kelee</i> - <i>Clupeidae</i>	26
<i>Andraigogo</i> : <i>Polydactylus sextarius</i> - <i>Polynemidae</i>	35
<i>Anketraketra</i> : <i>Leiognathus equula</i> - <i>Leiognathidae</i>	11
<i>Antriotrioka</i> : <i>Caranx melampygus</i> - <i>Carangidae</i>	1
(<i>Foronina</i>)	
<i>Antserabaro</i> : <i>Therapon jarbua</i> - <i>Theraponidae</i>	17
<i>Barahoa</i> : <i>Lutjanus argentimaculatus</i> - <i>Lutjanidae</i>	25
<i>Bikalana</i> : <i>Magalops Cyprinoïdes</i> - <i>Elopidae</i>	32
<i>Fay</i> : <i>Dasyatis uarnak</i> - <i>Dasyatidae</i>	55
<i>Felafela</i> : <i>Monodactylus argenteus</i> - <i>Monodactylidae</i>	19
<i>Fiafoisy</i> : indéterminé	
<i>Fiambato</i> : <i>Kuhlia rupestris</i> - <i>Serranidae</i>	15
<i>Fiampotsy</i> : <i>Gerres oyena</i> - <i>Gerridae</i>	13
<i>Fihena</i> : indéterminé	43
<i>Heterotis</i> : <i>Heterotis niloticus</i>	50
<i>Hintana</i> : <i>Scatophagus tetracanthus</i> - <i>Scatophagidae</i>	9
<i>Jebojo</i> : <i>Mugil robustus</i> - <i>Mugilidae</i>	5
<i>Karapaka</i> : <i>Macrura kanagurta</i> - <i>Clupeidae</i>	26
<i>Lahosabatra</i> : <i>Trichiurus lepturus</i> - <i>Trichiuridae</i>	40
<i>Lamikana</i> : indéterminé	41
<i>Malemimolotra</i> : <i>Pseudopristipoma - nigrum</i> - <i>Plectorhynchidae</i>	30
<i>Manaradakana</i> : indéterminé	
<i>Masovoatoka</i> : <i>Paretroplus polyactis</i> - <i>Cichlidae</i>	7
<i>Mondro</i> : indéterminé	38
<i>Odirovy</i> : <i>Paraplagusia bilineata</i> - <i>Cynoglossidae</i>	31
<i>Paratilapia</i> : <i>Paratilapia polleii</i> - <i>Cichlidae</i>	52
<i>Ramotraka</i> : <i>Otolithes argenteus</i> - <i>Scianidae</i>	28
<i>Saroy</i> : <i>Ptychochromis oligacanthus</i> - <i>cichlidae</i>	2
<i>Sasavy</i> : <i>Pomadasys hasta</i> - <i>Pomadasyidae</i>	44
<i>Tofoka</i> : <i>Mugil cephalus</i> - <i>Mugilidae</i>	12
<i>Tohobe</i> : <i>Glossogobius giurus</i> - <i>Gobidae</i>	48
<i>T. Macrochir</i> : <i>Tilapia macrochir</i> - <i>Gichlidae</i>	22
<i>T. Mossambica</i> : <i>Tilapia mossambica</i> - <i>Cichlidae</i>	8
<i>T. Nilotica</i> : <i>Tilapia nilotica</i> - <i>Cichlidae</i>	49
<i>T. Rendalli</i> : <i>Tilapia rendalli</i> - <i>Cichlidae</i>	4
<i>Tsarasaina</i> : <i>Gerres punctatus</i> - <i>Gerridae</i>	16
<i>Tsarasomotra</i> : <i>Polydactylus plebeius</i> - <i>Polynemidae</i>	24
<i>Tseratsera</i> : <i>Hemiramphus far</i> - <i>Hemiranphidae</i>	42
<i>Tsitohatoka</i> : indéterminé	54
<i>Tsivakova</i> : indéterminé	23
<i>Vahona</i> : <i>Arius africanus</i> - <i>Bagridae</i>	14
<i>Vango</i> : <i>Chanos chanos</i> - <i>Chanidae</i>	51
<i>Vanovano</i> : <i>Caecula brevirostris</i> - <i>Ophichthidae</i>	46
<i>Varavarahoma</i> : <i>Lutjanus</i> sp. - <i>Lutjanidae</i>	53
<i>Varivy</i> : indéterminé	47
<i>Vovoka</i> : <i>Pomadasydys operculare</i> - <i>Pomadasyidae</i>	20
<i>Zompona</i> : <i>Mugil macrolepis</i> - <i>Mugilidae</i>	6

distance élevée de 0,36. Il rassemble de manière lâche et hétérogène des espèces de large répartition dont la plupart (les espèces 1, 2, 4, 5, 7, 8, 10) constituaient précédemment le groupe D.

En définitive, la dégradation progressive du complexe des Pangalanes dont, en 10 ans, le caractère laguno-saumâtre, lié aux vivifications marines, a évolué vers un système d'étangs d'eau douce oligotrophes, en même temps que s'obstruaient les ouvertures sur la mer, s'est accompagnée, en ce qui concerne les peuplements ichtyologiques des modifications suivantes :

— les communautés ichtyologiques de type « migrants » se sont fragmentées et ont dépéri. Rassemblant 25 espèces représentant 45 % de la biomasse exploitée en 1966/1967 (groupes A et B), elles sont réduites en 1978/1979 à une

douzaine d'espèces, représentant environ 3 % de la biomasse (groupes E, E' et F) ; encore les communautés de chaque estuaire apparaissent-elles maintenant bien dissociées et profondément différentes ;

— les communautés semi-sédentaires qui grandissent en lagunes mais se reproduisent en mer rassemblaient 6 espèces, constituant 22,7 % de la biomasse et liées de manière relativement lâche (fusion à 0,32) en 1966/1967 (groupe C) ; en 1978/1979, on retrouve 6 espèces contribuant pour 9,7 % à la biomasse totale. Les communautés semi-sédentaires ont donc conservé relativement bien leurs caractéristiques bien que leur importance globale aient sensiblement diminué et qu'elles se soient déplacées vers l'aval de l'écosystème lagunaire ;

— enfin les sédentaires, notées D en 1966/1967, groupaient 8 espèces représentant 28,3 % de la biomasse et constituaient un groupe homogène (distance de fusion 0,11). Dix ans plus tard on est amené à rassembler dans ces communautés une dizaine d'espèces (groupe H) représentant 80 % de la biomasse totale, mais en fait faiblement liées (distance de fusion 0,36) de telle sorte qu'il paraît abusif d'élever au rang de communauté un peuplement manifestement « fourre-tout » et dont la signification écologique est peu claire.

Interprétation. Stratégies adaptatives des communautés ichtyologiques des Pangalanes et exploitation halieutique

L'exemple des Pangalanes nous invite à rechercher les liaisons entre l'organisation physique du système, la structure des communautés et le rendement des pêches.

Du point de vue de la répartition spatiale on assiste, au fur et à mesure que l'on s'éloigne des zones bien vivifiées proches de la mer pour pénétrer plus avant dans le complexe lagunaire, à une diminution de la diversité, une augmentation des espèces sédentaires de stratégies r qui prennent le pas sur les immigrants de stratégie K, enfin, simultanément, à une chute importante du rendement des pêches (Fig. 4).

Du point de vue de l'évolution chronologique, les mêmes tendances s'observent lorsque l'on compare la situation en 1966/1967, alors que le complexe lagunaire était encore largement communiquant avec la mer, à ce qu'elle est devenue en 1978/1979 alors que les ensablements ont rendu ces échanges plus difficiles. Dans tous les secteurs la diversité diminue ; en ce qui concerne le rendement des pêches, sa chute se traduit par une diminution de 59 % des captures. En ce qui a trait à la composition des communautés, on constate que globalement les sédentaires représentaient en 1966/1967, 28,3 % de la biomasse contre 67,5 % aux non-sédentaires alors qu'en 1978/1979 les sédentaires représentent 80 % de la biomasse.

En accord avec P. Lasserre (1977) nous avons précédemment conclu que dans les lagunes littorales, les migrants développent une stratégie de type K et les sédentaires une stratégie de type r. Il apparaît ainsi que l'évolution physique du milieu a privilégié la régression des migrants de type K. Simultanément les captures d'exploitation s'effondrent et la gestion des pêcheries devient « imprévisible ». Bien entendu on peut d'abord penser que cette chute de la production, indice de la chute des niveaux trophiques supérieurs, n'est que l'aboutissement de l'évolution des lagunes vers l'oligotrophie. Cependant cette interprétation ne nous paraît pas suffisante et sans doute faut-il penser que les stratégies r d'une part, les communautés instables et peu diversifiées qu'ils constituent d'autre part, sont de mauvais utilisateurs de la production primaire, réalisée ou potentielle. Le rendement global se dégrade d'autant plus que les migrants disparaissent en même temps que diminue la diversité des communautés. A cet égard, il apparaît que l'analyse de la structure des communautés ichtyologiques n'est donc pas un problème sans intérêt pour l'exploitation des pêcheries, notamment des pêcheries lagunaires.

Un résultat certain, et d'ailleurs prévisible, de ces observations est que, en rapport avec l'évolution physique du

milieu, c'est essentiellement la sélection des espèces sur leur comportement qui s'est opérée. Dans la mesure où le complexe lagunaire s'isole physiquement de son environnement marin, ce sont les espèces sédentaires qui prennent le pas sur les espèces migrantes. Cela était bien évident et ne présente donc aucune originalité. En revanche il est plus intéressant de noter que cette évolution s'est accompagnée d'une diminution de la diversité et du rendement de l'exploitation, ce qui tend à renforcer l'idée que les peuplements des migrants constituent réellement une communauté (diversité et rendement élevés) alors que les sédentaires actuels ne sont encore que des peuplements pseudo-communautaires qui exploitent le milieu sans véritables stratégies (diversité et rendement faibles).

CONCLUSIONS

Nous avons abordé dans le présent travail deux points distincts mais cependant complémentaires. En premier lieu nous avons analysé les structures des communautés de la macrofaune des lagunes littorales. En ce qui concerne la macrofaune benthique, ces structures sont remarquablement cohérentes dans des situations géographiques variées, puisqu'elles se révèlent comparables pour des fjords danois et des lagunes méditerranéennes. Que l'on observe des séquences spatiales, depuis l'ouverture en mer jusque vers les zones les plus reculées de la lagune, ou des séquences chronologiques, depuis les périodes où la lagune est largement alimentée par le méroplancton marin à partir duquel s'opère le recrutement, jusqu'à celles où la lagune, coupée de son alimentation, fonctionne sur elle-même, on constate, dans les exemples que nous analysons, qu'à partir d'un apport « en vrac », essentiellement aléatoire, l'environnement lagunaire biotique et abiotique module une organisation des communautés selon un modèle de Motomura, en

même temps que progresse l'équitabilité. A cet égard les lagunes littorales ne sont donc ni des écotones ni surtout de simples réceptacles, mais constituent bien au contraire des entités écologiques originales.

Il est plus difficile de percevoir si cette organisation cohérente des communautés lagunaires résulte réellement d'une stratégie adaptative globale ou du regroupement des populations selon des affinités de type éco-éthologiques. En d'autres termes les communautés que nous observons constituent-elles de véritables systèmes écologiques, à l'intérieur desquels les liens interspécifiques jouent un rôle déterminant, ou bien de simples rassemblements plurispécifiques résultant des mêmes préférences éco-éthologiques. L'analyse des communautés ichtyologiques des lagunes malgaches des Pangalanes semble privilégier la deuxième interprétation et notamment le rôle essentiel des aptitudes migratoires.

Le débat n'est cependant pas clos ; bien que nous ayons, par des exemples variés, tenté d'atteindre une réelle objectivité et un degré certain de généralité, nous ne pouvons prétendre que des exemples soient à coup sûr des preuves ; tout au plus vont-ils dans le sens des interprétations que nous proposons.

D'un point de vue fondamental, ces interprétations sont de nature à faire progresser nos connaissances quant au fonctionnement des écosystèmes lagunaires. D'un point de vue appliqué, elles offrent des perspectives ténues mais réelles, de l'amélioration de l'exploitation halieutique de ces lagunes.

Remerciements

Nous remercions très vivement F. Blanc et M. Troussellier des critiques constructives qu'ils ont formulées sur la rédaction de cette note.

RÉFÉRENCES

- Amanieu M., 1967. Introduction à l'étude écologique des réservoirs à poissons de la région d'Arcachon, *Vie Milieu*, **18**, 2B, 381-446.
- Amanieu M., Guelorget O., Michel P., 1978/1979. Évolution structurale des peuplements de la macrofaune benthique des étangs palavasiens, *Vie Milieu*, **28-29**, 4AB, 531-547.
- Amanieu M., Ferraris J., Guelorget O., 1980. Organisation et évolution des peuplements des lagunes littorales. Application à la macrofaune benthique des étangs palavasiens, in: *Recherche d'écologie théorique*, Maloine éd., Paris, 251-277.
- Amanieu M., Gonzales P. L., Guelorget O., 1981 a. Critère de choix d'un modèle de distribution d'abondance, *Acta Oecologica, Oecol. Gén.*, **2**, 3, 265-286.
- Amanieu M., Lasserre G., Monti D., Guelorget O., Purwanto J., 1981 b. Étude préliminaire de l'aménagement à des fins d'exploitation extensive d'une lagune saumâtre littorale : la lagune de la Sarrazine à Palavas, in: Aménagement des ressources vivantes dans la zone littorale de la Méditerranée, *Étud. Rev. Cons. Gén. Pêches Médit.*, **58**, 253-268.
- Beaudelin P., 1977. Biologie de la crevette *Palaemonetes varians* contribution à l'étude dynamique des populations des réservoirs à poissons du bassin d'Arcachon, *Mém. Ingénieur, ISIM, STE, USTL, Montpellier*, 70 p.
- Blandin P., Barbault R., Lecordier C., 1976. Réflexion sur la notion d'écosystème. Le concept de stratégie cénotique, *Bull. Ecol.*, **7**, 4, 391-410.
- Charles Dominique E., 1978. Évolution des populations de crevettes *Palaemonetes varians* dans un écosystème lagunaire : croissance, abondance et biomasse, *Mém. Ingénieur, ISIM, STE, USTL, Montpellier*, 57 p.
- Gower J. C., 1966. Some distance properties of latent root and vector methods used in multivariate analysis, *Biometrika*, **53**, 325-338.
- Labourg P. J., 1976. Les réservoirs à poissons du bassin d'Arcachon et l'élevage extensif des poissons euryalins (muges, anguilles, bars, daurades), *La pisciculture française*, **45**, 35-52.
- Labourg P. J., Lasserre G., 1980. Dynamique des populations de *Cerastoderma glaucum* dans une lagune aménagée du bassin d'Arcachon, *Mar. Biol.*, **60**, 147-157.
- Lance G. N., Williams W. T., 1966. A generalized sorting strategy for computer classification, *Nature*, **212**, 218.
- Lance G. N., Williams W. T., 1967. A general theory of classificatory sorting strategies. I Hierarchical systems, *Computer J.*, **9**, 373-380.
- Lasserre G., 1979. Bilan de la situation des pêches aux Pangalanes Est (zone Tamatave-Andevoranto) et au lac Anony : perspective et aménagement, *Rapport PNUD, FAO, MAG. 76/002*.
- Lasserre P., 1977. Aspects de l'adaptation et des interactions compétitives en milieu lagunaire. Recherches écophysologiques sur la macrofaune et les poissons mugilidés, *Thèse Fac. Sci., Bordeaux, France*.
- Lee T. W., 1979. Dynamique des populations d'anguilles (*Anguilla anguilla*) des lagunes du bassin d'Arcachon, *Thèse 3^e cycle, USTL, Montpellier, France*.
- Legendre L., Legendre P., 1979. *Écologie numérique*, Masson éd., Paris.
- Levin R., 1968. Evolution in changing environments, Princeton Univ. Press.
- Michaux-Cloarec M., 1979. Dynamique des populations de deux crustacés *Palaemonetes varians* et *Idotea chelipes* dans un écosystème lagunaire (région d'Arcachon), *Mém. Ingénieur, ISIM, STE, USTL, Montpellier*, 70 p.
- Moulherat J. L., Vincke M., 1968. *Étude en vue du développement de la pêche aux Pangalanes Est (zone Tamatave-Andevoranto)*, Centre technique forestier tropical, Madagascar.
- Muus B. J., 1967. The fauna of danish estuaries and lagoons. Distribution and ecology of dominating species in the shallow reaches of the mesohaline zone, *Medd. Dan. Fisk. Havunders. Gels.*, **5**, 1, 1-316.
- Troussellier M., 1981. Approche expérimentale et méthodologique pour l'étude des peuplements bactériens d'un milieu lagunaire atlantique (domaine de Certes-Arcachon), *Thèse 3^e cycle, USTL, Montpellier, France*.

