

Biodiversité et dynamique des peuplements ichtyiques de la mangrove de Guaratuba, Brésil

Paulo CHAVES^a, Jean-Luc BOUCHEREAU^{b*}

^a Laboratoire d'ichtyologie, département de zoologie, université fédérale du Paraná, Curitiba, CP 19020, 81531-990, Brésil

^b Laboratoire d'hydrobiologie marine et continentale, UMR CNRS 5556, Écosystèmes lagunaires : organisation biologique et fonctionnement, université Montpellier-II, case 093, place Eugène-Bataillon, 34095 Montpellier cedex 5, France

(Reçu le 26 novembre 1997, révisé le 27 octobre 1998, accepté le 17 novembre 1998)

Abstract – Biodiversity and dynamics of ichthyic communities in the mangrove of Guaratuba, Brazil. The Bay of Guaratuba, whose area is approximately 45 km², is a basin, situated to the south of Brazil (25° 52' S; 48° 39' W) and connected to the Atlantic ocean. In its northern part, a region of mangrove is found, under the influence of seasonal fluvial contributions, dominated by *Laguncularia racemosa*. The depth exceeds 6 m in some places. According to the period of the year, salinity varies between 3 and 37, and temperature between 15 and 28 °C. Several of the present fish species are exploited by commercial and recreational fisheries. This work describes characteristics of the fish populations occupying this mangrove, and temporal and spatial evolution of populations of the main species from available data on their biology. Between September 1993 and August 1996, fish samplings have been undertaken monthly by trawl, according to the same fishing effort (20 min), in channels of this ecosystem. Size, numerical abundance and weight of each individual of species were measured, as well as surface and bottom temperatures and bottom salinity. Species richness, Shannon-Weaver's diversity index were calculated and abundances were processed by the multivariate analysis. The global species richness is 61 species, distributed in 28 families; the better represented species are Sciaenidae (10), Gerreidae (5), Carangidae (5), Ariidae (4), Haemulidae (3), Serranidae (3), Bothidae (3). Each year, the number of species varies between 41 and 44, and a group of eight species represents between 80 to 90 % of the density and 75 % of the biomass. The constancy of this dominance is the main characteristic of this fish assemblage. The most represented species in abundance is *Pomadasys corvinaeformis* in the first two years, then *Stellifer rastrifer*. The group of eight main species is shared by 15 species in total, of which 13 for the density and 14 for the biomass. The most important monthly catches take place in winter season, during which one observes a decrease of water temperature and an increase of salinity. These species, however, being likely to be replaced by others according to the year or the season; one never finds the same composition in the assemblage which preserves always the same structures. Seasonal differences between seasons under marine (winter) and continental (summer) influences play a major role on the dynamics of fish in the Guaratuba mangrove. This ecosystem plays a functional role in the achievement of the life cycle of many permanent or temporary species. Those having succeeded to reach high levels of abundance are not represented in a uniform way in the course of the year, even when they reside permanently in the ecosystem. Periodic displacement strategies for self regulation of stocks abundance, are necessary mechanisms for these populations, which thus succeed to coexist in occupying the mangrove. © Elsevier, Paris / Ifremer / Cnrs / Ird

Pisces / organisation / paralic realm / mangrove / Western Atlantic

Résumé – À partir de pêches mensuelles d'échantillonnage effectuées entre septembre 1993 et août 1996 dans les chenaux de la mangrove de la baie de Guaratuba, Brésil, nous avons répertorié un total de 61 espèces de poissons d'origine marine, en majorité de petites tailles. L'organisation de l'assemblage conserve toujours la même structure générale, à laquelle 15 espèces ont principalement participé. Chaque année, huit espèces sur les 15 sont responsables de 80 % de l'abondance relative. Les paramètres abiotiques et les descripteurs de l'assemblage varient au cours du temps. En été, l'influence

* Correspondance et tirés à part.

continentale est plus élevée qu'en hiver. Entre ces deux saisons, en automne, la diversité connaît des variations plus fortes que pendant le reste de l'année, alors que la richesse spécifique atteint sa valeur maximale. Sur une période plus étendue, de la fin de l'automne au début du printemps, tout en reflétant les variations qui s'exercent selon l'année, l'abondance relative des effectifs atteint des valeurs maximales. Les mouvements de sortie et d'entrée génésiques et trophiques des différentes populations de poissons occupant la mangrove, mettent en évidence le rôle joué par cet écosystème en tant que lieu d'accueil temporaire ou permanent pour des espèces principalement d'origine thalassique. © Elsevier, Paris / Ifremer / Cnrs / Ird

Pisces / organisation / domaine paralique / mangrove / Atlantique ouest

1. INTRODUCTION

La baie de Guaratuba, province du Paraná, est un bassin d'environ 45 km², situé au sud du Brésil (25° 52' S; 48° 39' O) et relié à l'océan par une ouverture de 500 m de large (figure 1). Dans sa partie nord, se trouve une région de mangrove sous l'influence d'apports fluviaux saisonniers du bassin versant. La végétation y est dominée par *Laguncularia racemosa*. La profondeur dépasse parfois 6 m. Selon l'époque de l'année, la salinité varie de 3 à 37, et la température de 15 à 28 °C [14]. On y dénombre plus

de 60 espèces de poissons appartenant principalement aux Clupéiformes, Siluriformes, Perciformes, Pleuronectiformes et Téléostéiformes [13].

Dans le cadre de recherches sur l'utilisation halieutique de la baie de Guaratuba, l'objectif du présent travail est de décrire, à partir des données disponibles sur leur biologie, les caractéristiques du peuplement de poissons occupant le secteur de mangrove et de définir les variations spatiale et temporelle des assemblages des populations des principales espèces.

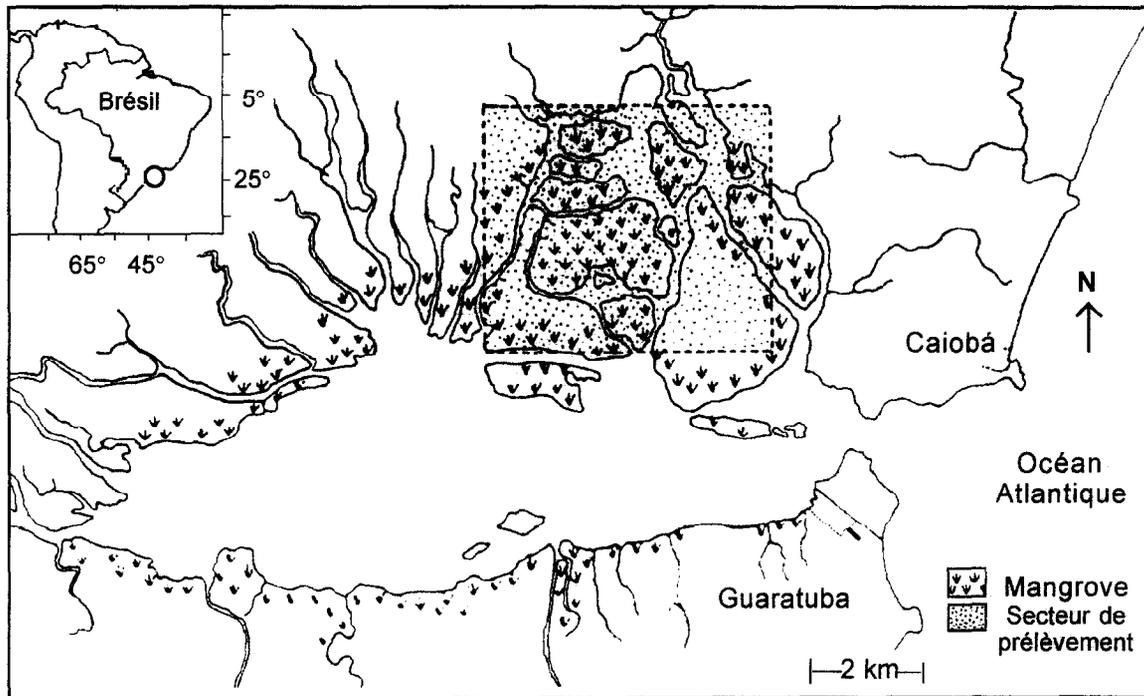


Figure 1. Baie de Guaratuba, Brésil : situation de la mangrove et lieu de prélèvement.

Figure 1. Guaratuba Bay, Brazil; location of the mangrove and sampling place.

2. MATÉRIEL ET MÉTHODES

Entre septembre 1993 et août 1996, des campagnes mensuelles (à l'exception de mai 1995) de pêches d'échantillonnage ont été effectuées le matin dans les chenaux de la mangrove de la baie de Guaratuba. Plusieurs traits (minimum trois répétitions pour tenir compte de la variabilité) de chalut benthique, 20 mm de maille étirée, totalisant une durée fixe de 20 min ont été effectués en plusieurs points quelconques de l'aire de prélèvement (figure 1). Quand les espèces étaient très abondantes, un sous-échantillon de 40 à 60 individus pris au hasard a été conservé. Les autres individus ont été dénombrés, puis rejetés par souci de les laisser en vie. Les conditions de prélèvements pour cette étude ne peuvent causer que des biais systématiques sur les résultats en surestimant les espèces aux habitudes diurnes par rapport aux espèces nocturnes, et l'usage du chalut benthique peut induire une sous-estimation de la participation des espèces pélagiques dans les échantillons. Quant à la remise à l'eau des poissons lors des sous-échantillonnages, elle ne risque pas de biaiser l'étude car les traits successifs de chalut sont assez distants les uns des autres pour éviter la recapture dans la même journée.

Chaque individu a été mesuré (longueur totale, au millimètre inférieur) et pesé (au gramme inférieur). Dans le cas de sous-échantillonnage d'une espèce, pour connaître le poids total des individus pêchés de l'espèce concernée à partir du poids du sous-échantillon, nous avons utilisé le rapport du nombre des individus du sous-échantillon à l'effectif total pêché de l'espèce comme facteur

d'extrapolation. Nous avons considéré séparément les abondances numériques (densités) et pondérales (biomasses), à cause du poids individuel très variable avec les espèces et pour mieux interpréter la dynamique des espèces dans l'assemblage au point de vue de leur relation avec le milieu.

Des prélèvements hydrologiques mensuels ont été réalisés de juillet 1995 à février 1997 à l'aide d'une bouteille à clapets pour prélever un échantillon d'eau situé près du fond, et à l'aide d'une sonde placée près du fond et en surface. La salinité a été mesurée par réfractométrie ; la sonde a fourni les valeurs de température. Seuls ces deux paramètres ont pu être mesurés.

La richesse spécifique RS, la densité D et la biomasse B ont été calculées mensuellement et annuellement. Les distributions mensuelles de ces paramètres descriptifs ont ensuite été comparées d'une année à l'autre, au moyen du test statistique de Kruskal-Wallis pour connaître la significativité de leurs variations. Afin d'homogénéiser le nombre d'échantillons, les mois de mai ont donc été exclus du traitement. L'indice de diversité de Shannon et Weaver [24] a été établi mensuellement et annuellement avec la totalité des espèces. Enfin, une analyse factorielle de correspondance (AFC) a été effectuée, sur les trois années d'étude prises séparément, puis ensemble, à partir du groupe responsable de 80 % des abondances numérique et pondérale, conformément à l'objectif de notre étude. L'interprétation des résultats a été entreprise en utilisant les connaissances disponibles sur la biologie des espèces dans la région [9, 10, 12-14, 22].

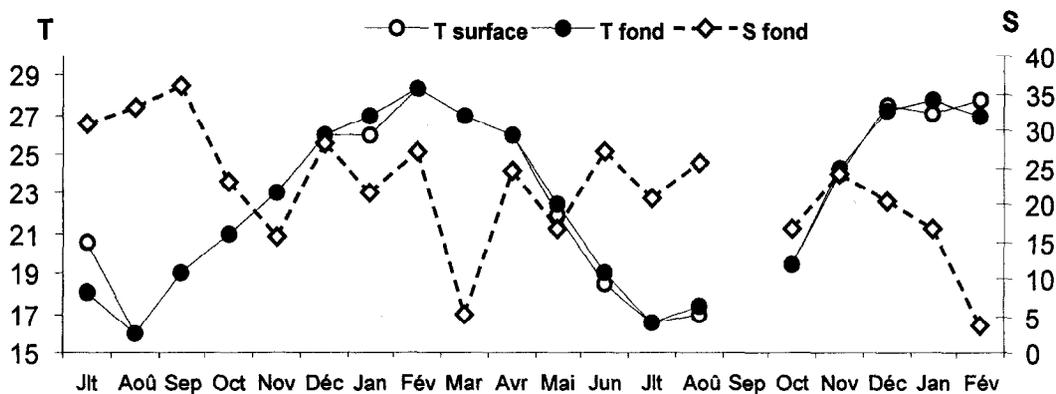


Figure 2. Distributions mensuelles des températures (T) de surface et de fond (°C), et de la salinité de fond (S), de juillet 1995 à février 1997, dans la mangrove de Guaratuba.

Figure 2. Monthly developments of surface and bottom temperature (T) values, in °C, and bottom salinity (S), from July 1995 to February 1997, in the mangrove of Guaratuba.

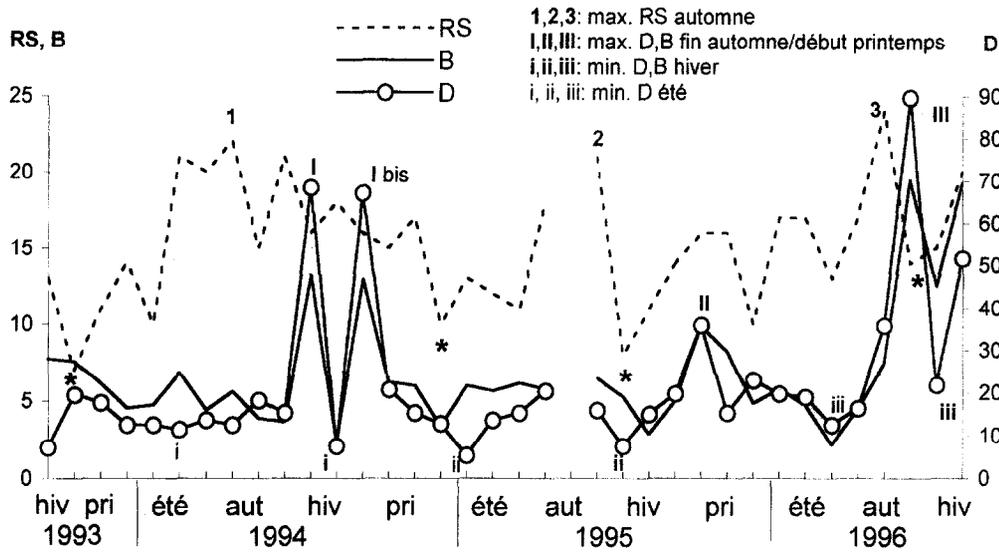


Figure 3. Évolution mensuelle de la richesse spécifique RS, de la densité D et de la biomasse B (kg), de septembre 1993 à août 1996 ; * : minimum de RS encadrant un maximum.

Figure 3. Monthly developments of species richness RS, density D and biomass B in Kg, from September 1993 to August 1996; * : minimum RS flanking one maximum.

Tableau I. Valeurs de densité et de biomasse totales, poids moyen individuel, richesse spécifique et diversité annuelle par rapport à la densité et à la biomasse, selon l'année d'étude. Entre parenthèses : valeurs limites mensuelles.

Table I. Total density and biomass values, individual mean weight, species richness, and annual diversity regarding the density and biomass according to the year studied. Between brackets: extreme values.

	1 ^{ère} Année 09/93-08/94	2 ^{ème} Année 09/94-08/95	3 ^{ème} Année 09/95-08/96
Densité totale	2159	2083	3601
Biomasse totale (g)	70 537	66 793	103 866
Poids moyen individuel (g)	33	32	29
Richesse spécifique	44	41	41
Diversité avec la densité	3,46 (1,33-4,03)	3,45 (1,64-3,54)	3,13 (0,75-3,28)
Diversité avec la biomasse	3,98 (1,91-3,95)	3,91 (1,50-3,42)	3,63 (0,93-3,61)

Tableau II. Conclusions (ρ) du test de Kruskal-Wallis ; * : différence significative au seuil de 0,05.

Table II. Conclusions (ρ) of Kruskal-Wallis test; * significance difference at level 0.05.

ρ Kruskal-Wallis	RS	Densité	Biomasse
Mois	0,28	0,73	0,27
Années	0,50	0,02*	0,75

Tableau III. Inerties cumulées (%) pour les deux premiers axes de l'AFC.

Table III. Cumulative inertia, in %, for the two first axis of the multivariate analysis.

Période	Densités	Biomasses
Année 1	69,6	66,8
Année 2	70,0	60,6
Année 3	67,0	70,9
3 années	69,1	51,6

3. RÉSULTATS

3.1. Température et salinité

Les valeurs mensuelles de la température de l'eau varient de façon inverse par rapport à celles de la salinité (figure 2). Ainsi, en hiver, quand la première atteint ses plus basses valeurs, la seconde atteint ses plus fortes valeurs. En été, la situation s'inverse.

3.2. Abondances et indice de diversité

Les densités et biomasses totales de poissons capturés ont été respectivement de 2159 individus et de 70 537 g la première année, 2083 individus et 66 793 g la deuxième, et 3601 individus et 103 866 g la troisième. Le poids moyen individuel au cours des trois années est respectivement de 33, 32 et 29 g (tableau I). Selon les résultats du test de Kruskal-Wallis (tableau II), densité et biomasse n'ont pas significativement varié entre les mois. Il en est de même pour les années, à l'exception de la densité, qui est significativement différente (la densité la troisième année est supérieure à celle des deux premières; tableau I). Comme pour la richesse spécifique, l'analyse temporelle de ces deux variables doit prendre en compte leur distribution mensuelle durant la période d'étude (figure 3). Ainsi, les pics de densité et de biomasse ont lieu en hiver, juillet et septembre 1994, octobre 1995 et juin 1996, soit entre la fin de l'automne et le début du printemps (figure 3). En juillet 1996, malgré sa chute par rapport à août, la biomasse se maintient à un haut niveau. Les minimums de densité et de biomasse sont enregistrés plusieurs fois, soit en hiver, soit en été (figure 3).

D'après l'observation de l'évolution conjointe des abondances et de la richesse spécifique mensuelles (figure 3), lorsque les biomasses et les densités atteignent des maximums entre juin et septembre (hiver), la richesse spécifique présente des valeurs basses. Inversement, quand cette dernière a tendance à augmenter, de la fin du printemps au milieu de l'automne, les biomasses et densités restent à leurs valeurs minimales, avec un certain décalage dans le temps.

Chaque année, huit espèces représentent entre 80 et 90 % de la densité et 75 % de la biomasse (figure 4). Ce groupe, différent chaque année, des huit espèces principales est partagé par 15 espèces, dont 13 pour la densité et 14 pour la biomasse (annexes I et II). Chaque année,

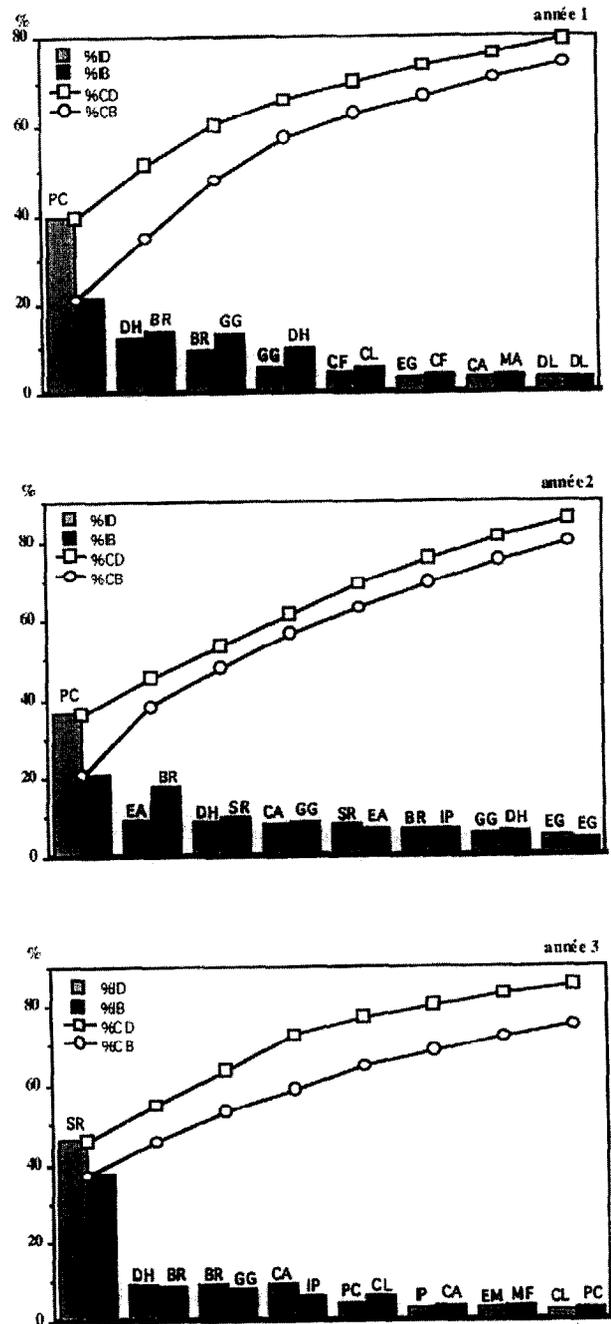


Figure 4. Fréquences relatives individuelles (% I) et cumulées (% C) des huit espèces représentant 80 % de la densité D et de la biomasse B au cours des trois années successives ; le code des espèces se trouve dans l'annexe III.

Figure 4. Individual (%I) and cumulative (%C) relative frequencies of the eight species representing 80 % in density D and biomass B during the three successive years; the code of species can be found in Appendix III.

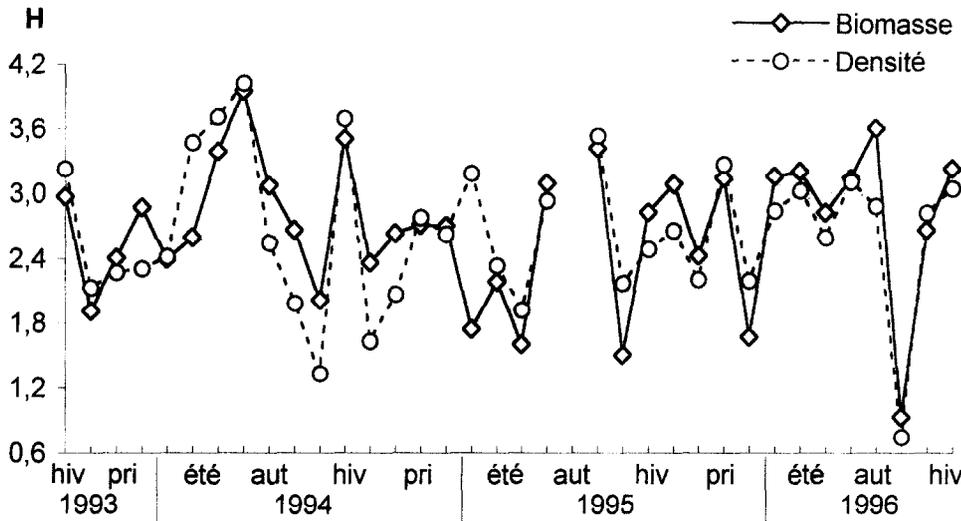


Figure 5. Evolution mensuelle de l'indice de Shannon, H, en densité et en biomasse, de septembre 1993 à août 1996 : hiv : hiver ; pri : printemps ; été : été ; aut : automne.

Figure 5. Monthly variation of Shannon Index, H, in density and biomass from September 1993 to August 1996; hiv: winter; pri: spring; été: summer; aut: autumn.

l'espèce la plus représentée en densité (36 à 45 %) et en biomasse (20 à 37 %) se distingue fortement des suivantes (figure 4). Il s'agit de *Pomadasys corvinaeformis* les deux premières années et de *Stellifer rastrifer* la troisième. L'espèce arrivant, chaque année, au deuxième rang de l'abondance, ne représente que 9 à 11 % de la densité et 8 à 17 % de la biomasse totale.

Les valeurs de l'indice de diversité fluctuent beaucoup toute l'année (figure 5) et chutent rapidement de 50 % en automne ou en hiver où l'on enregistre les valeurs limites.

3.3. Richesse spécifique

La richesse spécifique globale est de 61 espèces (annexe III) réparties en 28 familles dont les mieux représentées sont les Sciaenidés (10 espèces), les Gerreidés (5), les Carangidés (5), les Ariidés (4), les Haemulidés (3), les Serranidés (3) et les Bothidés (3). Selon l'année, le nombre d'espèces capturées varie de 41 à 44 (tableau I). D'après les résultats du test de Kruskal-Wallis (tableau II), la richesse spécifique n'a pas significativement varié ni entre les mois, ni entre les années. L'absence de différences significatives est peut être due à la grande variabilité des valeurs et au fait qu'il existe, entre les années, un décalage (figure 3) des périodes d'augmentation et de diminution de la richesse spécifique qui perturbe l'interprétation de l'évolution temporelle de ce paramètre. Son analyse ne peut être faite qu'en considérant l'évolution des valeurs absolues mensuelles durant la période d'étude (figure 3) ; la richesse spécifique RS est maximale en avril 1994, juin 1995 et mai 1996

(automne) ; les richesses spécifiques RS minimales encadrant ces maximums sont enregistrées au printemps (octobre 1993, décembre 1994), en hiver (juillet 1995) et en automne (juin 1996).

3.4. Analyse multivariée

Les sommes des contributions des deux premiers axes sont voisines en densité (67,0 à 70,0 %), les trois années rassemblées ou séparées. En biomasse, elles se situent entre 60,6 et 70,9 % pour les trois années prises séparément, mais ne représentent que 51,6 % si l'on considère les trois années réunies (tableau III).

Nous ne présentons ici que les résultats établis à partir des densités mensuelles des espèces cumulées sur la période regroupant les trois années (annexe I). L'AFC sur les biomasses (annexe II) n'apportant pas plus d'information. Sur le premier axe (figure 6) contribuant pour 40,3 %, deux périodes s'opposent : l'hiver et le début du printemps d'une part, l'été et l'automne d'autre part. Deux lots s'individualisent (cercles de la figure 6). Sur le deuxième axe, contribuant pour 28,7 %, un gradient croissant de densité sépare ces deux lots bien distincts d'un troisième (rectangle sur la figure 6) sur la partie négative de l'axe. Le reste formant un groupe central plus large. Nous pouvons ainsi distinguer au pôle inférieur *Isopisthus parvipinnis*, peu représentée numériquement en hiver (août seulement), associée à *Diapterus rhombeus*, qui est en revanche présente toute l'année, mais aussi très abondante en août. À chacun des pôles supérieurs, nous trouvons en grande abondance, d'une part

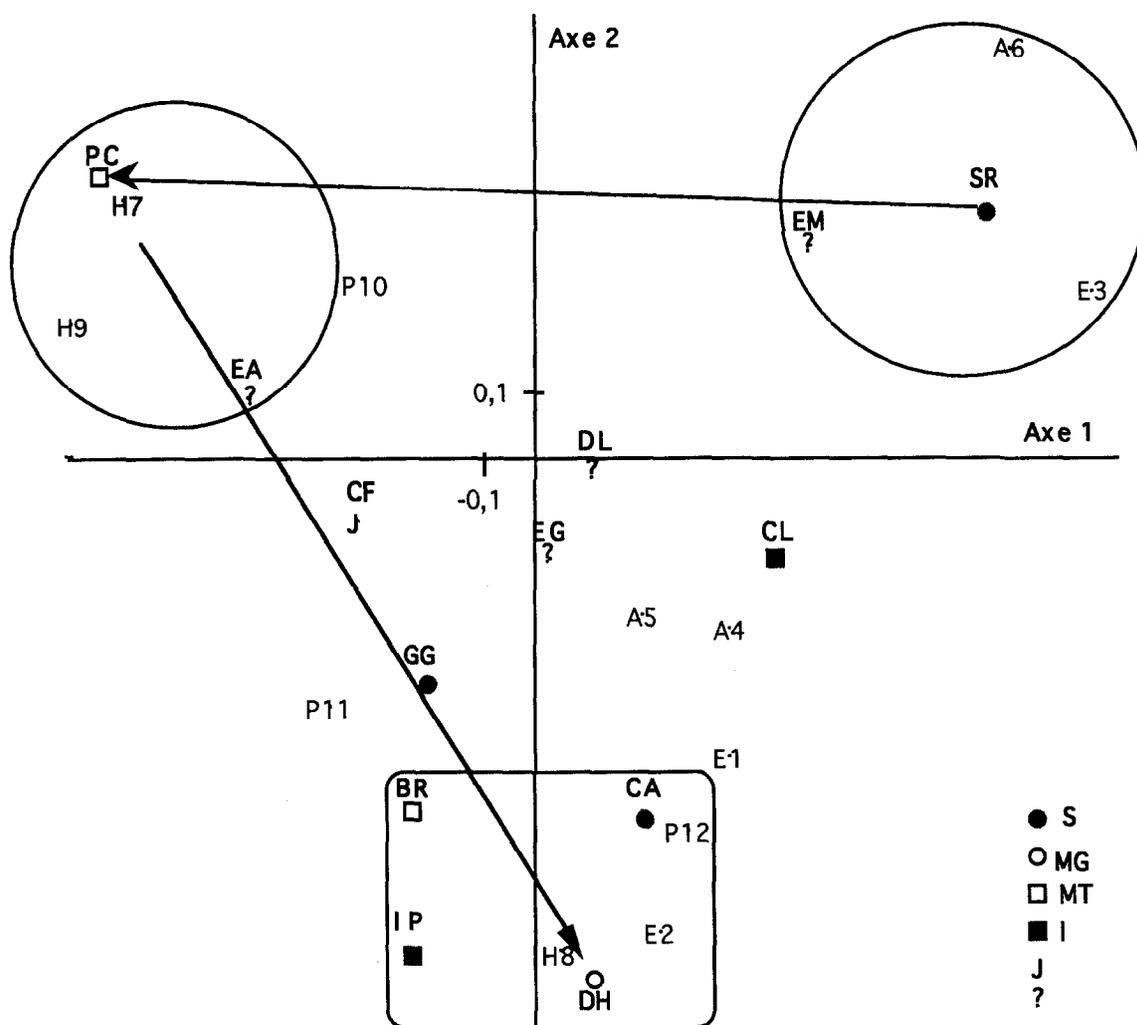


Figure 6. Représentation dans le plan principal de l'AFC de l'association des points-densités des espèces dominantes et des points-dates (saisons : H : hiver ; P : printemps ; E : été ; A : automne ; mois numéroté de 1 à 12) ; le code des espèces est placé dans l'annexe III ; S : sédentaire ; MG : migrant génésique ; MT : migrant trophique ; I : ichthyophage ; J : juvénile ; ? : statut inconnu.

Figure 6. Ordination in reduced space of the Correspondence Factorial Analysis, of the association between density points of the 13 main species and date points (seasons: H; winter; P; spring; E; summer; A; autumn; months numbered from 1 to 12); the code of species can be found in Appendix III; S: sedentary; MG: migrant for reproduction; I: ichthyophage; J: juvenile; ? : unknown status.

Pomadasys corvinaeformis en hiver, la pleine saison sèche associée en faible abondance à *Eucinostomus argenteus* au printemps, d'autre part *Stellifer rastrifer* en mars et en juin associée en faible abondance à *Eucinostomus melanopterus*. Le groupe central qui comprend des espèces présentes toute l'année peut être subdivisé en espèces plus denses, soit au printemps, soit en été-automne. *Bairdiella ronchus* et *Citharichthys arenaceus* étant toutes les deux relativement plus abondantes en hiver (août), comme *Diapterus rhombeus*, sont rapprochées de cette dernière espèce.

4. DISCUSSION

4.1. Abondance

Le décalage dans les phénomènes biologiques qui se manifeste à Guaratuba à l'échelle interannuelle peut être la conséquence des variations abiotiques particulières chaque année. Bien que nous ne disposions pas de série historique de données, les nôtres démontrent que, pour deux années successives, les valeurs minimales de température et de salinité se manifestent à des mois différents.

Ces observations renforcent l'idée que cet écosystème de mangrove est très variable dans le temps. Pourtant, quelle que soit l'année, le maximum d'abondance en poissons est observé l'hiver. Cette saison semble plus favorable que l'été pour l'accueil d'une grande quantité de poissons. Les apports d'eau douce augmentent avec les pluies, plus abondantes en été. L'afflux éventuel de sels minéraux dans la baie ne semble pas avoir d'effet immédiat sur la productivité du secteur de mangrove malgré la richesse nutritive bien connue des apports continentaux [18, 30]. L'élévation de la turbidité de l'eau empêche l'augmentation de la productivité jusqu'au moment de l'éclaircissement des eaux, après la fin de la saison de pluies. Il peut effectivement exister un décalage entre la période d'enrichissement de la mangrove et celle durant laquelle la productivité augmente réellement. Le grand effectif de poissons accueilli par la mangrove en hiver suggère que la production totale de poissons de cet écosystème est plus importante en saison sèche qu'en saison des pluies.

4.2. Richesse spécifique et indice de diversité

La composition ichthyofaunistique de la mangrove de Guaratuba ressemble à celle observée dans des milieux littoraux de latitudes voisines dans l'Atlantique occidental, où dominent les espèces de Perciformes composés des familles de Sciaenidés, Gerreidés, Carangidés et Haemulidés [27]. Les résultats sont cohérents avec ceux de Vieira et Musick [27] qui montrent qu'un petit nombre d'espèces représente l'essentiel de la densité totale des estuaires atlantiques. Il en est de même avec les estuaires atlantiques tropicaux du Sénégal [2, 17] de Guinée [5] et de Côte-d'Ivoire [3, 1]. Le nombre total d'espèces rencontrées pendant l'étude (61), bien que considéré comme normal [27] dans ces secteurs et avec les engins de capture utilisés, est inférieur à celui d'autres systèmes connus de mangrove. Louis [20] en cite 111 en Guadeloupe (Amérique centrale), dans un secteur d'étude plus grand que celui de Guaratuba. Dans le cas de notre étude, le résultat traduit uniquement la capacité d'accueil dans les chenaux de la mangrove et non pas dans la baie entière.

La forte variation des valeurs mensuelles de la richesse spécifique (7 à 24) à Guaratuba n'est pas un phénomène étranger aux milieux lagunaires. Par définition, des variations temporelles des assemblages peuvent concerner le nombre d'espèces [26, 30], ainsi que leur abondance relative [3, 4]. Elles sont liées soit aux changements comportementaux des individus, qui deviennent plus ou moins vulnérables aux engins de pêche, soit aux migrations des populations [6–8, 20]. Les variations de l'indice de diver-

sité confirment que les déplacements des populations d'espèces de poissons de toutes tailles sont nombreux entre la mangrove et les secteurs ouverts de la baie, comme l'a constaté Albaret [1] en Afrique de l'Ouest, et peuvent se manifester dans les deux sens entre la lagune et la mer.

Les périodes marquées par des captures maximales en biomasse et densité (fin d'automne, hiver) ont succédé à celles où la richesse spécifique est en général plus forte (fin de l'été, automne). Cette tendance est aussi vérifiée à l'échelle interannuelle, puisque de la première à la troisième année d'étude, l'abondance augmente, tandis que la richesse spécifique diminue. Bien que certaines chutes ponctuelles des valeurs de richesse spécifique n'aient pas été suivies par des augmentations de l'abondance, il semble exister une relation entre l'augmentation de la densité et la diminution, par la suite, de la richesse spécifique.

4.3. Caractéristiques des espèces et des assemblages

À l'exception des Siluriformes, tous les groupes prélevés sont marins. Il est possible que la durée de l'influence hydrologique continentale, réduite à de courts intervalles de temps (février ou mars), ne suffise pas pour entraîner vers les chenaux les populations dulçaquicoles comme les Cichlidés. Ceux-ci ne peuvent probablement pas tolérer une faible concentration saline, alors qu'ils sont communs dans d'autres écosystèmes côtiers [3, 20, 30].

Nous avons remarqué que dans l'AFC traitant les biomasses, les contributions des deux premiers axes sont différentes selon les années, considérées séparément ou ensemble, alors qu'elles sont identiques à partir des densités. D'ailleurs, entre les deux premières années et la dernière, l'augmentation de la densité totale (70 %) est relativement plus importante que celle de la biomasse totale (51 %), ce qui correspond à la chute d'environ 10 % du poids moyen individuel des poissons. Malgré ces variations, la communauté reste essentiellement composée d'espèces de petite taille. D'après Menezes et Figueiredo [22], *Pomadasys corvinaeformis* et *Stellifer rastriifer* sont des espèces dont la longueur maximale est d'environ 250 mm. Wright [29] cite plusieurs études montrant que la faune des poissons de mangrove est dominée par des individus de petite taille, soit juvéniles, soit adultes. Cette condition de taille justifierait, en partie, le terme de « nanisme lagunaire » employé par Guelorget et Perthuisot [19] dans leur approche des gradients biologiques en milieux paraliques, indépendamment de la longévité.

Le régime alimentaire du petit nombre d'espèces qui représente l'essentiel de la densité totale dans les estuaires

atlantiques est carnivore, essentiellement composé de crustacés, poissons, mollusques et polychètes. Pour deux d'entre elles : *Isopisthus parvipinnis* et *Cynoscion leiarchus*, les poissons forment la principale catégorie de proie [12, 22, 25]. Cette dominance carnivore, aussi constatée dans d'autres mangroves [4], indique que les niveaux trophiques les plus primaires ne sont pas directement exploités par les poissons dans la région de Guaratuba.

4.4. Organisation explicative

C'est à la fin de l'automne et au début de l'hiver (mai-juillet) que se situe la période la plus perturbée. L'espèce associée à cette époque est *Stellifer rastrifer*, la seule, parmi les plus abondantes, qui soit sédentaire [14]. La période durant laquelle la structure de l'assemblage maintient une relative stabilité, depuis le printemps jusqu'au milieu de l'automne, est aussi celle pendant laquelle la salinité a ses valeurs les plus basses. En revanche, lorsque cette influence diminue, des populations plus liées au milieu marin rejoignent la mangrove, ce qui déstabilise la structure de l'assemblage. L'opposition entre printemps-été et automne-hiver montre le rôle joué par les différences saisonnières sur la dynamique de structuration des assemblages de poissons, certainement lié à leur comportement.

Ainsi, alors que *Stellifer rastrifer* est recrutée en grand nombre à de petites tailles (LT = 115 mm) en juin, *Pomadasys corvinaeformis* entre dans la mangrove en juillet. Cette population provient de l'extérieur de la mangrove, où elle a dû pondre, puis effectue une migration trophique dans la mangrove. À partir du mois d'août se succèdent les migrations génésiques de *Diapterus rhombeus* vers l'extérieur, puis de *Bairdiella ronchus* [10]. Les espèces associées à chacun des deux premiers pôles sont des espèces fourrage, d'une importance numérique secondaire, bien qu'elles soient relativement abondantes à la fin de l'automne (*Eucinostomus melanopterus*) ou en hiver (*Eucinostomus argenteus*). La forte influence des mois de fin d'automne et d'hiver sur la structure de l'assemblage est complétée par la forte présence d'une espèce occasionnelle, *Isopisthus parvipinnis*. Comme l'activité de ponte et l'augmentation de l'effectif des jeunes dans la mangrove ne commence normalement qu'au printemps, la présence

de cette espèce ichtyophage peut être associée à l'abondance d'espèces fourrage dans ce secteur.

Durant la période la plus stable, qui va du printemps au début de l'automne, la richesse spécifique de l'assemblage de sédentaires et de migrants cycliques est la plus élevée, tandis que les densités sont les plus faibles. Les densités relatives de *Chaetodipterus faber* et *Genidens genidens* au printemps, remplacées par celles de *Citharichthys arena-ceus* et *Cynoscion leiarchus* en été, confirment que les espèces se partagent aussi l'espace dans le temps, même avec ces faibles valeurs de densité (figure 6).

5. CONCLUSION

Les espèces qui ont des valeurs d'abondance prononcées ne sont pas représentées de manière uniforme au cours de l'année. Même résidentes permanentes dans l'écosystème, elles présentent des densités et biomasses variables dans le temps, et aucune espèce ne demeure la plus abondante toute l'année. C'est pourquoi nous pouvons supposer [6-8] que les stratégies de déplacement (des espèces non sédentaires) et d'autorégulation de l'abondance des stocks (à travers les taux de natalité et de mortalité, par exemple), sont des mécanismes nécessaires à ces peuplements pour qu'ils réussissent à coexister dans l'occupation de la mangrove. Puisque les ressources sont irrégulières et que le milieu est très variable, une telle dynamique confirme le fort degré d'adaptabilité de ces espèces dans les écosystèmes confinés [19]. C'est ainsi que les espèces sédentaires *Stellifer rastrifer*, *Genidens genidens*, *Citharichthys arena-ceus*, chez lesquelles nous observons un ajustement saisonnier de l'abondance pour occuper la mangrove, réussissent à bien s'adapter. Nos résultats confirment le rôle fonctionnel de la mangrove de Guaratuba dans l'accomplissement du cycle vital de nombreuses espèces temporaires ou permanentes comme l'ont noté, dans d'autres écosystèmes lagunaires, Mc Hugh [21], Day et al. [15, 16], Wallace et al. [28] et Potter et al. [23].

Remerciements

Les auteurs remercient C. Aliaume, L. Blanc, J.-J. Albarret, A. Marquès et G. Lasserre, pour la contribution apportée à l'élaboration de ce document et les trois rapporteurs pour la relecture critique et constructive des deux versions soumises.

RÉFÉRENCES

[1] Albaret J.-J., Les poissons, biologie et peuplements, in : Durand, J.R., Dufour P., Guiral D., Zabi S.G.F. (éds), Environ-

nement et ressources aquatiques de Côte-d'Ivoire, tome II – Les milieux lagunaires, Éd. Orstom, Paris, 1994, pp. 239-279.

- [2] Albaret J.-J., Diouf P.S., Diversité des poissons des lagunes et des estuaires ouest-africains, *Ann. Mus. R. Afr. Centr. Zool.* 275 (1994) 165–177.
- [3] Albaret J.-J., Ecoutin J.-M., Influence des saisons et des variations climatiques sur les peuplements de poissons d'une lagune tropicale en Afrique de l'Ouest, *Acta Ecol.* 11 (4) (1990) 557–583.
- [4] Aliaume C., Monteiro C., Louis M., Lam Hoai T., Lasserre G., Organisation spatio-temporelle des peuplements ichthyologiques dans deux lagunes côtières : au Portugal et en Guadeloupe, *Oceanol. Acta* 16 (3) (1993) 291–301.
- [5] Baran E., Dynamique spatio-temporelle des peuplements de poissons estuariens en Guinée, Relations avec le milieu abiotique, thèses et documents microfichés, Éd. Orstom 142, 1995, 236 p.
- [6] Bouchereau J.-L., Biodiversity of tactics used by three Gobiidae (Pisces; Teleostei): *Pomatoschistus minutus* (Pallas, 1770), *P. microps* (Krøyer, 1838), *Gobius niger* Linnæus, 1758, to survive in a Mediterranean lagoon environment, *Oceanological Studies* 2–3 (1997) 153–170.
- [7] Bouchereau J.-L., Guelorget O., Comparison of three Gobiidae (Teleostei) life history strategies over their geographical range, *Oceanol. Acta* 21, 3 (1998) 503–517.
- [8] Bouchereau J.-L., Quignard J.P., Joyeux J.C., Tomasini J.A., Stratégies et tactiques de reproduction de *Pomatoschistus microps* (Krøyer, 1838) et de *Pomatoschistus minutus* (Pallas, 1770) (Pisces, Gobiidae) dans le golfe du Lion (France), Nids, déterminismes de la sédentarité et de la migration, *Cybium* 15 (4) (1991) 315–345.
- [9] Chaves P.T.C., A incubação de ovos e larvas em *Genidens genidens* (Valenciennes) (Siluriformes, Ariidae) da Baía de Guaratuba, Paraná, Brasil, *Revta bras. Zool.* 11 (4) (1994) 641–648.
- [10] Chaves P.T.C., Atividade reprodutiva de *Bairdiella ronchus* (Cuvier) (Pisces, Sciaenidae) na Baía de Guaratuba, Paraná, Brasil, *Revta bras. Zool.* 12 (4) (1995) 759–766.
- [11] Chaves P.T.C., Corrêa M.F.M., Composição ictiofaunística da área de manguezal da Baía de Guaratuba, Estado do Paraná, Brasil (25° 52' S; 48° 39' W), *Revta bras. Zool.* 15 (1) (1998) 195–202.
- [12] Chaves P.T.C., Vendel A.L., Aspectos da alimentação de *Genidens genidens* (Valenciennes) (Siluriformes, Ariidae) na Baía de Guaratuba, Paraná, *Revta bras. Zool.* 13 (3) (1996) 669–675.
- [13] Chaves P.T.C., Vendel A.L., Indicadores reprodutivos das espécies de *Citharichthys Bleeker* (Teleostei, Pleuronectiformes) na Baía de Guaratuba, Paraná, Brasil, *Revta bras. Zool.* 14 (1) (1997a) 73–79.
- [14] Chaves P.T.C., Vendel A.L., Reprodução de *Stellifer rastrifer* (Jordan) (Teleostei, Sciaenidae) na Baía de Guaratuba, Paraná, Brasil, *Revta bras. Zool.* 14 (1) (1997b) 81–89.
- [15] Day J.H., Blaber S.J.M., Wallace J.H., Estuarine Fishes, in: Day J.H. (Ed.) *Estuarine ecology with particular reference to Southern Africa*, Balkema, Cape Town, 1981, pp. 197–222.
- [16] Day J.W. Jr, Hall C.A.S., Kemp M.W., Yáñez-Arancibia A., *Estuarine ecology*, New York, Chichester, Brisbane, Toronto, Singapore, J. Wiley and Sons, 1989, pp. 558.
- [17] Diouf P.S., Les peuplements de poissons des milieux estuariens de l'Afrique de l'Ouest : l'exemple de l'estuaire hyperhalin du Sine-Saloum, thèse, univ. Montpellier-II, 1996, 178 p.
- [18] Dufour P., Albaret J.-J., Durand J.-R., Daniel V., Fonctionnement de l'écosystème Ebrié, in : Durand J.R., Dufour P., Giral D., Zabi S.G.F. (éds), *Environnement et ressources aquatiques de Côte-d'Ivoire, tome II – Les milieux lagunaires*, Éd. Orstom, Paris, 1994, pp. 509–527.
- [19] Guelorget O., Perthuisot J.-P., Le Domaine paraliq, expressions géologiques, biologiques et économiques du confinement, Presses de l'ENS, Paris, 1983, 136 p.
- [20] Louis M., Biologie, écologie et dynamique des populations de poissons dans les mangroves de Guadeloupe (Antilles françaises), thèse, doct. État, univ. sci. tech. Languedoc, Montpellier-II, 1983, 275 p.
- [21] Mc Hugh J.L., Estuarine fishes: are they dommed? in: Wiley M. (Ed.) *Estuarine Processes*, 1, New York, Academic Press, 1976, p. 15–27.
- [22] Menezes N.A., Figueiredo J.L., *Manual de Peixes Marinhos do Sudeste do Brasil. IV, Teleostei*, Museu de Zoologia, Universidade de São Paulo, São Paulo, Brasil, 1980, 96 p.
- [23] Potter I.C., Beckley L.E., Whitfield A.K., Lenanton R.C.J., Comparisons between the role played by estuaries in the life cycles of fishes in temperate Western Australia and Southern Africa, *Environmental Biology of Fishes* 28 (1990) 143–178.
- [24] Shannon C., Weaver W., *The mathematical theory of communication*, Urbana Illinois Press, 1949, 177 p.
- [25] Soares L.S.H., Alimentação de *Isopisthus parvipinnis* (Teleostei : Sciaenidae) na Baía de Santos, São Paulo, Bolm Inst. Oceanogr. S. Paulo 37 (2) (1989) 95–105.
- [26] Thayer G.W., Colby D.R., Hettler W.F. Jr, Utilization of the red mangrove propr root habitat by fishes in south Florida, *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 35 (1987) 25–38.
- [27] Vieira J.P., Musick J.A., Latitudinal patterns in diversity of fishes in warm-temperate and tropical estuarine waters of the Western Atlantic, *Atlantica R. Grande* 15 (1993) 115–133.
- [28] Wallace J.H., Kok H.M., Beckley L.E., Bennett B., Blaber S.J.M., Whitfield A.K., South African estuaries and their importance to fishes, *S. Afr. J. Sci.* 80 (1984) 203–207.
- [29] Wright J.M., The ecology of fish occurring in shallow water creeks of a Nigerian mangrove swamp, *J. Fish Biol.* 29 (1986) 431–441.
- [30] Yáñez-Arancibia A., Lara-Dominguez A.L., Day J.W. Jr, Interactions between mangrove and seagrass habitats mediated by estuarine nekton assemblages: coupling of primary and secondary production, *Hydrobiologia* 264 (1993) 1–12.

PEUPELEMENTS ICHTYIQUES D'UNE MANGROVE BRÉSILIENNE

Annexe I. Densités mensuelles cumulées sur la période étudiée, de septembre 1993 à août 1996 (sauf mai 1995) ; le code des espèces est indiqué dans l'annexe III.

Appendix I. Cumulative monthly density values over the period studied, from September 1993 to August 1996 (May 1995 excepted); the code of the species can be found in Appendix III.

Mois	Sep	Oct	Nov	Déc	Jan	Fév	Mar	Avr	Mai	Jun	Jlt	Aoû	Total
PC	468	286	113	31	10	1	4	24	83	141	582	31	1774
BR	92	108	84	41	54	80	0	11	9	21	24	131	655
SR	0	170	34	100	91	49	191	134	109	798	92	95	1863
DH	35	21	86	114	51	64	15	62	124	4	31	137	744
GG	21	14	47	14	47	42	8	58	0	0	78	4	333
CF	5	14	24	10	4	4	6	10	7	3	30	2	119
CL	11	6	4	1	10	33	42	16	14	10	20	4	171
DL	6	3	1	1	1	9	3	2	18	15	15	7	81
EA	113	44	15	8	0	2	0	20	5	32	21	42	302
EG	35	25	4	14	0	7	0	11	45	28	2	24	195
IP	0	0	2	1	0	0	0	18	6	0	40	84	151
CA	69	23	14	93	39	58	34	44	40	36	16	83	549
EM	20	5	2	3	5	8	15	9	19	58	12	9	165
Total	875	719	430	431	312	357	318	419	479	1146	963	653	7102

Annexe II. Biomasses mensuelles (g) cumulées sur la période étudiée, de septembre 1993 à août 1996 (sauf mai 1995) ; le code des espèces est indiqué dans l'annexe III.

Appendix II. Cumulative monthly biomass values, in g, over the period studied, from September 1993 to August 1996 (May 1995 excepted); the code of the species can be found in Appendix III.

Mois	Sep	Oct	Nov	Déc	Jan	Fév	Mar	Avr	Mai	Jun	Jlt	Aoû	Total
PC	6458	6500	4113	1091	434	39	41	386	1179	2516	8878	486	32121
BR	2256	5154	3982	741	6095	3215	0	242	106	1089	749	4483	28112
SR	0	4897	2650	3372	2152	1167	6539	4206	1577	16447	2600	1445	47052
DH	868	889	1875	3114	1477	1993	156	1147	1218	89	752	1946	15524
GG	1248	819	2418	587	2613	4680	459	2259	0	0	5616	1998	22697
CF	142	434	1184	636	297	69	110	195	184	56	735	46	4088
MA	1922	12	21	122	300	72	136	1034	9	22	38	97	3785
MF	968	47	603	353	143	628	387	99	88	423	100	2973	6812
CL	2900	732	529	31	72	865	1796	933	1361	420	1786	371	11796
DL	527	182	46	79	27	391	60	52	544	488	645	271	3312
EA	2864	968	475	216	0	26	0	209	206	815	410	858	7047
EG	1714	603	87	320	0	165	0	136	639	483	52	860	5059
IP	0	0	112	82	0	0	0	799	297	0	4531	4652	10473
CA	1228	366	218	1047	437	883	531	549	476	626	282	1227	7870
Total	23095	21603	18313	11791	14047	14193	10215	12246	7884	23474	27174	21713	205748

Annexe III. Inventaire des espèces trouvées dans la mangrove de Guaratuba pendant la période d'étude. Le code des espèces utilisé sur les figures 4, 6, et les annexes I, II est présenté entre crochets.

Appendix III. Inventory of the recorded species in the mangrove of Guaratuba during the survey period. The code of the species used in Figures 4, 6, and Appendix I, II, appears between hooks.

ORDRE, Famille, Genre, espèce (Auteur, date)	ORDRE, Famille, Genre, espèce (Auteur, date)
CHONDRICHTHYES	Gerreidae
Rhinobatidae	<i>Diapterus rhombeus</i> (Cuvier, 1829) [DH]
<i>Rhinobatos percellens</i> (Walbaum, 1792)	<i>Eucinostomus argenteus</i> Baird & Girard, 1854 [EA]
ANGUILLIFORMES	<i>E. gula</i> (Cuvier, 1830) [EG]
Muraenidae	<i>E. melanopterus</i> (Bleeker, 1863) [EM]
<i>Gymnothorax ocellatus</i> Agassiz, 1834	<i>Eugerres brasilianus</i> (Cuvier, 1830)
CLUPÉIFORMES	Haemulidae
Clupeidae	<i>Genyatremus luteus</i> (Bloch, 1795)
<i>Harengula clupeola</i> (Cuvier, 1829)	<i>Orthopristis ruber</i> (Cuvier, 1830)
<i>Opisthonema oglinum</i> (Lesueur, 1817)	<i>Pomadasys corvinaeformis</i> (Steindachner, 1868) [PC]
<i>Pellona harroweri</i> (Fowler, 1917)	Sparidae
Engraulididae	<i>Archosargus rhomboidalis</i> (Linné, 1758)
<i>Cetengraulis edentulus</i> (Cuvier, 1829)	Sciaenidae
<i>Lycengraulis grossidens</i> (Cuvier, 1829)	<i>Bairdiella ronchus</i> (Cuvier, 1830) [BR]
SILURIFORMES	<i>Cynoscion acoupa</i> (Lacepède, 1802)
Ariidae	<i>Leiarchus</i> (Cuvier, 1830) [CL]
<i>Cathorops spixii</i> (Agassiz, 1829)	<i>Isopisthus parvipinnis</i> (Cuvier, 1830) [IP]
<i>Genidens genidens</i> (Valenciennes, 1839) [GG]	<i>Larimus breviceps</i> (Cuvier, 1830)
<i>Netuma barba</i> (Lacepède, 1803)	<i>Menticirrhus americanus</i> (Linné, 1758) [MA]
<i>Sciadeichthys luniscutis</i> (Valenciennes, 1840)	<i>littoralis</i> (Holbrook, 1860)
AULOPIFORMES	<i>Micropogonias furnieri</i> (Desmarest, 1823) [MF]
Synodontidae	<i>Paralonchurus brasiliensis</i> (Steindachner, 1875)
<i>Synodus foetens</i> (Linné, 1766)	<i>Stellifer rastrifer</i> (Jordan, 1889) [SR]
GASTÉROSTÉIFORMES	Ephippidae
Syngnathidae	<i>Chaetodipterus faber</i> (Broussonet, 1782) [CF]
<i>Hippocampus reidi</i> Ginsburg, 1933	Mugilidae
SCORPAENIFORMES	<i>Mugil curema</i> Valenciennes, 1836
Triglidae	<i>gaimardianus</i> Desmarest, 1831
<i>Prionotus punctatus</i> (Bloch, 1797)	Gobiidae
DACTYLOPTÉRIFORMES	<i>Bathygobius soporator</i> (Valenciennes, 1837)
Dactylopteridae	Trichiuridae
<i>Dactylopterus volitans</i> (Linné, 1758)	<i>Trichiurus lepturus</i> Linné, 1758
PERCIFORMES	PLEURONECTIFORMES
Centropomidae	Bothidae
<i>Centropomus parallelus</i> Poey, 1860	<i>Citharichthys arenaceus</i> Evermann & Marsh, 1900 [CA]
<i>undecimalis</i> (Bloch, 1792)	<i>spilopterus</i> Gunther, 1862
Serranidae	<i>Etropus crossotus</i> Jordan & Gilbert, 1882
<i>Diplectrum radiale</i> (Quoy & Gaimard, 1824) [DL]	Cynoglossidae
<i>Epinephelus itajara</i> (Lichtenstein, 1822)	<i>Symphurus plagusia</i> (Bloch & Schneider, 1801)
<i>niveatus</i> (Valenciennes, 1828)	Soleidae
Grammistidae	<i>Achirus lineatus</i> (Linné, 1758)
<i>Rypticus randalli</i> Courtenay, 1967	<i>Trinectes paulistanus</i> (Ribeiro, 1915)
Pomatomidae	TETRAODONTIFORMES
<i>Pomatomus saltator</i> (Linné, 1766)	Balistidae
Carangidae	<i>Stephanolepis hispidus</i> (Linné, 1766)
<i>Caranx hippos</i> (Linné, 1766)	Diodontidae
<i>latus</i> Agassiz, 1831	<i>Chylomicterus spinosus</i> (Linné, 1758)
<i>Chlorosombrus chrysurus</i> (Linné, 1766)	Tetraodontidae
<i>Selene vomer</i> (Linné, 1758)	<i>Lagocephalus laevigatus</i> (Linné, 1766)
<i>Trachinotus carolinus</i> (Linné, 1766)	<i>Sphoeroides testudineus</i> (Linné, 1758)