



HAL
open science

ÉVOLUTION STRUCTURALE DES PEUPEMENTS DE LA MACROFAUNE BENTHIQUE DES ÉTANGS PALAVASIENS

M Amanieu, O Guelorget, P Michel

► **To cite this version:**

M Amanieu, O Guelorget, P Michel. ÉVOLUTION STRUCTURALE DES PEUPEMENTS DE LA MACROFAUNE BENTHIQUE DES ÉTANGS PALAVASIENS. Vie et Milieu , 1978, pp.531 - 547. hal-03003332

HAL Id: hal-03003332

<https://hal.sorbonne-universite.fr/hal-03003332v1>

Submitted on 13 Nov 2020

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

**ÉVOLUTION STRUCTURALE
DES PEUPELEMENTS
DE LA MACROFAUNE BENTHIQUE
DES ÉTANGS PALAVASIENS**

par M. AMANIEU, O. GUELORGET et P. MICHEL

*Laboratoire d'Hydrobiologie
Université des Sciences et Techniques du Languedoc
Place Eugène Bataillon - 34060 Montpellier Cedex*

ABSTRACT

Samples of benthic macrofauna were taken in May and October, 1974, in 17 brackish pond stations in southern France (south of Montpellier). Various demographic indices were quantitatively studied in each sample, particularly density, biomass, specific richness, diversity, evenness and Motomura's m constant. Studies of densities showed that during the summer there is a redistribution among ponds and stations of the fauna mobilized at the onset of Spring. Diversity and Motomura's constant also showed that this redistribution is not random, but is orderly and is accompanied by a progression towards a better demographic equilibrium in 15 out of 17 stations. In two stations affected by dystrophic crises or "malaigues", the diversity and Motomura's constant both decreased between May and October, showing that these crises have a persistent and significant effect on the sites they affect. In this example, the adjustment of the observed demographic data to a Motomura model is shown to be a very sensitive test of the ecological evolution of brackish ponds during a rather short cycle.

INTRODUCTION

L'évolution des systèmes écologiques vers un état d'équilibre traduisant leur maturation apparaît, hors des cas favorables mais rares qui la confirment, une hypothèse théorique dont la

vérification expérimentale reste difficile. Toutefois, l'analyse des divers indices qui permettent d'appréhender la structure démographique des peuplements benthiques des étangs littoraux palavasiens, au sud de Montpellier, révèle, à cet égard, une tendance discrète mais certaine. Dans le courant d'une même saison annuelle, la redistribution des populations ne peut s'expliquer uniquement par des déplacements aléatoires mais traduit une réorganisation structurale cohérente de l'écosystème lagunaire.

SITES ET MÉTHODES

Les sites étudiés (Fig. 1) comprennent l'ensemble des étangs palavasiens. Les étangs de première ligne ne sont séparés de la mer que par un mince cordon littoral; d'ouest en est, on rencontre successivement (carte Fig. 1), l'étang de Pierre Blanche (2 stations étudiées), l'étang du Prévost (4 stations), l'étang du Grec; ce dernier, en voie de comblement, a été récemment traversé par une voie à grande circulation et, du point de vue hydrobiologique, ne présente plus qu'un intérêt historique.

Les étangs de seconde ligne en arrière, donc au nord, des précédents, en sont séparés par le canal du Rhône à Sète; d'ouest en est, on rencontre l'étang de Vic (4 stations), l'étang de l'Arnel (2 stations), l'étang de Méjean dit encore de Pérols (3 stations). Enfin à l'extrême est, le vaste étang de l'Or, ou de Mauguio (2 stations), constitue à lui seul une entité distincte; bien qu'entièrement situé au nord du canal, aucun autre étang ne le sépare de la mer avec laquelle il communique directement, bien que modestement, au niveau du grau de Carnon.

Nous nous proposons, dans le présent travail, de comparer la structure des peuplements benthiques en mai et en octobre 1974, de chacune des 17 stations étudiées.

La technique de récolte et de tri des animaux est décrite dans un travail antérieur (GUÉLORGET et MICHEL, 1976). Rappelons que, en accord avec les normes habituelles (CIESM, 1965), nous entendons par macrofaune l'ensemble des animaux retenus dans le refus, après tamisage sur un tamis de vide de maille de 2 mm de côté.

La densité Q_e est un indice d'abondance qui mesure le nombre d'individus rapporté au mètre carré de surface échantillonnée.

La biomasse Q_b mesure également l'abondance au mètre carré, mais exprimée en gramme de poids sec décalcifié, éventuellement, notamment pour les polychètes, après élimination du contenu sablo-vaseux du tube digestif.

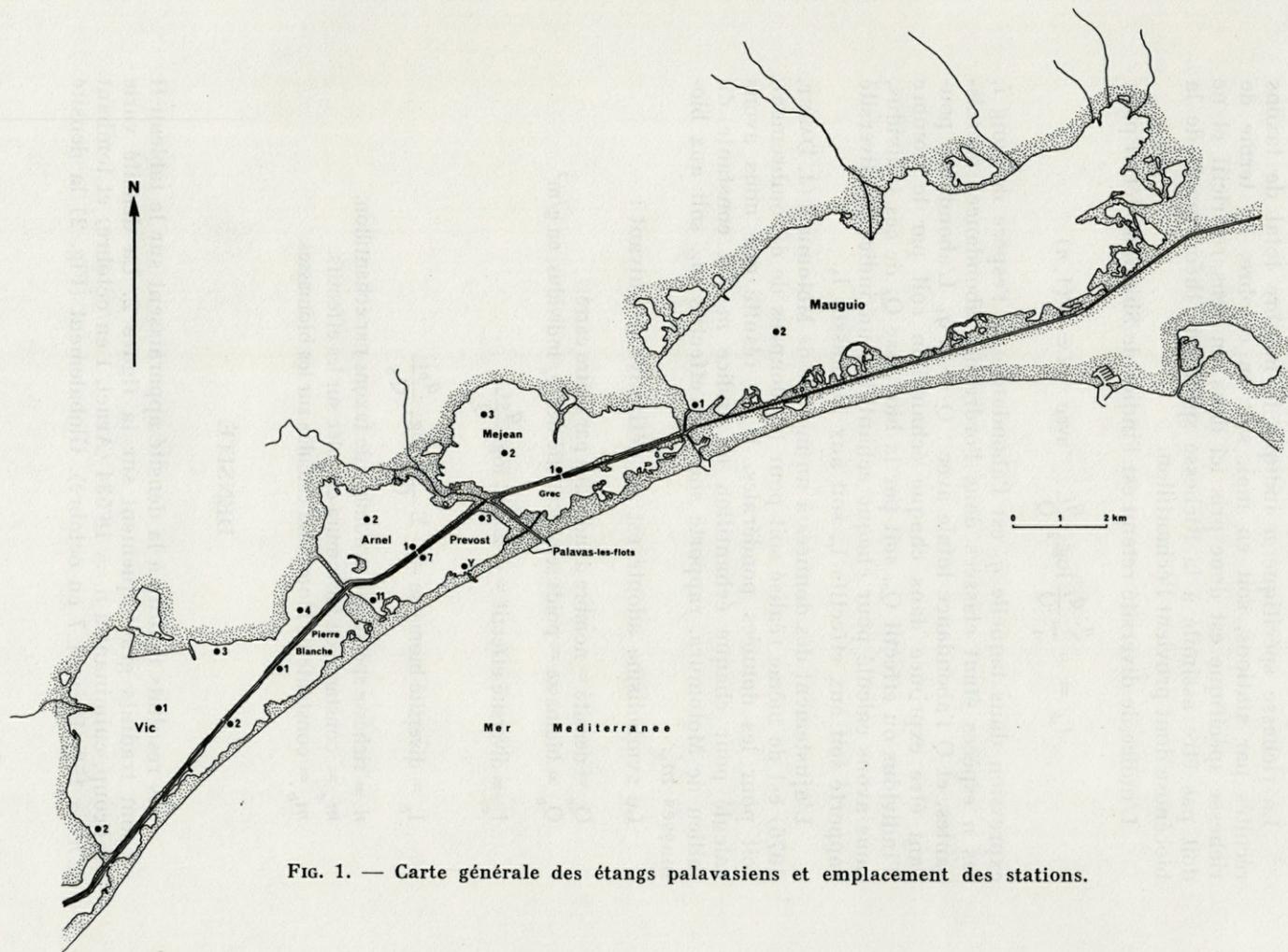


FIG. 1. — Carte générale des étangs palavasiens et emplacement des stations.

La richesse spécifique n indique le nombre total de taxons récoltés par stations, soit en mai, soit en octobre. Le terme de richesse spécifique est donc pris ici dans un sens restrictif et ne doit pas être assimilé à la Richesse spécifique théorique N de la biocénose dont provient l'échantillon.

L'indice de diversité retenu est l'indice de Shannon défini par :

$$I_{sh} = - \sum_1^n \frac{q_i}{Q} \log_2 \frac{q_i}{Q} \quad \text{avec} \quad i \in N(1, n)$$

expression dans laquelle q_i est l'abondance de l'espèce de rang i , les n espèces étant classées dans l'ordre des abondances décroissantes, et Q l'abondance totale avec : $Q = \sum q_i$. L'abondance pouvant être exprimée dans chaque échantillon soit par le nombre d'individus ou effectif Q_e , soit par la biomasse Q_b de ces individus, nous avons calculé pour chaque échantillon un indice de diversité rapporté soit aux effectifs I_e , soit aux biomasses I_b .

L'ajustement des données à un modèle de Motomura (J. DAGET, 1976) est de même réalisé soit pour les données de dénombrement, soit pour les données pondérales. Il en résulte que nous avons calculé pour chaque échantillon un indice m , dit constante du milieu de Motomura, rapporté soit aux effectifs m_e , soit aux biomasses m_b .

Le symbolisme adopté est en définitive le suivant :

Q_e = densité = nombre d'individus par mètre carré.

Q_b = biomasse = poids sec décalcifié des Q_e individus, en g/m²

I_e = diversité effectif = $-\sum \frac{q_{ei}}{Q_e} \log_2 \frac{q_{ei}}{Q_e}$

I_b = diversité biomasse = $-\sum \frac{q_{bi}}{Q_b} \log_2 \frac{q_{bi}}{Q_b}$

n = richesse spécifique = nombre de taxons par échantillon.

m_e = constante de Motomura calculée sur les effectifs.

m_b = constante de Motomura calculée sur les biomasses.

DENSITÉ

Les résultats relatifs à la densité apparaissent sur le tableau II et sont traduits graphiquement sur la figure 2. La densité varie beaucoup, culminant à $n = 18\ 534$ (Arnel, 1 en octobre) et tombant à $n = 150$ (Prévoist 7 en octobre). Globalement (Fig. 2) la densité

TABLEAU I.

Liste des espèces récoltées, avec indication de présence en mai et en octobre, dans les 17 stations étudiées.

ESPECES	ETANGS																																			
	P.B.2		P.B.1		Vic 1		Vic 2		Vic 3		Vic 4		P.Y		P.7		P.3		P.11		AR. 2		AR. 1		MEJ. 3		MEJ. 2		MEJ. 1		MA. 2		MA. 1			
	M	O	M	O	M	O	M	O	M	O	M	O	M	O	M	O	M	O	M	O	M	O	M	O	M	O	M	O	M	O	M	O	M	O		
<u>MOLLUSQUES</u>																																				
<i>Abra ovata</i>	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	
<i>Barnea candida</i>																																				
<i>Cerastoderma edule</i>	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	
<i>Corbula mediterranea</i>																																				
<i>Scrobicularia plana</i>			•	•																																
<i>Solen marginatus</i>																																				
<i>Tellina tenuis</i>																																				
<i>Venerupis aurea</i>																																				
<i>Venerupis decussata</i>																																				
<i>Akera bullata</i>																																				
<u>CRUSTACES</u>																																				
<i>Corophium insidiosum</i>			•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	
<i>Gammarus insensibilis</i>	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•
<i>Melita palmata</i>																																				
<i>Microdeutopus gryllotalpa</i>			•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•
<i>Cyathura carinata</i>																																				
<i>Idothea balthica</i>			•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•
<i>Idothea viridis</i>			•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•
<i>Sphaeroma hookeri</i>			•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•
<i>Upogebia littoralis</i>			•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•
<i>Crangon crangon</i>			•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•
<i>Leander serratus</i>																																				
<i>Carcinus mediterraneus</i>			•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•
<u>POLYCHETES</u>																																				
<i>Aphroditidae</i>																																				
<i>Capitella capitata</i>			•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•
<i>Eteone picta</i>																																				
<i>Glycera convoluta</i>																																				
<i>Heteromastus filiformis</i>																																				
<i>Mercierella enigmatica</i>																																				
<i>Nereis diversicolor</i>																																				
<i>Notomastus sp.</i>																																				
<i>Polydora ciliata</i>																																				
<i>Polydora antennata</i>																																				
<i>Scololepis fuliginosa</i>			•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•
<i>Streblospio shrubsolii</i>																																				
<u>DIVERS</u>																																				
<i>Anémones</i>			•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•
<i>Chironomidae (larves)</i>	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•

est plus élevée en mai qu'en octobre, sauf dans l'Arnel. L'interprétation de cette évolution est aisée; le recrutement intervient en fin d'automne et au début de printemps, d'où les valeurs élevées de la densité en mai; la période estivale s'accompagne de mortalités juvéniles massives, d'où la diminution de la densité en octobre. Le recrutement des juvéniles provient essentiellement des apports planctoniques marins, les apports continentaux étant faibles ou nuls dans les stations étudiées. En ce qui concerne l'Arnel, son évolution particulière, inverse de celle notée partout ailleurs, provient de la difficulté des communications avec la mer, la quasi totalité du recrutement de l'Arnel transitant par le Prévost qui joue un rôle de filtre. Nous verrons que cette interprétation est confirmée par l'étude d'autres indices.

BIOMASSE

Les résultats relatifs à la biomasse apparaissent sur le tableau II et la figure 2. La biomasse varie également beaucoup, de 436 g/m²; (Prévost station Y en mai) à 1 g/m² (Prévost 7 en octobre). Globalement (Fig. 2) la biomasse est tantôt plus élevée

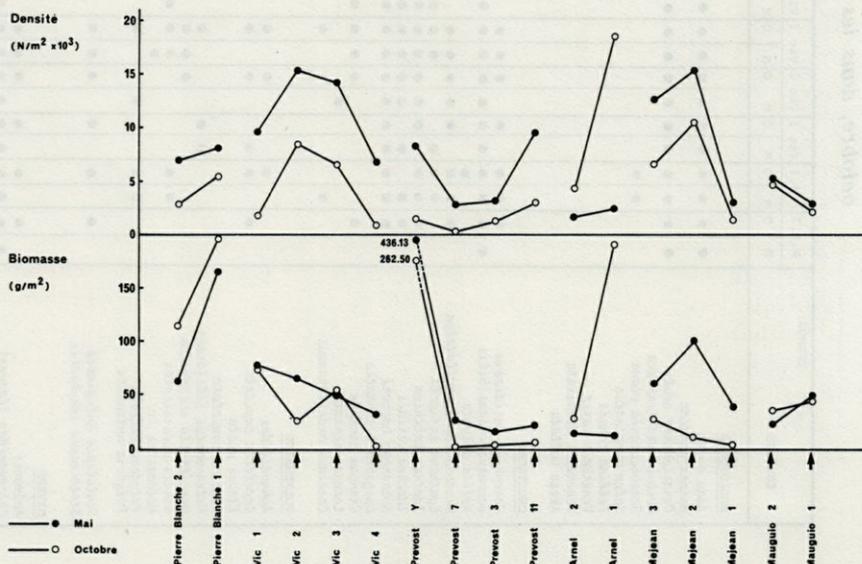


FIG. 2. — Macrofaune benthique des étangs palavasiens; densités et biomasses en mai et octobre (1974).

en mai qu'en octobre (Vic, Prévost, Méjean), tantôt plus élevée en octobre qu'en mai (Pierre Blanche, Arnel). Le Mauguio constitue à cet égard un cas particulier puisque les deux stations se comportent de manière différente, conduisant à un graphique croisé.

La situation la plus courante, c'est-à-dire la diminution, voire l'effondrement, de la biomasse entre mai et octobre (Vic, Prévost, Méjean), traduit que le recrutement initial est bien le fait de nuages planctoniques erratiques, d'origine surtout marine, donnant naissance à des peuplements benthiques éphémères qui subiront une sélection écologique sévère durant la saison estivale.

La situation inverse de l'Arnel est significative à ce point de vue; elle confirme l'effet de filtre joué par le Prévost sur les peuplements de l'Arnel. Le recrutement estival donc tardif, signalé au paragraphe précédent, s'accompagne entre mai et octobre d'une augmentation de la biomasse; il ne s'agit plus en effet d'un recrutement strictement aléatoire de nuages larvaires erratiques mais, au moins dans sa tendance générale, d'une pénétration orientée d'espèces mieux adaptées aux eaux lagunaires dans lesquelles non seulement elles survivent mais encore elles prospèrent. Une situation analogue, bien que plus discrète, se rencontre dans l'étang de Pierre Blanche; bien qu'étang de première ligne, Pierre Blanche n'est pas en communication directe avec la mer; il n'est alimenté que par les apports indirects du canal du Rhône à Sète alors que Vic, étang de seconde ligne, est alimenté directement au niveau des Aresquiers.

RICHESSE SPÉCIFIQUE

Les résultats relatifs à la richesse spécifique apparaissent sur le tableau III et sont traduits graphiquement figure 3. La richesse spécifique est relativement faible, culminant à 20 (Vic 3 en octobre) et tombant jusqu'à 4 (Pierre Blanche 2 en mai). Globalement (Fig. 3) la richesse spécifique est plus élevée en octobre qu'en mai, à l'exception de deux points singuliers où la situation est inversée; le Prévost, stations 7, 3, 11 et le Mauguio, station 2.

La situation la plus courante, c'est-à-dire l'augmentation de la richesse entre mai et octobre, semble contradictoire avec les conclusions que nous avons tirées de l'étude de la densité, à savoir un recrutement planctonique printanier. Cette contradiction n'est qu'apparente. Au recrutement larvaire initial fait suite en effet une redistribution des juvéniles qui s'opère durant la période estivale; déjà cette redistribution apparaissait dans des cas parti-

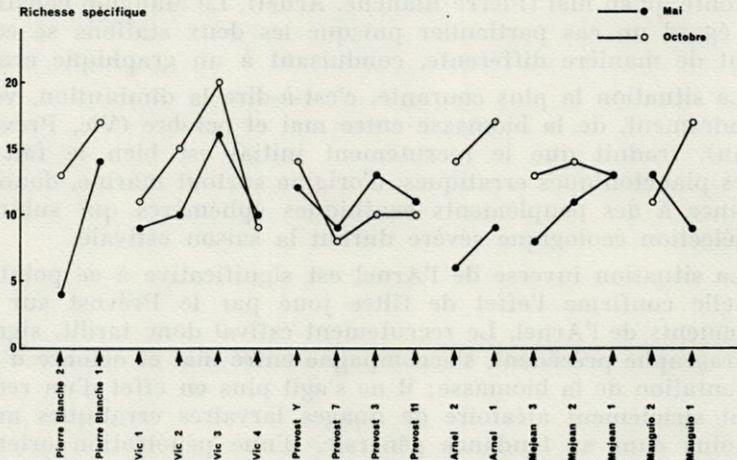


FIG. 3. — Macrofaune benthique des étangs palavasiens; richesse spécifique (nombre d'espèces par station) en mai et en octobre.

culiers avec l'étude de la biomasse. Il s'agit en fait d'un phénomène général. Seule une redistribution des espèces aux stades juvéniles entre stations et même entre étangs durant la période estivale, permet d'interpréter l'augmentation locale de la richesse entre mai et octobre, alors que la densité, indicatrice du recrutement planctonique initial dans l'ensemble de l'éco-système lagunaire, diminue. Il est d'ailleurs significatif que la situation s'exagère, l'augmentation estivale de la richesse étant particulièrement forte (Fig. 3), dans les deux étangs, Pierre Blanche et Arnel, dont les communications avec la mer sont les plus difficiles. Très rares sont les espèces (l'Amphipode *Melita palmata*, le Polychète *Streblospio shrubsolei*...) dont le recrutement larvaire semble postérieur à l'échantillonnage de mai. Encore n'est-il pas exclu qu'elles étaient cependant présentes mais sous la forme de géniteurs très dispersés ou de larves petites, donc difficilement échantillonnées.

L'interprétation des données relatives à la richesse précise et éclaire les conclusions tirées de l'examen des densités et des biomasses. Elle permet de mettre en évidence une redistribution de la faune durant la période estivale, sans autoriser à conclure que cette redistribution est aléatoire ou organisée. Deux situations particulières, le Prévost stations 7, 3, 11 et le Mauguiou station 2,

échappent à cette interprétation. Nous nous bornerons pour l'instant à signaler ces deux cas particuliers, que nous interpréterons après avoir examiné les autres indices démographiques étudiés.

DIVERSITÉ ET ÉQUITABILITÉ

Nous avons précédemment défini la diversité, rapportée ici à l'indice de Shannon et calculée à partir des abondances exprimées en effectifs ou en biomasses. Nous avons en outre étudié l'équitabilité, mesurée par le rapport de la diversité calculée à la diversité maximum selon :

$$\varepsilon = I_{sh}/\log_2 n \quad (\text{J. DAGET, 1976})$$

Les résultats relatifs à la diversité et à l'équitabilité apparaissent sur le tableau IV et sont traduits graphiquement figure 4. Dans l'ensemble, la diversité spécifique de Shannon reste faible, très souvent inférieure à 1, culminant exceptionnellement à 3,08 (Arnel, station 1, octobre). Des valeurs aussi faibles sont à la limite d'une interprétation raisonnable. Dans une note antérieure (AMANIEU *et al.* 1977) nous avons montré que des mesures ponctuelles de la diversité ne permettaient pas des conclusions cohérentes, seule une étude séquentielle sur une longue période faisant ressortir des évolutions interprétables. Il en est bien de même ici, la diversité apparaissant comme un test relativement peu discriminant et peu puissant, en particulier lorsque la richesse spécifique est faible. Dans le cas présent, la diversité et l'équitabilité rapportées aux biomasses ne suggèrent aucune interprétation cohérente. En revanche la diversité et l'équitabilité rapportées aux effectifs montrent globalement un accroissement des valeurs numériques de ces indices entre mai et octobre. Il y a là une indication de tendance intéressante. Une augmentation de la diversité est considérée comme traduisant une progression dans les équilibres démographiques des populations en présence. Il apparaît donc que la redistribution de la macrofaune entre stations et entre étangs, pendant la période de mai à octobre, mise en évidence par l'étude des indices de dénombrement tels que la densité ou la richesse, ne traduit pas seulement un mouvement global anarchique, lié à des déplacements aléatoires, mais s'accompagne au contraire d'une progression ordonnée vers un meilleur équilibre écologique. Au recrutement aléatoire du printemps semble faire suite une période estivale de réorganisation du système, se traduisant par une augmentation de la diversité et de l'équitabilité dans chaque station, alors que la richesse spécifique globale de l'écosystème reste pratiquement inchangée. On retrouve toutefois

un point singulier au niveau de la station 3 du Prévost.

Les faibles valeurs de l'équitabilité, qui ne dépassent que rarement 0,70, pour tomber souvent au-dessous de 0,50 montrent cependant que l'on est loin d'une situation démographique équilibrée, même en octobre. Nous avons donc cherché à vérifier si la tendance à l'organisation envisagée ci-dessus était confirmée par un autre type d'analyse. A cet effet, nous avons ajusté les données de chaque échantillon à un modèle démographique. Plusieurs modèles sont actuellement d'un usage courant. Parmi ceux que nous avons testés (modèle de Mac Arthur, modèle de Moto-

INDICES CORRELATIONS		Tableau II		Tableau III					Tableau IV				Tableau V		Tableau VI			
		Densités n/m ²	Biomasses g/m ²	Mollusques	Crustacés	Polychètes	Divers	Total	Diversité effectifs	Diversité biomasses	Equitabilité Effectifs	Equitabilité Biomasses	Effectifs	Biomasses	m de Motomura effectifs	m de Motomura biomasses		
STATIONS		Indices													Corrélations		Indices	
PIERRE	M	6986	64	2	1	0	1	4	1,11	0,65	0,56	0,33	0,98	0,97	0,15	0,05		
BLANCHE	O	2784	114	2	7	2	2	13	1,96	0,35	0,52	0,09	0,95	0,93	0,69	0,50		
PIERRE	M	8100	166	3	8	2	1	14	1,54	0,31	0,41	0,08	0,95	0,96	0,63	0,47		
BLANCHE	O	5380	196	3	7	5	2	17	3	1,07	0,73	0,27	0,99	0,96	0,70	0,52		
VIC	M	9767	78	2	4	2	1	9	1,10	0,68	0,35	0,23	0,95	0,85	0,36	0,28		
1	O	1770	75	2	5	2	2	11	1,88	0,24	0,54	0,08	0,96	0,92	0,60	0,33		
VIC	M	15252	66	2	6	1	1	10	1,25	0,89	0,37	0,27	0,97	0,99	0,37	0,31		
2	O	8495	25	2	7	4	2	15	2,62	1,62	0,67	0,41	0,99	0,95	0,57	0,54		
VIC	M	14172	51	2	8	4	2	16	2,03	1,76	0,51	0,46	0,97	0,99	0,58	0,44		
3	O	6561	52	2	9	7	2	20	3,06	1,72	0,71	0,41	0,99	0,98	0,73	0,60		
VIC	M	6661	32	2	6	1	1	10	1,35	0,81	0,41	0,24	0,98	0,95	0,48	0,46		
4	O	940	2	1	3	3	2	9	1,78	1,50	0,56	0,47	0,96	0,99	0,55	0,51		
PREVOST	M	8277	436	7	3	2	0	12	1,02	0,75	0,29	0,21	0,97	0,99	0,52	0,34		
Y	O	1399	262	5	3	6	0	14	2,19	1,25	0,57	0,35	0,95	0,98	0,66	0,35		
PREVOST	M	2054	27	3	3	2	1	9	1,39	1,62	0,44	0,51	0,98	0,98	0,45	0,32		
7	O	150	1,2	0	2	5	1	8	1,90	0,58	0,63	0,20	0,93	0,83	0,62	0,51		
PREVOST	M	3252	16	3	5	4	1	13	2,04	2,01	0,55	0,58	0,99	0,99	0,60	0,48		
3	O	1143	1,7	2	2	5	1	10	1,86	1,60	0,56	0,53	0,94	0,99	0,56	0,44		
PREVOST	M	9546	22	2	6	2	1	11	1,79	1,84	0,52	0,55	0,98	0,97	0,48	0,47		
11	O	2929	4	2	2	5	1	10	2,22	1,99	0,67	0,60	0,98	0,97	0,50	0,54		
ARNEL	M	1865	15	2	2	1	1	6	0,29	0,26	0,11	0,10	0,87	0,94	0,35	0,21		
2	O	4237	29	3	6	4	1	14	2,24	2,58	0,59	0,70	0,98	0,95	0,58	0,47		
ARNEL	M	2583	11	3	5	1	0	9	2,45	2,31	0,77	0,73	0,96	0,94	0,50	0,36		
1	O	18534	191	3	9	4	1	17	3,08	1,94	0,75	0,47	0,98	0,99	0,64	0,50		
MEJEAN	M	12607	61	2	3	2	1	8	0,72	1,46	0,24	0,49	0,96	0,98	0,41	0,27		
3	O	6619	28	2	5	5	1	13	0,77	1,53	0,21	0,41	0,93	0,98	0,59	0,46		
MEJEAN	M	15500	101	2	4	3	2	11	1,27	1,40	0,37	0,42	0,96	0,96	0,51	0,37		
2	O	10487	11	1	6	5	2	14	2,59	2,43	0,66	0,62	0,99	0,97	0,54	0,57		
MEJEAN	M	3095	41	3	6	3	1	13	2,71	1,29	0,73	0,35	0,95	0,94	0,65	0,59		
1	O	1335	1,6	2	6	5	0	13	2,62	2,03	0,69	0,53	0,97	0,95	0,65	0,60		
MAUGUIO	M	5215	24	4	6	3	0	13	0,75	1,22	0,20	0,33	0,93	0,99	0,60	0,52		
2	O	4654	36	2	4	4	1	11	1,81	1,65	0,52	0,48	0,99	0,98	0,50	0,33		
MAUGUIO	M	2928	50	3	5	1	0	9	1,47	0,90	0,46	0,29	0,97	0,97	0,53	0,37		
1	O	2074	49	3	9	3	2	17	2,36	0,40	0,58	0,10	0,96	0,87	0,76	0,67		

mura, modèle de Preston, *in* DAGET, 1976; modèle de Mandelbrot, *in* FRONTIER, 1976), le modèle de Motomura s'est révélé celui qui conduisait au meilleur ajustement à nos données de fréquences (effectifs); par extension nous l'avons également appliqué aux données d'abondances pondérales.

MODÈLE DE MOTOMURA

Le modèle de Motomura, ou modèle log. linéaire, a été à l'origine appliqué à des données de fréquences de macrofaune benthique (MOTOMURA, 1932 *in* INAGAKI 1967). Il s'est révélé d'un emploi intéressant pour décrire et interpréter diverses données du même type (bibliographie exhaustive *in* J. DAGET, 1976).

PRINCIPE DU MODÈLE DE MOTOMURA

Considérons un peuplement comprenant n espèces; soit q_i l'abondance de l'espèce de rang i , $i \in N(1, n)$, mesurée par la densité ou fréquence de cette espèce dans une aire échantillon constante, les n espèces étant rangées dans l'ordre des abondances

TABLEAU II

Densités, en nombre d'individus par m² et biomasses, en g par m² (poids sec décalcifié) en mai et en octobre.

TABLEAU III

Richesses spécifiques des Mollusques, des Crustacés, des Polychètes et des divers en mai et en octobre.

TABLEAU IV

Diversités et équitabilités, rapportées à l'indice de Shannon, calculées sur les effectifs (ou densités) et sur les biomasses en mai et en octobre.

TABLEAU V

Valeur absolue du coefficient de corrélation linéaire (r) calculé entre les $\log q_i$ et les rangs i , pour chacun des 34 échantillons étudiés (17 en mai et 17 en octobre).

TABLEAU VI

Valeur de la constante du milieu m de Motomura pour chacun des 34 échantillons étudiés.

q_i décroissantes. La fréquence théorique de l'espèce de rang i , dans le modèle de Motomura, est fonction de l'abondance de l'espèce de rang $(i-1)$ selon :

$$(1) \quad q_i = m q_{(i-1)} \quad \text{qui entraîne} \quad m = q_i/q_{(i-1)}$$

m est une constante indépendante de i définie comme la « constante du milieu de Motomura ».

De la relation (1) on tire : en remontant à q_1 :

$$(2) \quad \log q_i = (i-1) \log m + \log q_1$$

qui montre qu'il y a une relation linéaire entre le logarithme des abondances ($\log q_i$) et le rang i des espèces classées par abondance décroissante.

Si l'ensemble du peuplement est conforme à un modèle de Motomura, les variations aléatoires de l'échantillonnage conduisent cependant à une dispersion des points $(i, \log q_i)$ de part et d'autre de la droite d'équation (2). L'ajustement des données observées de l'échantillon aux données calculées du modèle se fait donc en deux étapes :

1° calcul de la droite de régression $\log q_i$ observés en i , qui donne la pente de la droite dont m est l'antilogarithme.

2° translation de cette droite de telle façon que la somme des données calculées soit égale à la somme des données observées Q .

Cette seconde étape n'est le plus souvent utile que pour vérifier la qualité de l'ajustement du modèle; nous ferons appel ici à une autre méthode moins rigoureuse mais plus simple.

QUALITÉ DE L'AJUSTEMENT

INAGAKI (1967) a proposé en effet de classer les ajustements des données observées à un modèle de Motomura en : mauvais, approximatifs, assez rigoureux ou rigoureux, suivant la valeur absolue du coefficient de corrélation linéaire r , calculé entre les $\log q_i$ et i . J. DAGET (1976) a montré de manière très pertinente les insuffisances de cette méthode qui, sans permettre de conclusion associée à un risque probabiliste, donne cependant en pratique des informations intéressantes. Sa simplicité justifie l'usage courant qui en est fait; le coefficient r est en effet facilement calculé en même temps que les paramètres de la droite de régression (tous les calculs présentés ici ont été faits sur une simple

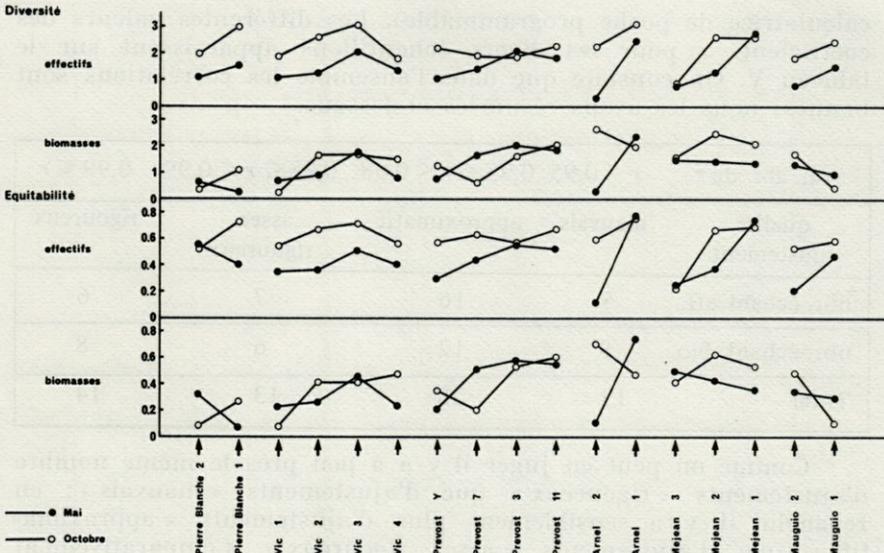


FIG. 4. — Macrofaune benthique des étangs palavasiens; diversités et équivalités (rapportées à l'indice de Shannon) en mai et en octobre.

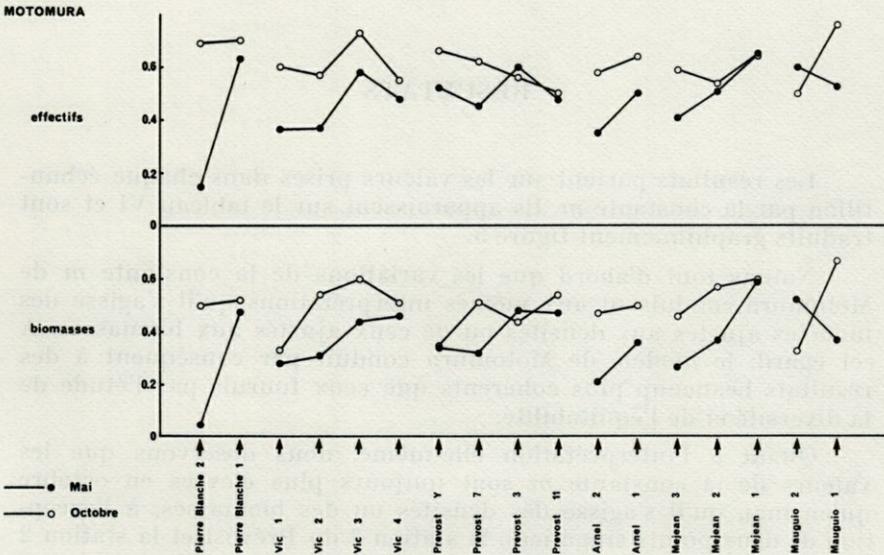


FIG. 5. — Macrofaune benthique des étangs palavasiens. Valeurs numériques de la constante de milieu de Motomura rapportée aux effectifs et aux biomasses en mai et en octobre.

calculatrice de poche programmable). Les différentes valeurs des coefficients r pour les divers échantillons apparaissent sur le tableau V. On constate que dans l'ensemble les corrélations sont bonnes; nous les avons résumées ci-dessous.

val. abs. de r	$r < 0,95$	$0,95 \leq r < 0,98$	$0,98 \leq r < 0,99$	$0,99 \leq r$
qualité ajustement	mauvais	approximatif	assez rigoureux	rigoureux
nbr. échant. eff.	5	16	7	6
nbr. échant. bio.	8	12	6	8
Total	13	28	13	14

Comme on peut en juger il y a à peu près le même nombre d'ajustements « rigoureux » que d'ajustements « mauvais »; en revanche il y a sensiblement plus d'ajustements « approximatifs » que d'ajustements « assez rigoureux ». Comparativement aux résultats obtenus par d'autres auteurs, lorsqu'ils précisent ce point, nos résultats autorisent à utiliser le modèle de Motomura pour interpréter nos données.

RÉSULTATS

Les résultats portent sur les valeurs prises dans chaque échantillon par la constante m . Ils apparaissent sur le tableau VI et sont traduits graphiquement figure 5.

Notons tout d'abord que les variations de la constante m de Motomura conduisent aux mêmes interprétations qu'il s'agisse des modèles ajustés aux densités ou de ceux ajustés aux biomasses. A cet égard, le modèle de Motomura conduit par conséquent à des résultats beaucoup plus cohérents que ceux fournis par l'étude de la diversité et de l'équitabilité.

Quant à l'interprétation elle-même, nous observons que les valeurs de la constante m sont toujours plus élevées en octobre qu'en mai, qu'il s'agisse des densités ou des biomasses, à l'exception de deux points singuliers, la station 3 du Prévost et la station 2 de Mauguio. L'augmentation de la constante de Motomura est interprétée comme traduisant une progression vers un meilleur équilibre démographique des peuplements en place. Si nous prenons

l'exemple des densités de la station 2 de Pierre Blanche en mai, $m = 0,15$ c'est-à-dire qu'à cette époque les effectifs de l'espèce de rang i sont en moyenne 7 fois plus faibles que ceux de l'espèce de rang $(i - 1)$ qui la précède immédiatement dans l'ordre des densités décroissantes; les affrontements sont rudes, les espèces les plus abondantes écrasent en quelque sorte les moins abondantes. Mais en octobre, la constante $m = 0,69$, c'est-à-dire que les effectifs de l'espèce de rang i ne sont plus en moyenne que 1,5 fois plus faibles que ceux de l'espèce de rang $(i - 1)$. D'une saison à l'autre, la progression vers l'équilibre est donc considérable. La structure démographique en octobre ne reflète plus les aléas du recrutement mais davantage les effets d'une compétition dans laquelle interviennent la valence écophysiological des espèces et la sélectivité écologique du milieu.

En définitive, la progression cohérente et homogène de la constante m de Motomura entre mai et octobre dans 15 stations sur 17, montre clairement que la redistribution des espèces entre stations et entre étangs, s'accompagne d'une progression orientée vers un meilleur équilibre démographique, donc écologique.

Nous n'avons pas encore tenu compte, pour cette interprétation, des deux points singuliers, Prévost 3 et Mauguio 2, qui présentent une évolution exactement opposée à celle notée pour les 15 autres stations. Or il ne s'agit pas là d'une exception qui échapperait à toute interprétation. En effet, durant l'été 1974, seuls les étangs du Prévost et du Mauguio ont été le siège de crises dystrophiques sévères ou « malaïgues ». Dans le Mauguio la malaïgue a largement recouvert la station 2, sans atteindre la station 1 mieux vivifiée par la proximité du grau. Dans le Prévost, la malaïgue a pris naissance au voisinage de la station 3, qui a été la plus sévèrement touchée, et s'est étendue à divers secteurs de l'étang, en épargnant toutefois les stations 7 et Y et en effleurant modestement la station 11 (AMANIEU *et al.* 1975). Il y a donc superposition rigoureuse entre les localisations des malaïgues et les anomalies notées dans l'évolution de la constante m . Les valeurs anormalement faibles de m notées dans les stations Prévost 3 et Mauguio 2 en octobre, soit plusieurs mois après les malaïgues, montrent en outre que ces crises dystrophiques ont un effet non seulement immédiat, se traduisant par des mortalités massives, mais encore un effet différé résultant de la désorganisation persistantes des peuplements en place.

La lecture des graphiques précédents est éclairée par cette interprétation. En particulier le graphique figure 3 montre une richesse spécifique sensiblement plus élevée en mai qu'en octobre pour Mauguio 2 et Prévost 3 très atteints par la malaïgue, faiblement plus élevée pour Prévost 7 et 11, à peine touchés. En ce

qui concerne la diversité, nous avons déjà signalé que c'est précisément l'examen des graphiques obtenus avec cet indice qui nous avait conduits à l'interprétation confirmée par l'étude de l'évolution de la constante du milieu de Motomura.

CONCLUSION

L'étude conjointe de la densité, de la biomasse, de la richesse spécifique, de la diversité et de la constante m de Motomura dans 17 stations des étangs littoraux palavasiens, permet une interprétation cohérente de l'évolution des peuplements de la macrofaune benthique entre mai et octobre, soit durant la saison estivale postérieure au recrutement larvaire.

La densité, la biomasse et la richesse montrent que le recrutement printanier, anarchique, est suivi durant la période estivale d'une redistribution des espèces entre stations et entre étangs, sans qu'il soit possible de décider si cette redistribution est liée à des déplacements aléatoires ou ordonnés.

La diversité et l'équitabilité suggèrent qu'il y a redistribution ordonnée, sous la pression des contraintes et des compétitions écologiques, s'accompagnant d'une augmentation de la valeur de ces indices dans chaque station entre les deux dates d'échantillonnage.

L'ajustement des données observées à un modèle de Motomura confirme et précise cette interprétation. Dans 15 stations sur 17, la constante m de Motomura augmente entre mai et octobre, traduisant une progression des peuplements vers un équilibre démographique moins rude. Après le recrutement printanier initial, d'origine méroplanctonique, qui donne naissance à des peuplements éphémères et distribués de manière aléatoire, la période estivale correspond à une phase de réorganisation de l'écosystème, progressant à la faveur des mortalités juvéniles, des déplacements et des redistributions internes, entre stations et entre étangs, des populations en place.

Dans deux stations la situation s'inverse, la constante m diminuant entre mai et octobre. Ces deux stations sont les deux seules gravement atteintes par les crises dystrophiques estivales ou malaïgues. La diminution de la constante m dans ces cas traduit que ces crises, outre les mortalités massives dont elles s'accompagnent, provoquent une perturbation à la suite de laquelle les peuplements sont désorganisés de manière profonde et persistante.

RÉSUMÉ

Des échantillons de la macrofaune benthique ont été récoltés en mai et en octobre 1974 dans 17 stations des étangs saumâtres palavasiens (au sud de Montpellier, France). Les auteurs étudient sur chaque échantillon les valeurs numériques prises par divers indices démographiques, notamment la densité, la biomasse, la richesse spécifique, la diversité, l'équitabilité et la constante m de Motomura. Les premiers de ces indices montrent que, durant la saison estivale, il y a redistribution entre stations et entre étangs des éléments faunistiques recrutés au début du printemps. La diversité et la constante de Motomura montrent en outre que cette redistribution n'est pas aléatoire mais ordonnée et s'accompagne, dans 15 stations sur 17, d'une progression vers un meilleur équilibre démographique. Au contraire, dans 2 stations qui ont été atteintes par des crises dystrophiques ou « malaïgues », diversité et constante de Motomura diminuent de mai à octobre, montrant que ces crises perturbent de manière profonde et persistante les sites qu'elles frappent. L'ajustement des données démographiques observées à un modèle de Motomura se révèle ainsi, dans cet exemple, un test très sensible de l'évolution écologique des étangs saumâtres durant un cycle relativement bref.

BIBLIOGRAPHIE

- AMANIEU, M., B., BALEUX, O. GUELORGET, & P. MICHEL, 1975. Etude biologique et hydrologique d'une crise dystrophique (malaïgue), dans l'étang du Prévost à Palavas (Hérault). *Vie Milieu*, 25 (2 B) : 175-204.
- AMANIEU, M., O. GUELORGET, & P. MICHEL, 1977. Richesse et Diversité de la macrofaune benthique d'une lagune méditerranéenne. *Vie Milieu*, 27 (1B) : 85-109.
- Anonyme, 1965. Méthodes quantitatives d'étude du benthos et échelle dimensionnelle des benthontes. *Colloque Comité Benthos C.I.E.S.M., Marseille 1963, publ. h. s.* 66 p.
- DAGET, J., 1976. Les modèles mathématiques en écologie. *Masson éd.*, 172 p.
- FRONTIER, S., 1976. Utilisation des diagrammes rang-fréquence dans l'analyse des écosystèmes. *J. Rech. Océanogr.*, 1 (3) : 35-48.
- GUELORGET, O. & P. MICHEL, 1976. Recherches écologiques sur une lagune saumâtre méditerranéenne, l'étang du Prévost à Palavas (Hérault). *Thèse 3^e cycle U.S.T.L. Montpellier*, 217 p.
- INAGAKI, H., 1967. Mise au point de la loi de Motomura et essai d'une écologie évolutive. *Vie Milieu*, 18 (1 B) : 153-166.

Reçu le 3 avril 1978.