

N° d'ordre 44-2000

Année 2000

THESE

présentée devant
l'UNIVERSITE CLAUDE BERNARD-LYON I
pour l'obtention du **DIPLÔME DE DOCTORAT**
(arrêté du 30 mars 1992)

par

Laurence Blanc

**Données spatio-temporelles en écologie et analyses
multitableaux : examen d'une relation**

Soutenue le 3 mars 2000

Jury :

C. Amoros	
D. Chessel	(Directeur)
F. Laloë	(Rapporteur)
G. Lasserre	(Rapporteur)
J.M. Legay	(Président)
E. Vigneux	

Résumé

En écologie, l'étude d'un écosystème à travers la faune, la flore, le milieu et leurs interactions, dans ses dimensions espace-temps, conduit à l'obtention d'un ensemble complexe de données tri-dimensionnelles (variables x temps x espace) qui s'organisent naturellement sous la forme de plusieurs tableaux. En statistique, des méthodes dites multitableaux ont été spécifiquement créées pour analyser simultanément plusieurs tableaux de données. Or, bien que ces méthodes semblent parfaitement adaptées aux traitements des données intégrant des facteurs chronologiques ou spatiaux, leur usage en écologie est encore peu répandu.

En s'inscrivant à l'interface de la statistique et de l'écologie, ce mémoire a pour objectif d'étudier dans quelle mesure les méthodes d'analyse multitableaux permettent de répondre effectivement aux questions posées par les écologues dans le cadre des études spatio-temporelles des écosystèmes aquatiques

Notre travail, fondé sur une synthèse bibliographique et sur notre propre expérience acquise en traitant différents types de données, a montré que ces méthodes sont tout à fait adaptées aux questions posées. En particulier, elles permettent d'aborder dans un cadre rigoureux les problèmes d'identification de structures spatiales ou temporelles et l'étude de la permanence de ces structures dans le temps ou dans l'espace. De même, la possibilité d'analyser simultanément K couples de tableaux laisse envisager l'étude de la permanence spatiale ou temporelle des relations espèces-milieu. Par ailleurs, ce travail a montré l'apport dans de nombreux cas des méthodes multitableaux par comparaison avec d'autres stratégies ou méthodes d'analyses de données plus couramment utilisées.

En revanche, il s'est également révélé que dans des situations où aucune variabilité spatiale ou temporelle ne peut être mise en évidence, l'utilisation d'analyses plus simples à un seul tableau peut être suffisante, si bien que celle des analyses multitableaux n'est pas forcément justifiée. Au contraire, dans d'autres cas où une forte variabilité apparaît entre les structures des différents tableaux, la question de la signification des résultats fournis doit être posée et peut parfois rendre délicate l'interprétation.

Finalement, l'intérêt des méthodes multitableaux est fortement lié à l'objectif de l'étude et au degré de précision désiré par l'écologue lors de l'exploitation des résultats. Ainsi, l'une des principales difficultés réside dans la nécessité absolue de formuler précisément l'objectif lors de la mise en oeuvre de ces méthodes. A la diversité des questions posées correspond en effet une diversité de façons de considérer le jeu de données (variables x temps x espace), et par conséquent le choix du point de vue constitue un élément décisif pour l'analyse. Cela étant, et malgré la complexité des fondements théoriques sous-jacents, nous pensons que la capacité de ces méthodes à répondre si précisément à autant de questions diverses concernant la permanence des structures fait qu'une diffusion plus large en écologie est fortement souhaitable.

Abstract

In ecology, ecosystems are often described by their faunistic and floristic communities, the environmental conditions and the interactions between the different components. When studied in a spatial and a temporal scale, it leads to complex tri-dimensional data sets. These data can be organized in tables. In statistics, multitable methods have been created specifically to analyze several data tables simultaneously. Whereas these methods seem well adapted to the treatment of spatio-temporal data, their use is still not so developed in ecology.

Situated at the interface between statistics and ecology, this work addresses the problem of the relevance of multitable methods to ecological questions in the frame of spatio-temporal studies of aquatic ecosystems.

A bibliographic review and the results of several examples of data analyses showed these methods are quite fitted to the question asked. They particularly constitute a good frame for dealing with characterization of spatial and temporal structures in space and time. Moreover, the possible link of K pairs of tables could be an innovative and interesting way of considering spatial and temporal permanence of species-habitat relationships. In several cases, our work showed advantages of multitable methods comparing with other basic multivariate methods that are often used.

However, we also pointed out that when no spatial or temporal variability occurs, the use of more simple methods seems better, and thus multitable strategies are not always suitable. Conversely, when high variability between tables is identified, the significance of the results becomes questionable and makes the interpretation difficult.

As a conclusion, the advantage of multitable methods depends on the aim of the study and the precision required by ecologist for the results. Then, the main difficulty of these methods is clearly define the goals and objectives. The diversity of questions leads to a multiple ways in considering the data sets (variable \times space \times time), and consequently the choice of the approach is a crucial point. That is, and despite the complexity of statistical basis of these multitable methods, we think that their capacity to answer precisely to a multitude of questions about permanence of structure justify their diffusion in ecology.

Table des matières

INTRODUCTION	1
<u>PARTIE I - LES TERMES DE LA RELATION</u>	7
Chapitre 1. Analyse bibliographique : la diversité des objectifs écologiques	9
1.1. Introduction : approche spatio-temporelle de l'étude des écosystèmes	9
1.1.1. Approche systémique.....	9
1.1.2. Structure et fonctionnement.....	11
1.1.3. Analyse spatio-temporelle : variabilité et stabilité.....	12
1.2. Etude de la structure ou de l'organisation de l'écosystème.....	15
1.2.1. Formulation des objectifs.....	15
1.2.2. Plans d'échantillonnage effectués.....	18
1.2.3. Méthodes d'analyses utilisées.....	21
1.3. Etude du fonctionnement de l'écosystème	30
1.3.1. Etude de la relation entre différents groupes d'un même descripteur ou entre différents descripteurs biocénotiques.....	31
1.3.2. Etude des relations entre des descripteurs des deux ensembles de paramètres biotiques et abiotiques : relation biocénose/biotope.....	35
1.4. Conclusion.....	47
Chapitre 2. Présentation des méthodes multitableaux	51
2.1. Rappel sur les méthodes d'ordination sous-contraintes	51
2.1.1. Notations utilisées - Généralités sur les méthodes d'ordination.....	51
2.1.2. Analyses inter- et intra-classes.....	53
2.1.3. Les analyses sur variables instrumentales (ACPVI et AFCVI).....	55
2.1.4. Analyse Canonique et Analyse de Co-Inertie.....	56
2.2. Les méthodes multitableaux de la famille STATIS.....	58
2.2.1. Généralités.....	58
2.2.2. Analyse triadique partielle (ATP) et AFC de Foucart.....	58
2.2.3. La méthode STATIS.....	62
2.2.4. La méthode STATIS-AFC.....	65
2.3. Autres méthodes d'analyses multitableaux.....	66
2.3.1. L'Analyse de Co-Inertie Multiple (ACOM).....	66
2.3.2. L'Analyse Canonique Généralisée (ACG).....	70
2.3.3. L'Analyse Factorielle Multiple (AFMULT).....	70
2.4. Méthodes d'analyses multitableaux et couplage.....	71
2.4.1. la méthode STATICO.....	71
2.4.2. L'analyse de concordance.....	74
2.5. Conclusion.....	75

PARTIE II - APPROCHE EXPERIMENTALE 77

Chapitre 3. Stabilité temporelle des structures spatiales des peuplements piscicoles des régions Languedoc-Roussillon et Provence-Alpes-Côte d'Azur..... 79

3.1. Présentation générale	79
3.1.1. Problématique et objectifs.....	79
3.1.2. Présentation des données.....	80
3.1.3. Méthodes d'analyse.....	82
3.2. ACP séparées des 4 tableaux faunistiques	83
3.3. Analyse triadique partielle des 4 tableaux faunistiques	84
3.3.1. Recherche et analyse du compromis.....	84
3.3.2. Analyse du compromis	86
3.3.3. Analyse de l'évolution temporelle autour de la structure du compromis.....	90
3.4. AFC de Foucart sur les quatre tableaux faunistiques	94
3.5. Conclusion.....	97

Chapitre 4. Stabilité spatiale de la structure temporelle et instabilité des espèces de macrophytes en végétation aquatique..... 101

4.1. Présentation générale	101
4.1.1. Contexte de l'étude.....	101
4.1.2. Présentation des données.....	102
4.1.3. Objectifs.....	104
4.1.4. Méthode d'analyse.....	104
4.2. Analyses séparées de chacune des lônes	105
4.2.1. Analyse de la lône du Mortier.....	105
4.2.2. Analyse de la lône de Rossillon.....	115
4.3. Discussion : comparaison de l'évolution temporelle dans les deux lônes en liaison avec les manipulations effectuées.....	125
4.3.1. Comparaison des structures temporelles moyennes.....	125
4.3.2. Variabilité spatiale des structures temporelles moyennes.....	126
4.3.3. Interprétation écologique des structures temporelles.....	126
4.4. Conclusion.....	128

Chapitre 5. Instabilité spatiale de la structure temporelle des rendements d'une pêcherie démersale au Vanuatu (Océanie)..... 131

5.1. Présentation générale	131
5.1.1. Contexte de l'étude.....	131
5.1.2. Objectifs.....	131
5.1.3. Présentation des données traitées dans le cadre de la présente étude.....	133
5.1.4. Méthodes d'analyse.....	134
5.2. Etude de la structure temporelle de la pêcherie à l'échelle de l'archipel....	134
5.2.1. ACP du tableau global.....	134
5.2.2. Recherche d'une structure temporelle des CPUE commune à l'ensemble de l'archipel.....	139
5.3. Etude de la structure temporelle de la pêcherie à l'échelle de l'île de Santo	145
5.3.1. Analyses séparées de chaque tableau-zone.....	145
5.3.2. Recherche d'une structure temporelle des CPUE commune aux différentes zones de l'île de Santo.....	148

5.4. Conclusion.....	153
Chapitre 6. Dynamique spatio-temporelle des peuplements de poissons de l'estuaire hyperhalin du Sine-Saloum (Sénégal) : relations avec les variables de milieu.....	155
6.1. Présentation générale	155
6.1.1. Contexte de l'étude.....	155
6.1.2. Objectifs.....	156
6.1.3. Présentation de l'estuaire du Sine-Saloum et des données traitées dans le cadre de la présente étude.....	156
6.1.4. Présentation méthodologique.....	158
6.2. Analyses séparées de chaque groupe de variables.....	161
6.2.1. Dynamique spatio-temporelle des variables environnementales.....	161
6.2.2. Dynamique spatio-temporelle du peuplement.....	171
6.3. Couplage de la faune avec le milieu.....	177
6.3.1. Analyse de co-inertie des deux tableaux : faune et milieu.....	177
6.3.2. Etudes des co-structures spatiale et temporelle par des analyses de co-inertie inter-stations et inter- dates.....	181
6.4. Discussion et conclusion.....	182
6.4.1. Variabilité spatio-temporelle de l'environnement et des peuplements de poissons.....	182
6.4.2. Variabilité spatio-temporelle de la relation entre les peuplements de poissons et les variables environnementales.....	183
6.4.3. Conclusion.....	185
Chapitre 7. Stabilité temporelle de la structure spatiale de l'ichtyofaune des herbiers du Grand-Cul de Sac Marin (Guadeloupe) et instabilité spatio-temporelle des variables environnementales	187
7.1. Présentation générale	187
7.1.1. Contexte de l'étude.....	187
7.1.2. Objectifs.....	187
7.1.3. Présentation des données traitées dans le cadre de la présente étude.....	188
7.1.4. Méthodes d'analyse.....	188
7.2. Analyses séparées de chaque groupe de variables.....	190
7.2.1. Etude du milieu.....	190
7.2.2. Etude des peuplements de poissons.....	198
7.3. Etude de la relation Faune-Milieu	202
7.4. Discussion-Conclusion.....	204
<u>PARTIE III - DISCUSSION</u>	<u>207</u>
Chapitre 8. Adéquation des méthodes multitableaux aux problèmes d'identification de structures spatio-temporelles	209
8.1. Stabilité temporelle des structures spatiales.....	209
8.2. Stabilité spatiale des structures temporelles.....	212
8.3. De l'identification de structures vers l'étude du fonctionnement	215
8.3.1. Dynamique spatio-temporelle.....	215
8.3.2. Interactions espèces-milieu.....	216

Chapitre 9. Intérêts et limites des méthodes multitableaux en écologie . 219

9.1. Apport des méthodes d'analyse simultanée de K tableaux par rapport aux autres stratégies d'analyses.....219

 9.1.1. Par rapport aux analyses séparées et mélangées.....219

 9.1.2. Par rapport aux analyses inter et intra-classes.....220

9.2. Comparaison des méthodes d'analyses multitableaux utilisées.....224

 9.2.1. Généralités.....224

 9.2.2. Recherche de la structure commune et représentation des tableaux.....224

 9.2.3. Analyse des résultats.....226

 9.2.4. Conclusion.....227

9.3. Analyses simultanées de K couples de tableaux par la méthode STATICO.....229

Chapitre 10 : Interactions "données-méthodes" en analyse des données écologiques..... 233

10.1. Nécessité d'une formulation précise de l'objectif.....233

10.2. Examen des données.....235

10.3. Importance des échanges interdisciplinaires.....238

CONCLUSION ET PERSPECTIVES 241

BIBLIOGRAPHIE 245

ANNEXES

Introduction

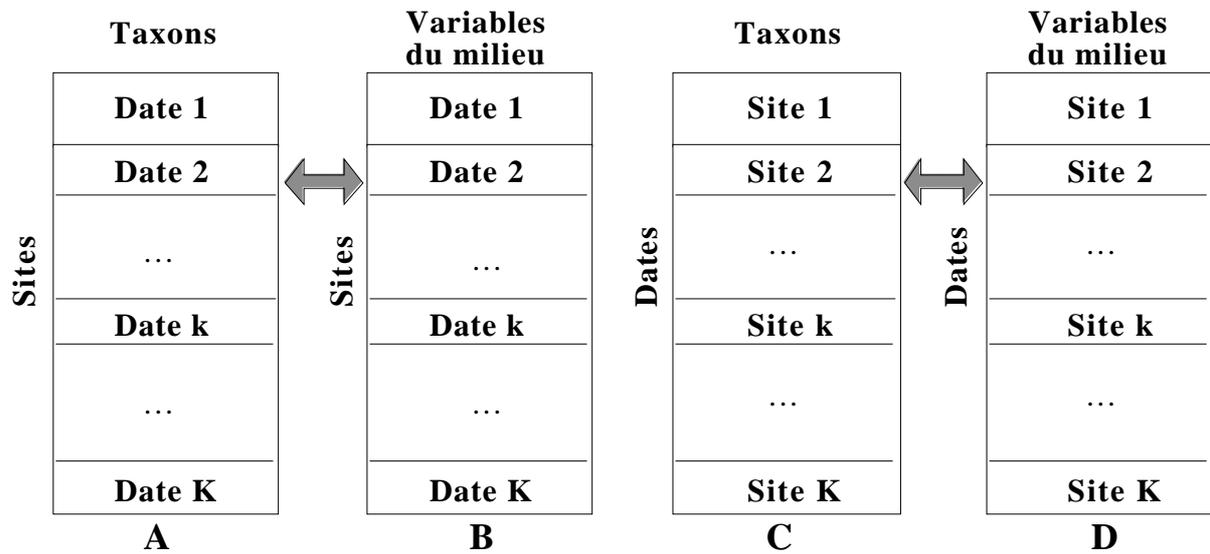
L'écologie a été définie pour la première fois en 1869 par Haeckel comme l'étude des interactions entre les organismes vivants et leur environnement, puis plus tard par Krebs (1972) comme l'étude des interactions qui déterminent la distribution et l'abondance des organismes. Les *écosystèmes* sont les systèmes écologiques qui constituent les sièges de ces interactions. L'écologie peut donc être encore définie comme l'étude des écosystèmes (Barbault, 1997).

Frontier et Pichod-Viale (1998) soulignent le caractère "fondamentalement structurés dans l'espace-temps" des écosystèmes. D'après ces mêmes auteurs, "une des questions fondamentales de l'analyse actuelle des écosystèmes est précisément leur stratégie d'occupation de l'espace-temps, et ce, à toutes les échelles d'observation". Barbault (1992a) rajoute que "la variabilité est un des traits majeurs des objets de recherche auxquels est confronté l'écologiste, au point que l'on peut situer là le principal défi qui lui est posé : l'écologiste doit en effet, simultanément dégager des règles générales quant à la structure et au fonctionnement des systèmes écologiques tout en rendant compte de la variabilité qui affecte populations, peuplements et écosystèmes". Ainsi, "toute stratégie de recherche qui consisterait à gommer cette variabilité ou à la rejeter comme un bruit de fond dépourvu de signification ne peut conduire qu'à l'échec" (Den Boer, 1968 in Barbault, 1997).

Ces quelques définitions et considérations issues d'ouvrages récents d'écologie générale révèlent déjà la complexité et la diversité des sujets de recherche menées par les écologues. Face à cette complexité, la demande méthodologique des écologues vis-à-vis des statisticiens est devenue de plus en plus forte et le développement des échanges interdisciplinaires, favorisant la diffusion et l'utilisation de diverses méthodes statistiques, s'avère d'autant plus nécessaire. Parmi les différentes approches méthodologiques possibles, l'analyse des données, ou statistique exploratoire multidimensionnelle, est sans doute celle la plus fréquemment adoptée en écologie. Cette approche consiste à rechercher des structures cachées des données dans un contexte multidimensionnel (Lebart *et al.*, 1995). Outre diverses caractéristiques utiles attribuables aux méthodes factorielles, tel que par exemple leur potentiel de simplification d'un grand jeu de données avec une faible perte d'information, c'est également dans "l'enjeu d'accepter l'étude d'objets complexes et de rendre disponibles des méthodes permettant cette étude" (Legay, 1993) que l'on peut voir l'une des bases du succès des méthodes de l'analyse des données en écologie.

En effet, l'étude de tout écosystème à travers les interactions "Faune/Milieu" ou "Flore/Milieu" dans ses dimensions espace-temps conduit forcément à l'obtention d'un ensemble complexe de données qui sont par nature multivariées. Ainsi, l'écosystème étudié fait fréquemment l'objet d'un échantillonnage spatial de plusieurs sites (ou relevés), de façon

répétée dans le temps, et qui aboutit à l'obtention de données tri-dimensionnelles : (1) le site ou le relevé, (2) le (ou les) descripteur(s), c'est-à-dire la (ou les) variable(s) mesurée(s) (biotique(s) ou abiotique(s)), et (3) la date d'échantillonnage. Ces replications spatiales ou temporelles conduisent naturellement à la formation de plusieurs tableaux de données. Le schéma ci-dessous montre les façons les plus courantes d'organiser les données tri-dimensionnelles récoltée dans le cadre d'études spatio-temporelles en écologie :



Pour explorer la structure de ces données, un ensemble de méthodes factorielles s'offrent à l'écologie. Par des analyses multivariées simples à un tableau (Analyse en Composantes principales, ACP ; Analyse Factorielle des Correspondances, AFC), on peut définir pour chaque date des structures spatiales des peuplements (A) ou des variables étudiées (B), ou bien pour chaque site des structures temporelles des peuplements (C) ou des variables étudiées (D). Ces situations amènent l'écologie à se poser alors différentes questions : Peut-on identifier une structure spatiale commune à toutes les dates ? Est-elle stable ? Existe-t-il des composantes temporelles de la structure spatiale ? Peut-on identifier une trajectoire temporelle commune à tous les sites ? Est-elle homogène dans l'espace ? Existe-t-il des composantes spatiales de l'évolution temporelle ? Si on dispose à la fois des données sur les taxons et sur les variables, peut-on définir une co-structure spatiale espèce-milieu moyenne (A et B) et étudier la stabilité temporelle de cette relation ? Ou bien peut-on définir une co-structure temporelle espèce-milieu moyenne (C et D) et étudier la stabilité spatiale de cette relation ? Pour décomposer et analyser ainsi les aspects spatiaux et temporels, d'autres stratégies d'analyse que l'analyse simple d'un tableau ont été développées, notamment en hydrobiologie (Analyses inter- et intra-classes, Dolédec et Chessel, 1987, 1989 ; Analyses de co-inertie inter- et intra-classes, Franquet et Chessel, 1994 ; Franquet *et al.*, 1995).

En statistique, et plus précisément en statistique exploratoire multidimensionnelle, des méthodes dites **multitables**, ou **K-tableaux**, ont été spécifiquement créées pour analyser simultanément plusieurs tableaux de données. Parmi celles-ci, on peut citer l'Analyse Canonique Généralisée (Kettering, 1971 ; Carrol, 1968), STATIS (Structuration des Tableaux A Trois Indices de la Statistique, Lavit *et al.*, 1994), l'analyse factorielle multiple (AFMULT, Escofier et Pages, 1994), ou encore l'analyse de co-inertie multiple (ACOM, Chessel et Hanafi, 1996). Bien que certaines de ces méthodes soient connues depuis relativement longtemps, leur usage en écologie est encore peu répandue. Cependant, comme le soulignent Coppi et Di Ciaccio (1994), les analyses multitables connaissent depuis quelques années un intérêt croissant. Cet intérêt provient aussi bien des statisticiens pour les développements théoriques auxquels donnent lieu ces méthodes, que des écologues, pour la bonne adaptation de ces méthodes aux traitements des données tri-dimensionnelles récoltées dans le cadre d'études intégrant des facteurs chronologiques ou spatiaux. Néanmoins, le lien délicat entre la diversité des questions écologiques posées et la multiplicité des méthodes statistiques offerte à l'écologue pour répondre à ses questions est encore trop insuffisamment réalisé.

Dans le cadre des échanges interdisciplinaires, un certain nombre de travaux, effectués par des biologistes, des biométriciens ou des statisticiens, porte une attention particulière à l'application ou au développement de méthodes statistiques en écologie (Auda, 1983 ; Pialot, 1985 ; Thioulouse, 1985 ; Mercier, 1991 ; Chessel, 1992 ; Beffy, 1993 ; Lascaux, 1996 ; Torre, 1996 ; Gaertner, 1997 ; Hanafi, 1997 ; Dolédec, 1999 ; Gimaret-Carpentier, 1999). A la suite de ces travaux, nous souhaitons inscrire ce travail à *l'interface de la statistique et de l'écologie*. En nous focalisant sur les problématiques spatio-temporelles, nous nous limiterons cependant au domaine particulier de l'écologie aquatique que nous essaierons en revanche de couvrir le plus largement possible en nous intéressant à différentes composantes de la biocénose (poissons, végétaux, invertébrés) dans des écosystèmes variés (rivière, fleuve, estuaire, lagune, mangrove, récif).

L'objectif est de confronter l'adéquation entre les questions posées par les écologues dans le cadre de problématiques spatio-temporelles et les méthodes d'analyse statistiques multitables. Il s'agit en particulier d'étudier dans quelle mesure ces méthodes, en autorisant l'analyse simultanée de plusieurs tableaux, permettent effectivement de répondre aux questions posées. Nous chercherons à mieux cerner leur intérêt et leurs limites et à évaluer leur capacité à générer de l'information écologique nouvelle, notamment par rapport aux autres stratégies d'analyses généralement utilisées.

Le présent mémoire est composé de trois parties.

La première partie est consacrée à l'examen des différents termes de la relation entre l'écologie et l'analyse des données. Elle vise en quelque sorte à "dresser un bilan de la situation", d'une part du point de vue de l'écologie dans le cadre de l'approche spatio-temporelle des écosystèmes aquatiques, et d'autre part du point de vue de la statistique dans le cadre de l'analyse des données d'un, deux, jusqu'à K -tableaux de données. A travers une synthèse bibliographique, les questions les plus fréquemment abordées par les écologues et la façon dont ils les traitent sont d'abord analysées (chapitre 1). Puis, les principes de base des principales méthodes multivariés sont rappelés avant de présenter le fonctionnement des méthodes multitableaux utilisées dans le cadre de ce mémoire (chapitre 2).

Dans une deuxième partie, une approche expérimentale a été adoptée en appliquant les méthodes multitableaux sur cinq jeux de données, issus de domaines différents de l'écologie aquatique.

Le premier exemple concerne l'étude de la stabilité temporelle des structures spatiales des peuplements piscicoles des régions Languedoc-Roussillon et Provence-Alpes-Côte d'Azur (chapitre 3). Ce travail a donné lieu à un article publié dans le Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture et repris en intégralité dans ce chapitre.

Les données analysées au chapitre 4 sont issues de deux articles (Bornette *et al.*, 1994a et Henry et Amoros, 1996) et portent sur l'étude des trajectoires temporelles des peuplements de macrophytes aquatiques utilisés comme descripteur du fonctionnement et de l'évolution des anciens bras du Rhône ("lônes"). L'objectif est de mettre en évidence l'effet des apports souterrains sur la succession écologique dans les lônes dans le cadre de deux manipulations de ces écosystèmes.

Le travail présenté chapitre 5 s'inscrit dans le cadre d'un programme de recherche mené par l'IRD au Vanuatu (Océanie) depuis 1981, et intitulé "Pêche artisanale et de subsistance à Vanuatu" (Grandperrin, 1982). Ce chapitre vise à étudier l'homogénéité spatiale de la structure temporelle des rendements d'une pêcherie démersale dans cet archipel océanien.

Le chapitre 6 s'intègre dans un programme de recherche pluridisciplinaire, mené également par l'IRD en Afrique de l'Ouest, et ayant pour objectif la compréhension du fonctionnement des milieux estuariens et lagunaires. Dans ce contexte, un programme d'études a été mené au Sénégal sur l'estuaire du Sine-Saloum caractérisé par son hypersalinité en lien avec la sécheresse qui sévit dans cette région depuis plusieurs années. Le but de l'étude effectuée ici est de mettre en relation la dynamique spatio-temporelle des peuplement de poissons avec celle des facteurs de l'environnement.

Le dernier exemple traité (chapitre 7) concerne l'étude de l'ichtyofaune de la plus grande baie de Guadeloupe, le Grand Cul de Sac Marin (GCSM), colonisée par les herbiers à *Thalassia*

testudinum et bordée au large de récifs coralliens et le long de la côte par des mangroves. La problématique abordée rejoint celle traitée au chapitre 6 dans le sens où il s'agit également d'étudier le lien entre la faune piscicole et son environnement. Mais de façon plus précise, l'objectif est d'identifier quelles sont les relations entre la structure spatiale des communautés de poissons et la variabilité environnementale des herbiers du GCSM.

L'essentiel du travail effectué dans cette deuxième partie s'est fait dans le cadre des relations interdisciplinaires établies autour du logiciel ADE-4.

Enfin la troisième et dernière partie est consacrée à une discussion générale qui a pour but de conclure sur l'apport des méthodes multitableaux en écologie dans le cadre de problématiques spatio-temporelles. Elle est divisée en trois chapitres (8, 9 et 10).

Le chapitre 8 fait le lien entre les parties I et II en discutant de l'adéquation des méthodes multitableaux aux questions d'identification de structures spatiales et/ou temporelles.

A partir des observations effectuées et des résultats obtenus dans les deux premières parties, le chapitre 9 vise, d'une part à examiner l'apport des méthodes multitableaux par rapport aux autres stratégies d'analyses plus couramment utilisées, et d'autre part à comparer les différentes méthodes mises en oeuvre dans la deuxième partie. Les intérêts et les limites de ces méthodes seront ainsi identifiés.

Enfin, le chapitre 10, plus général, discute des interactions "données-méthodes" en analyse des données écologiques. Le rôle des échanges interdisciplinaires dans cette discipline est particulièrement souligné.

Partie I

Les termes de la relation

Chapitre 1. Analyse bibliographique : la diversité des objectifs écologiques

1.1. Introduction : approche spatio-temporelle de l'étude des écosystèmes

Au cours de ce premier chapitre nous examinerons à partir d'une analyse bibliographique la manière dont les écologues abordent les données spatio-temporelles. Quelles sont les questions posées et les objectifs fixés ? Quels sont les plans d'échantillonnage mis en oeuvre pour cela ? Et quelles sont les méthodes d'analyse statistiques employées pour répondre aux questions posées ?

Nous nous sommes limités essentiellement au domaine de l'écologie aquatique. Parmi les articles examinés, la plupart sont parus après 1990. Ils peuvent concerner des paramètres biotiques (poissons, macroinvertébrés, végétation, plancton) ou abiotiques (physico-chimie, hydrologie, météorologie) dans différents types d'écosystèmes en zones tempérées ou tropicales : rivières, lagunes, estuaires, lacs, récifs, lagons, côte maritime, milieu marin hauturier.

Etant donné la diversité des objectifs rencontrés, il nous a semblé que la meilleure façon d'introduire cette étude était de se référer à un schéma général d'organisation des écosystèmes (Figure 1).

1.1.1. Approche systémique

Un écosystème est défini par l'ensemble des compartiments biotiques et abiotiques et par l'ensemble des interactions (ou relations) entre les paramètres (ou composantes) biotiques d'une part, entre les paramètres abiotiques d'autre part et enfin entre les paramètres biotiques et abiotiques (figure 1.1). Mais tout écosystème possède une variabilité dans l'espace et dans le temps. De plus, tout écosystème est contenu lui même dans un système plus vaste pouvant être appelé lui même écosystème (par exemple, l'écosystème "rivière" est contenu dans l'écosystème "bassin versant", figure 1.1). Ce principe hiérarchique régit l'organisation de la matière vivante à toutes les échelles d'observation, de la molécule aux écosystèmes, ces derniers étant interdépendants dans le cadre de la biosphère (Frontier et Pichod-Viale, 1998). L'étude de tels systèmes et de l'ensemble des interactions dont ils sont le siège peut donc vite s'avérer complexe, voire impossible. C'est pourquoi l'écologue choisit selon la question qu'il se pose un type d'écosystème et se limite à l'étude d'un nombre restreint de descripteurs de cet écosystème. Nous entendrons par descripteur, un ou plusieurs paramètres de type biotique ou abiotique, capable de décrire la structure ou le fonctionnement de l'écosystème à l'échelle spatio-temporelle définie pour son étude (Bournaud et Amoros, 1984). Par exemple, les peuplements de poissons, représentés par les différentes espèces le constituant (ou par

différents groupes trophiques ou traits biologiques...), ou encore les paramètres physico-chimiques tels que le pH, la température, la conductivité sont deux descripteurs fréquemment choisis pour l'étude d'un écosystème aquatique.

Dans ce contexte, le choix des échelles d'espace et de temps est primordial (Wiens *et al.*, 1986 ; O'Neill, 1988 ; Wiens, 1989 ; Rahel, 1990 ; Auger *et al.*, 1992 ; Palmer et Poff, 1997 ; Chesson, 1998 ; Cooper *et al.*, 1997, 1998 ; McCreddie et Adler, 1998). Les phénomènes écologiques observés sont en effet avant tout liés aux échelles spatiales et temporelles d'observation. Trouver les bonnes échelles pour rendre compte de la structure de l'écosystème à travers le descripteur choisi constitue donc une des difficultés majeures lors de la mise en place d'une étude. Ceci ne signifie pas pour autant qu'il existe une seule échelle "correcte" d'observation (Levin, 1992). La qualité de cette dernière ne peut être estimée que par rapport à la question particulière posée (Baudry, 1992). Les écologues qui se sont intéressés à ces notions d'échelles recommandent la prise en compte de plusieurs échelles simultanément pour identifier les niveaux hiérarchiques dans l'organisation des écosystèmes (Wiens, 1989 ; Burel, 1992 ; Sale, 1998). Cependant, les études effectuées réellement sur plusieurs échelles simultanément nous ont semblé encore relativement rares, sans doute du fait de la difficulté et du coût de mise en pratique.

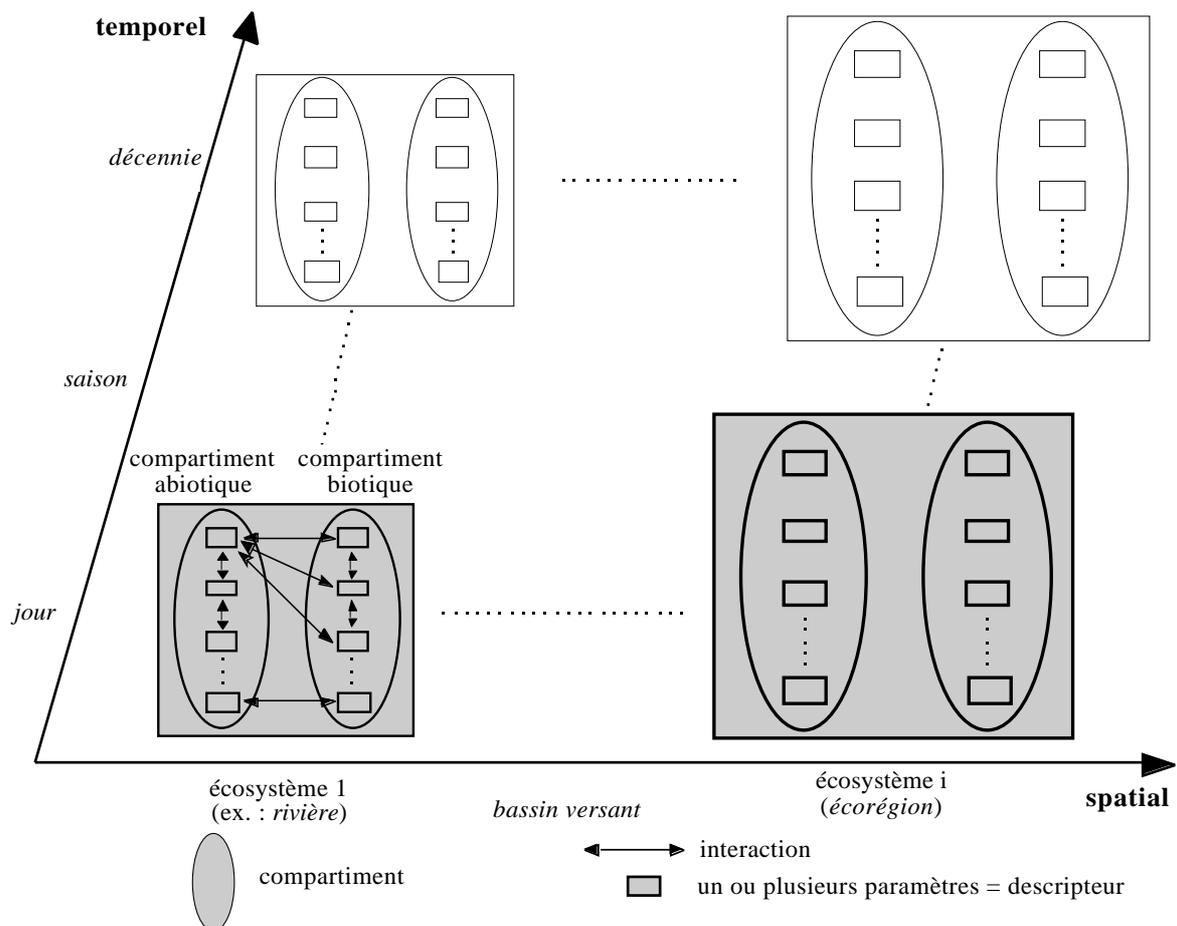


Figure 1.1 : Schéma d'organisation simplifiée des écosystèmes selon les échelles spatiales et temporelles

1.1.2. Structure et fonctionnement

Etant donné la complexité de l'organisation des écosystèmes, il est nécessaire d'adopter une démarche simplifiée en se focalisant sur un nombre réduit de descripteurs susceptibles de représenter en partie l'écosystème étudié. A partir de la revue bibliographique effectuée, nous avons pu caractériser les études examinées selon le nombre de descripteurs pris en compte, ce qui nous a conduit à caractériser deux types d'approches des écosystèmes : celle qui correspond à l'étude de la structure, et celle qui correspond à l'étude du fonctionnement. Bien que cette distinction entre structure et fonctionnement soit relativement discutable, nous définissons l'un et l'autre dans les termes suivants : le terme de structure se réfère à l'étude de l'organisation spatiale et/ou temporelle du descripteur choisi, alors que le fonctionnement concerne davantage l'étude des relations ou interactions entre différentes composantes de l'écosystème et l'étude de l'évolution spatiale et/ou temporelle de ces relations. Dans ce dernier cas, on cherche à expliquer, ou tout au moins à mettre en relation les structures observées pour différents descripteurs de l'écosystème. Ces deux approches ne sont pas exclusives mais plutôt complémentaires, l'étude de la structure visant souvent à approcher le fonctionnement de l'écosystème (Wiens, 1989). Dans certains cas, on peut considérer qu'en examinant la dynamique spatio-temporelle d'un descripteur, on adopte déjà une approche fonctionnelle. En effet, analyser les variations spatiales ou temporelles, par exemple d'un peuplement, c'est s'intéresser aux relations entre les espèces constituant ce peuplement et donc à son fonctionnement (Barbault, 1997). Cependant, il nous a semblé que cette distinction reflétait bien la bibliographie examinée dans la mesure où certains auteurs se focalisent, tout au moins dans un premier temps, sur l'analyse spatio-temporelle du descripteur étudié sans mise en relation explicite avec d'autres descripteurs alors que d'autres auteurs cherchent à mettre concrètement en évidence ces relations.

Ainsi, le cas le plus simple, mais aussi le plus typique en écologie, est de choisir d'abord un seul type de descripteur en se plaçant à une échelle de variabilité spatio-temporelle donnée. Par exemple, parmi les paramètres biotiques appartenant à "l'écosystème rivière", le descripteur choisi peut être le peuplement de poissons examiné à l'échelle d'un tronçon du cours d'eau sur une année. Alors, un des objectifs les plus fréquents est l'étude de la structure de ce peuplement, c'est-à-dire l'étude de la façon dont sont organisées les espèces de poissons dans l'espace ou dans le temps, comme représentatif d'une partie de la structure de la rivière.

Outre l'étude de la structure, et pour s'intéresser plus globalement au fonctionnement de l'écosystème, c'est-à-dire aux relations et interactions entre les différentes composantes de l'écosystème, l'écologue pourra considérer séparément ou simultanément :

- plusieurs descripteurs de compartiments différents (par exemple les relations entre les poissons et leur habitat : Gorman et Karr, 1978 ; Moyle et Vondracek, 1985 ; Bart, 1989 ; Pusey, 1993 ; Garcia-Charton et Pérez-Ruzafa, 1998 ; Mérigoux *et al.*, 1998),

- plusieurs descripteurs d'un même compartiment (par exemple, les relations entre les poissons et d'autres organismes aquatiques : Short *et al.*, 1991 ; Bianchi, 1992 ; Maes *et al.*, 1998a),

- plusieurs groupes pour un même descripteur (par exemple, pour un même peuplement, différents groupes trophiques : Bunn, 1986 ; Boulton et Lake, 1992 ; Prochazka, 1998..., ou différents traits biologiques : Loneragan *et al.*, 1989 ; Winemiller, 1989 ; Usseglio-Polatera, 1994 ; Poff et Allan, 1995 ; Mérigoux, 1998).

Que ce soit pour l'étude de la structure ou du fonctionnement, les peuplements, d'espèces végétales ou animales, constituent les descripteurs biotiques les plus fréquemment choisis. Barbault (1992a) définit ainsi les termes peuplement ou communauté comme "un ensemble de populations interconnectées ou susceptibles de l'être", la population représentant "l'ensemble des individus de même espèce occupant un même écosystème". De même, Frontier et Pichod-Viale (1998) entendent par peuplement "l'ensemble des populations habitant un même milieu" et ils rajoutent que ce peuplement peut être également appelé communauté, biocénose ou encore assemblages d'espèces. Cela étant, ces définitions ne semblent pas être les seules acceptées et certains auteurs font des distinctions entre ces différents termes. Pour Ramade (1993), biocénose ou communauté représentent plus généralement "la totalité des êtres vivants qui peuplent un écosystème donné", tandis que le peuplement est "l'ensemble des populations des espèces appartenant souvent à un même groupe taxonomique, qui présentent une écologie semblable et occupent le même habitat". En revanche, pour Angermeier et Winston (1997), c'est le terme communauté qui est le plus restrictif puisqu'il s'agit d'un groupe de populations qui interagissent à une échelle spatiale et temporelle précise alors qu'un assemblage d'espèces représente plus largement un groupe de populations, quel qu'il soit, défini à n'importe quelle échelle. Par la suite, en nous référant plutôt aux définitions de Barbault (1992a), nous emploierons néanmoins indifféremment les termes peuplement ou communauté, en traduisant "community" par communauté et "species assemblage" par assemblage d'espèces, l'important étant de préciser les limites de ce qui est étudié (Barbault, 1992a) ; par exemple, les assemblages de poissons démersaux de l'Atlantique Nord, les communautés zooplanctoniques de tel lac, les peuplements d'invertébrés benthiques du cours inférieur de tel fleuve...

1.1.3. Analyse spatio-temporelle : variabilité et stabilité

Dans le cadre des débats en écologie portant sur l'équilibre des écosystèmes (Schoener, 1974 ; Connel, 1978 ; Gorman et Karr, 1978 ; Grossman *et al.*, 1982 ; Connell et Sousa,

1983 ; Yant *et al.*, 1984 ; Moyle et Vondracek, 1985 ; Sale *et al.*, 1994...), différentes écoles de pensées se sont développées. Parmi celles-ci, les écoles dites "déterministes" et "stochastiques" ont des points de vue divergents. Celle "déterministe" porte l'attention essentiellement sur le rôle des interactions inter-spécifiques par le biais de la compétition, ou plutôt par un ajustement de la distribution des ressources disponibles entre les différentes espèces potentiellement présentes. L'hypothèse d'équilibre des assemblages d'espèces domine, négligeant l'influence de la variabilité spatiale et temporelle environnementale sur la structure et le fonctionnement des peuplements. A l'école "déterministe" s'est opposée celle "stochastique", qui postule que l'environnement physico-chimique est instable et varie de façon imprévisible, empêchant ainsi tout équilibre. Les abondances des espèces constituant un assemblage sont plus sous l'influence des changements environnementaux imprévisibles, que sous celle des interactions biotiques, même si l'existence de ces interactions n'est pas remise en cause (Grossman *et al.*, 1982).

Dans ce contexte théorique, de nombreuses publications en écologie sont consacrées à l'étude de l'effet d'événements brefs et aléatoires, appelés perturbations, sur l'organisation des écosystèmes. Les perturbations, qui modifient brusquement la structure d'un écosystème de façon imprévisible, peuvent avoir des origines diverses comme des événements climatiques exceptionnels (forte crue, sécheresse, cyclone...). Leur rôle dans la structure et le fonctionnement des communautés est maintenant largement reconnu (Resh *et al.*, 1988 ; Pickett *et al.*, 1989). Un certain nombre de concepts théoriques ont ainsi été formulés, dont "l'hypothèse des perturbations intermédiaires" de Connell (1978) constitue celui le plus connu. Cette hypothèse prédit une richesse maximale pour des fréquences et des intensités de perturbations intermédiaires.

Il est donc désormais très largement admis que pour décrire et comprendre la structure et le fonctionnement de l'écosystème, il est nécessaire de prendre en compte la variabilité à la fois dans le temps et dans l'espace.

Si cette notion de variabilité, et celle corrélative de perturbation, s'opposent pour certains aux notions de stabilité et d'équilibre des écosystèmes (Roux et Copp dans Amoros et Petts, 1993), des positions plus nuancées peuvent être également adoptées. L'identification de la stabilité constitue en effet un objectif fréquemment visé quel que soit le type d'écosystème étudié et le descripteur choisi. On peut par exemple citer la revue de Grossman *et al.* (1990) qui cherchent à quantifier la stabilité des assemblages de poissons dans des rivières. Ces assemblages peuvent être très stables, modérément stables, ou bien modérément fluctuants ou très fluctuants. Il apparaît donc que l'estimation de la stabilité n'est pas forcément contradictoire avec l'étude de la variabilité. Néanmoins, il faut reconnaître que cette estimation se fait différemment selon le sens que l'on donne au terme "stabilité" (Pimm, 1984). En effet, en particulier depuis une vingtaine d'années, la littérature écologique abonde en considérations sur cette notion (Barbault, 1997) et l'intérêt qu'elle suscite a conduit à la

mise en oeuvre de nombreuses approches visant à étudier tel ou tel aspect de la dynamique des écosystèmes et des peuplements en particulier.

Ainsi, Connell et Sousa (1983) définissent la stabilité comme la constance du nombre d'individus de chaque espèce dans le temps et la persistance comme la conservation de la composition spécifique dans le temps. Pimm (1984) et Pimm et Hyman (1987) proposent de décomposer la stabilité en quatre composantes qui peuvent être corrélées : la persistance, la résistance, la résilience et la variabilité. Un peuplement est dit persistant tant qu'il garde la même composition spécifique. La résilience représente la vitesse avec laquelle une population ou un peuplement retourne dans un état proche de celui qu'il occupait avant une perturbation. La résistance concerne plus le degré pour lequel la composition spécifique d'un peuplement est modifié après une perturbation, et la variabilité se mesure par la variance (ou ses dérivés : l'écart-type ou le coefficient de variation) de la densité de la population ou du peuplement dans le temps. D'autres auteurs, comme Pearsons *et al.* (1992), considèrent essentiellement la résistance, qu'ils définissent comme la capacité des assemblages spécifiques à résister aux changements durant une perturbation alors que la résilience serait la capacité à revenir après une perturbation à sa structure initiale. Barbault (1997) adopte encore une autre approche en distinguant deux composantes : une statique qu'il appelle stabilité au sens strict et qui désigne les propriétés de constance (ou de persistance) des écosystèmes, et l'autre dynamique qu'il appelle résilience (ou homéostasie) et qui correspond à l'aptitude des écosystèmes à revenir à l'état d'équilibre après une perturbation. Bien que des nuances existent entre ces définitions, on retrouve tout de même chez tous ces auteurs un sens commun à ces différents termes.

A partir de la revue bibliographique que nous avons effectuée, il nous est cependant apparu délicat de séparer telle ou telle approche de la stabilité. Bien souvent, différentes composantes, par exemple la résistance et la résilience (Pearsons *et al.*, 1992), sont étudiées de façon complémentaire et non exclusive. De plus, pour certains auteurs, il ne s'agit pas d'étudier la stabilité mais uniquement la variabilité en tant que telle et pas seulement comme une composante de la stabilité.

En distinguant l'étude de la structure d'un écosystème de celle de son fonctionnement, nous avons recensé des grandes catégories d'objectifs visés par les écologues correspondant aux différents types d'approche de la variabilité spatio-temporelle de l'écosystème étudié. Dans chaque cas, nous avons essayé de mettre en relief chacune de ces approches, soit de la variabilité soit de la stabilité. Notons que parmi les articles auxquels nous faisons référence dans la première partie, un certain nombre pourraient être également cités dans la deuxième partie puisqu'il est fréquent que les auteurs, après avoir étudié séparément les structures de deux descripteurs, cherchent à expliquer l'une par l'autre ou à les mettre en relation. Notre choix de classement dans l'une ou l'autre des parties s'est donc fait selon l'importance de l'étude accordée à l'analyse de la structure du descripteur ou à l'analyse de la relation entre

différents types de descripteurs ou compartiments, c'est-à-dire à l'analyse du fonctionnement tel que nous l'avons défini.

1.2. Etude de la structure ou de l'organisation de l'écosystème

Rappelons que pour nous le terme de structure se réfère à l'analyse de l'organisation spatiale et/ou temporelle du descripteur choisi pour l'étude de l'écosystème. Les deux axes de variabilités, temporelles et spatiales, sont classiquement distinguées. A partir de là, les études s'orientent vers trois types d'approche principalement selon que l'on donne plus d'importance à l'un ou l'autre des aspects :

- étude de l'organisation (ou de la structure) spatiale du descripteur, et éventuellement de la stabilité ou de la variabilité temporelle de cette organisation,
- son complément : étude de la structure temporelle du descripteur, et éventuellement de la stabilité ou de la variabilité spatiale de cette structure,
- étude plus "générale" de la dynamique spatio-temporelle du descripteur en cherchant ou pas à séparer chacun des effets.

En nous appuyant sur quelques exemples concernant différents descripteurs, nous examinerons les objectifs visés dans chaque cas, ainsi que les moyens et les méthodes d'analyse de données mis en oeuvre pour y parvenir.

1.2.1. Formulation des objectifs

1.2.1.1. Identifier l'organisation spatiale du descripteur et étudier sa stabilité temporelle

Les paramètres du descripteur choisi comme représentatif de l'écosystème sont mesurés dans plusieurs stations à plusieurs reprises. A partir de cet échantillonnage, commun à de nombreuses situations en écologie, l'écologue cherche à identifier l'organisation spatiale du descripteur, c'est-à-dire, dans le cas par exemple de peuplements de poissons, la façon dont certaines espèces se regroupent dans certaines stations pour former des assemblages particuliers. Bien souvent, il s'intéresse également à la variabilité ou à la stabilité temporelle de cette structure, c'est-à-dire qu'il souhaite savoir si ce mode d'organisation se maintient d'une date d'observation à l'autre, ou si une tendance est décelable dans les variations.

De nombreux écologues cherchent ainsi à apprécier la stabilité temporelle d'une structure spatiale, qu'il s'agisse de paramètres physico-chimiques (Dolédec, 1988), ou de peuplements de poissons en milieu lotique (Gabriel, 1992 ; Hansen et Ramm, 1994), ou en milieu marin (Gaertner *et al.*, 1998), ou encore de communautés de zooplancton (Jouffre *et al.*, 1991). Ainsi, Dolédec (1988) a pour but de définir la stratification longitudinale d'un cours d'eau à partir de descripteurs physico-chimiques tandis que l'objectif de Jouffre *et al.* (1991) est d'obtenir une partition d'une lagune méditerranéenne en un certain nombre de

zones homogènes du point de vue de leurs peuplements zooplanctoniques afin de stratifier un futur échantillonnage.

Parmi ces auteurs, certains veulent également identifier la persistance des structures des peuplements (au sens de Connell et Sousa, 1983). Par exemple, Gabriel (1992) étudie la persistance des assemblages de poissons démersaux de l'Atlantique Nord afin de voir si ces derniers montrent des changements temporels dans leur organisation spatiale qui pourraient être reliés aux perturbations causées par les pêcheries.

D'autres s'intéressent davantage à la variabilité temporelle de la structure spatiale. Ainsi, Herreira-Silveira (1994) veut voir les changements saisonniers de l'hétérogénéité spatiale de la masse d'eau d'une lagune tropicale à partir de données physico-chimiques alors que Fujita *et al.* (1995) ont pour but d'identifier la structure spatiale bathymétrique des communautés de poissons démersaux et d'étudier sa variation annuelle. De même, Jacobsen et Encalada (1998) désirent examiner les changements temporels dans la structure de la faune d'invertébrés de petits cours d'eaux de montagnes soumis à des fortes fluctuations du régime.

1.2.1.2. Identifier la structure temporelle du descripteur et étudier sa stabilité spatiale

Cette situation est l'inverse de celle présentée dans le paragraphe précédent. A partir d'un plan d'échantillonnage similaire, où les paramètres du descripteur sont mesurés le plus souvent dans plusieurs stations à plusieurs reprises, l'écologie recherche non plus à identifier en priorité la structure spatiale puis son évolution temporelle mais bien d'abord un schéma caractéristique d'évolution temporelle (ou dynamique temporelle ou typologie des dates), et secondairement sa variabilité spatiale, c'est-à-dire le degré de divergence entre les différentes structures temporelles identifiées dans les différents sites. Par exemple, dans le cas de peuplements de poissons, il cherche d'abord à voir comment s'organisent dans le temps (vu ici à travers les dates) des espèces ou groupes d'espèces pour former des assemblages puis il pourra s'intéresser à la variabilité (ou à la stabilité) spatiale de cette structure.

Ainsi, en écologie des peuplements, certains écologues cherchent plus particulièrement à déterminer les dynamiques saisonnières du peuplement étudié, par exemple des communautés de larves et juvéniles de poissons dans un estuaire de mangrove (Tzeng et Wang, 1992) ou des peuplements zooplanctoniques dans une retenue artificielle (Masundire, 1994). Outre les dynamiques saisonnières des peuplements de poissons, d'autres examinent également les structures temporelles nycthémerales (Yanez-Arancibia *et al.*, 1982 en milieu lagunaire tropical), ou les cycles lunaires (Laroche *et al.*, 1997 dans une zone de Mangrove).

D'autres études s'intéressent également à la variabilité spatiale de l'évolution temporelle pour identifier des différences (ou les ressemblances) entre les stations du point de vue de la dynamique temporelle du descripteur. Ainsi, Falkenhaus *et al.* (1997) souhaitent analyser les variations spatiales des modèles d'évolution temporelle des peuplements de copépodes identifiés dans un fjord norvégien. De même, Sale *et al.* (1994) désirent obtenir une image

détaillée de la dynamique temporelle des assemblages de poissons dans des habitats récifaux dispersés (ou patches récifaux).

En étudiant la structure temporelle des peuplements, beaucoup de publications portent sur la réaction des écosystèmes face aux perturbations. Par exemple, Carrel *et al.* (1995), en identifiant l'évolution temporelle du peuplement piscicole sur le tronçon médian du Bas-Rhône, cherchent à voir "l'influence de la variabilité hydrologique sur la composition des communautés", sans cependant mettre directement en relation les facteurs hydrologiques avec le peuplement. De même, Holbrook *et al.* (1994) veulent déterminer les modèles temporels d'évolution d'assemblages locaux de poissons en milieu récifal tempéré afin de discuter des effets des perturbations sur la diversité locale. L'objectif de Rodriguez et Lewis (1994) est également clairement formulé dans ce sens : ils s'intéressent aux processus de régulation et à la stabilité des assemblages de poissons de plusieurs lacs situés dans la plaine inondable du bassin de l'Orenoque au Venezuela, qui sont régulièrement perturbés par des crues. Plus précisément, ils veulent tester si les assemblages de poissons durant la saison des basses eaux suivent une trajectoire temporelle similaire sur deux années consécutives malgré les fluctuations importantes liées aux crues intervenant annuellement. Nous pouvons citer également Bornette *et al.* (1994a) dont l'objectif est de déterminer l'impact d'apports souterrains, provoqués par la construction d'une usine hydroélectrique, sur l'évolution des processus de succession écologique dans les anciens bras du Rhône. Pour cela, ils cherchent à comparer la dynamique temporelle de la végétation aquatique dans une lône manipulée à celle ayant lieu dans une lône témoin.

1.2.1.3. Etude de la dynamique spatio-temporelle du descripteur

Nous avons identifié dans cette catégorie d'objectifs un certain nombre d'études qui, à la différence de celles citées précédemment, ne privilégient ni la structure spatiale, ni la structure temporelle mais traitent les deux sur un pied d'égalité soit simultanément soit séparément. Elles correspondent pour la plupart à des articles assez généraux décrivant les variations spatiales et/ou temporelles du descripteur choisi et dont les titres sont d'ailleurs très évocateurs ("Spatial and temporal variations of..."...). Comme dans les parties précédentes, ces articles ont en commun de traiter des données tri-dimensionnelles espace × temps × variables.

Ces études se situent souvent dans un cadre plus général de recherches qui visent à mieux comprendre le rôle du descripteur dans l'écosystème, que ce soit des peuplements de poissons dans les zones de mangrove (Louis *et al.*, 1995), ou des populations de zooplancton crustacées dans plusieurs bassins d'un lac africain (Masundire, 1997). Pour Rodriguez-Romero *et al.* (1998), ces premières approches des aspects qualitatifs et quantitatifs des dynamiques spatio-temporelles des peuplements de poissons sont nécessaires pour obtenir des informations écologiques sur les différentes espèces.

En écologie des peuplements, la description de la variabilité spatiale et temporelle de ces peuplements constitue souvent une première étape importante avant la mise en relation avec d'autres paramètres biotiques ou environnementaux susceptibles d'expliquer ces structures. Ainsi Bunn *et al.* (1986) et Letourneur et Chabanet (1994) commencent par étudier la variation spatio-temporelle des macroinvertébrés de cours d'eau australiens pour les premiers et des peuplements de poissons de platiers récifaux de l'île de la Réunion pour les seconds. De même, Gelwick (1990) a pour premier objectif de déterminer des modèles de structures temporelles et longitudinales d'assemblages de poissons le long d'une rivière typique du Nord-Ouest de l'Oklahoma. Il cherche en particulier à voir les différences de ces modèles entre les habitats lentiques (mouilles) et lotiques (seuils).

Plus généralement, l'étude des variations spatiales et temporelles des descripteurs peut représenter déjà pour certains auteurs, une première approche fonctionnelle de l'écosystème. Par exemple, Bengen *et al.* (1992) ont pour objectif de connaître les variations spatiales et surtout temporelles des caractéristiques physico-chimiques de l'eau des bras morts de la Garonne afin d'en déduire les mécanismes de fonctionnement et, en particulier, l'influence de la dynamique fluviale sur la qualité des bras morts.

Enfin, décrire pour comprendre les variations spatiales et temporelles des communautés de macroinvertébrés de rivières est, d'après Pinder et Farr (1987), indispensable pour la gestion des programmes de surveillance biologique des milieux aquatiques. Dans une même perspective de gestion des milieux, Matthews *et al.* (1991) cherchent à confirmer l'existence caractéristique de tendances à la fois saisonnières et spatiales (longitudinales) dans les populations de macroinvertébrés benthiques de cours d'eau.

1.2.2. Plans d'échantillonnage effectués

Les protocoles d'échantillonnage mis en oeuvre sont plus ou moins complexes selon la problématique soulevée. Cette complexité dépend à la fois des objectifs de l'étude, de l'écosystème considéré, et donc surtout du descripteur utilisé, mais aussi du choix et du nombre des échelles spatiales et temporelles qu'on veut prendre en compte et auxquelles se rapporte le phénomène étudié.

Notons qu'il n'est pas dans notre volonté ici, ni de discuter des différentes techniques de mesure utilisées, ni de passer en revue les différentes stratégies d'échantillonnage existantes : aléatoires, stratifiés, systématiques... (voir pour cela par exemple Frontier, 1983). Notre intention est plutôt de montrer, à travers quelques exemples, différents types de variabilités, spatiales ou temporelles, traitées par les écologues.

Lorsque l'objectif est d'identifier la structure spatiale, le nombre de stations échantillonnées à chaque date doit être suffisamment conséquent pour être représentatif du mode d'organisation du descripteur dans l'espace. La répartition de ces stations varie selon

l'écosystème, le descripteur et le phénomène étudiés. En milieu marin, les stations sont généralement situées dans une zone restreinte, par exemple la zone démersale du golfe du Lyon (Gaertner *et al.*, 1998), ou un certain nombre de radiales perpendiculaires à la côte (Gabriel, 1992). En milieu lagunaire, les stations peuvent être de même limitées sur une bande le long de la lagune (Herreira-Silveira, 1994) ou au contraire réparties sur toute la surface de l'écosystème étudié (Jouffre *et al.*, 1991). Dans les systèmes lotiques, lorsqu'un seul cours d'eau est étudié, les stations sont fréquemment positionnées d'amont en aval sur une partie ou sur la totalité du cours (Dolédéc, 1988). Plus généralement, Jacobsen et Encalada (1998) soulignent la nécessité de travailler sur plusieurs cours d'eau d'une même région géographique pour identifier des modèles de changements temporels de la structure spatiale des communautés d'invertébrés. Aussi, ils effectuent des prélèvements dans 8 cours d'eau de montagne avec 1 station par cours d'eau.

Pour étudier la variabilité (ou la stabilité) temporelle de ces structures spatiales, les mêmes stations sont généralement visitées à plusieurs reprises. Les changements saisonniers sont par exemple fréquemment étudiés à l'échelle d'une année. Pour cela, certains auteurs n'effectuent qu'un prélèvement par saison (Jouffre *et al.*, 1991 ; Jacobsen et Encalada, 1998) ; dans le cas où le phénomène saisonnier est déjà connu, cette fréquence est acceptable par contre si ce n'est pas le cas, on peut se demander si une campagne par saison est suffisante. Aussi, lorsqu'on cherche à mettre en évidence l'existence d'un cycle saisonnier dans la structure spatiale il semble préférable d'augmenter la fréquence d'échantillonnage en réalisant par exemple un prélèvement mensuel pendant au moins 1 an (Dolédéc, 1988 ; Herreira-Silveira, 1994). L'échantillonnage peut aussi se dérouler à plus long terme au rythme d'une campagne par année, que ce soit pour examiner les variations inter-annuelles (Fujita *et al.*, 1995), ou pour apprécier la stabilité de la structure spatiale sur plusieurs années (Gaertner *et al.*, 1998), ou encore pour étudier la persistance des assemblages sur 20 ans (Gabriel, 1992). Plusieurs échelles peuvent être également considérées. C'est le cas de Hansen et Ramm (1994) qui travaillent sur 2 échelles temporelles différentes : ils s'appuient, d'une part sur des données récoltées dans 9 sites à 2 dates différentes ayant 42 ans d'intervalle et d'autre part sur des données issues d'échantillonnages effectués à 7 reprises au cours d'un été sur ces mêmes sites. De même, Dolédéc (1988) examine dans un premier temps les données provenant de 4 campagnes estivales réalisées dans 13 stations s'étalant tout le long du cours, et dans un deuxième temps, il se focalise sur le cours inférieur à partir du suivi de 6 stations échantillonnées mensuellement pendant un an.

Lorsque l'objectif est de déterminer l'évolution temporelle d'un descripteur, le nombre de dates, la fréquence de répétition et la durée totale de l'échantillonnage dépendent de l'échelle de variation à laquelle on situe du phénomène étudié.

Afin de mettre en évidence la dynamique saisonnière, un certain nombre de recherches se déroulent sur plusieurs mois pendant 1 ou 2 années. Sur l'ensemble de la période d'étude, les visites peuvent être régulièrement réparties (Yanez-Arancibia *et al.*, 1982), de façon mensuelle (Tzeng et Wang, 1992 ; Falkenhaus *et al.*, 1997) ou bi-mensuelle (Masundire, 1994). Certains, comme Laroche *et al.* (1997), augmentent encore la fréquence d'échantillonnage à 8 prospections par mois afin de prendre en compte les cycles lunaires et de marée ainsi que les phases jour/nuit. Pour une même date, le suivi peut être effectué pendant 24 heures pour étudier les variations nyctémérales (Yanez-Arancibia *et al.*, 1982). Plusieurs échelles temporelles, journalières, mensuelles, saisonnières, peuvent être ainsi abordées.

A plus long terme, les plans d'échantillonnage s'étendent sur plusieurs années (Holbrook *et al.*, 1994) afin d'étudier les évolutions annuelles. Le rythme peut être régulier avec une campagne par année sur toute la durée de l'étude (Carrel *et al.*, 1995), ou plus ponctuel afin d'étudier les effets d'événements particuliers se produisant à certaines dates (Bornette *et al.*, 1994a). Si plusieurs répétitions sont effectuées dans une même année, les dynamiques saisonnière et annuelle pourront être toutes deux appréhendées. Ainsi, Sale *et al.* (1994) recensent les poissons de chacun des patchs récifaux étudiés pendant 10 ans au rythme de deux fois par an, généralement une fois l'été, une fois l'hiver.

La priorité étant d'identifier la structure temporelle du descripteur, certains auteurs négligent la variabilité spatiale dès l'élaboration du protocole d'échantillonnage en ne prospectant qu'une seule station (Yanez-Arancibia *et al.*, 1982 ; Laroche *et al.*, 1997) ou en limitant le nombre de stations visitées à 2 (Holbrook *et al.*, 1994) ou 3 (Tzeng et Wang, 1992; Carrel *et al.*, 1995). Pour les études cherchant aussi à prendre en compte l'hétérogénéité spatiale, le nombre de stations prospectées devient alors plus conséquent (Bornette *et al.*, 1994a ; Masundire, 1994 ; Sale *et al.*, 1994 ; Falkenhaus *et al.*, 1997). Afin de prendre en compte plusieurs échelles spatiales et temporelles, certains auteurs combinent différentes stratégies. Par exemple, Rodriguez et Lewis (1994) prennent en compte l'hétérogénéité spatiale en échantillonnant 20 lacs de 3 régions du bassin de l'Orenoque, au début et à la fin de la saison sèche de 2 années consécutives et pour 2 de ces lacs, ils intensifient l'échantillonnage temporel en les prospectant toutes les 3 semaines durant toute la durée de l'étude.

Lorsque les objectifs portent aussi bien sur les variations spatiales que temporelles, aucune des deux dimensions n'est favorisée dans le plan d'échantillonnage. Ainsi, sur une période de 5 mois, Matthews *et al.* (1991) effectuent des prélèvements d'invertébrés dans 4 sites d'un petit cours d'eau 1 fois par mois. A l'échelle d'une année et sur un nombre plus important de stations, Bunn *et al.* (1986) échantillonnent les invertébrés dans 12 stations de zones amont de cours d'eau toutes les 6 semaines. En conservant la même échelle spatiale et

en augmentant la durée totale de l'étude ainsi que le pas d'échantillonnage, Louis *et al* (1995) réalisent des comptages de poissons dans 8 stations situées sur le pourtour côtier d'une baie tous les 3 mois pendant 2 ans afin de couvrir toutes les saisons (sèches, humides et intermédiaires).

Mais selon les études, l'échantillonnage spatial est tout de même favorisé. Par exemple, Rodriguez-Romero *et al.* (1998) pêchent 16 stations au chalut au cours de 5 campagnes effectuées entre février et septembre de la même année. Cet échantillonnage spatial peut se complexifier en s'étendant à plusieurs échelles. Ainsi, dans chacune des 9 stations situées le long d'un même cours d'eau, Gelwick (1990) capture les poissons dans au minimum 2 seuils et 2 mouilles tous les mois pendant 1 an afin d'étudier les différences entre les habitats lentiques et lotiques. A une échelle supérieure, Masundire (1997) échantillonnent plusieurs stations dans chacun des 5 bassins étudiés : 3 dans l'un et 4 dans tous les autres, et ce, au cours de 7 campagnes s'étalant sur 3 ans et couvrant trois saisons (chaude et humide, fraîche et sèche, chaude et sèche). De même, et selon un échantillonnage stratifié, Letourneur et Chabanet (1994) effectuent dans 2 platiers récifaux différents types de comptage de poissons (qualitatifs et quantitatifs) au cours de 4 campagnes (2 en hiver et 2 en été). Sur chaque platier, ils prospectent à chaque fois 2 radiales divisées en 3 zones géomorphologiques (externe, médiane et interne).

Au contraire, d'autres recherches favorisent plutôt les répétitions dans le temps (Pinder et Farr, 1987 ; Bengen *et al.*, 1992). Ainsi, Bengen *et al.* (op.cit.) échantillonnent mensuellement pendant 2 ans 7 stations dont 6 dans des bras morts et 1 sur le cours principal de la Garonne.

1.2.3. Méthodes d'analyses utilisées

Une fois les objectifs fixés et les données récoltées selon des plans d'échantillonnage adaptés, l'écologue doit choisir parmi les différentes méthodes d'analyse de données existantes les plus adéquates pour répondre à leur problématique spatio-temporelle. Parmi celles-ci, les principales stratégies d'analyses utilisées se basent sur : (1) des représentations graphiques des données en passant par des calculs préalables d'indices synthétiques, (2) différents tests statistiques, non paramétriques ou paramétriques, comme les analyses de variance (ANOVA), (3) des méthodes d'ordination ou de classification. Ces différentes stratégies, loin d'être exclusives, sont au contraire souvent mises en oeuvre de façon complémentaire.

1.2.3.1. Approches graphiques ou calcul d'indices synthétiques

Les représentations graphiques des données et de leurs variations dans le temps et dans l'espace sont communément utilisées, représentant parfois une part importante des traitements effectués (Holbrook *et al.*, 1994 ; Falkenhaus *et al.*, 1997 ; Rodriguez-Romero *et al.*, 1998). Ces représentations graphiques décrivent le plus souvent, soit les évolutions temporelles par

station, soit les variations spatiales pour chaque date des variables mesurées. Ces variables peuvent être des paramètres physico-chimiques mesurés, ou des espèces, ou, le plus souvent, des indices calculés pour caractériser les peuplements comme les densités d'individus capturés, des indices de richesse ou de diversité spécifique, d'équitabilité, etc... Par exemple, Masundire (1997) fait apparaître des différences entre bassins versants grâce à des histogrammes représentant les densités totales de plancton échantillonné par bassin en réalisant un graphe pour chaque date. Prférant une représentation en 3 dimensions avec également des histogrammes, Louis *et al.* (1995) représentent les variations de la biomasse faunistique par station et par campagne. Tzeng et Wang (1992) utilisent plutôt des représentations avec des courbes pour étudier la dynamique saisonnière des communautés de poissons en comparant les courbes d'évolution temporelle par station de différents indices faunistiques. De même, Pinder et Farr (1987) décrivent les évolutions temporelles (1 courbe pour chaque station), ou spatiales (1 courbe représentant les valeurs moyennes sur l'ensemble des dates) des peuplements d'invertébrés à l'aide de différents indices calculés en chaque station à chaque date (richesse spécifique, indice de Simpson (1949), indice de Shannon-Weaver (1963), Chandler score (Chandler, 1970)...).

Cette utilisation d'indices synthétiques est très fréquente lors des études sur les structures faunistiques (Gabriel, 1992 ; Sale *et al.*, 1994 ; Jacobsen et Encalada, 1998). Par exemple, différents indices de similarité faunistique peuvent être calculés ou élaborés pour étudier la stabilité (Sale *et al.*, 1994), ou la persistance (Fujita *et al.*, 1995) des peuplements. Ainsi, Sale *et al.* (1994) emploient un indice de similarité, indice proportionnel de Czekanowski (Schoener, 1968), pour l'étude de la stabilité des assemblages à l'échelle d'un patch. Ils comparent l'assemblage présent à chaque enquête dans un patch récifal à celui présent dans ce même patch à toutes les autres enquêtes. La valeur de cet indice est de 0 quand deux enquêtes n'ont aucune espèce en commun et de 1 quand la distribution des individus selon les espèces est identique entre enquêtes.

Les représentations graphiques permettent d'apprécier rapidement de façon visuelle des tendances, ou au contraire des ruptures dans les trajectoires temporelles ou dans les courbes décrivant les variations spatiales. Elles sont donc très souvent utilisées d'emblée par les auteurs. Néanmoins, elles deviennent vite difficilement interprétables lorsque le nombre de sites ou de dates étudiés dépasse 2 ou 3 et que le nombre de variables ou d'espèces prises en compte est important. C'est la raison pour laquelle les écologues ont recours à l'élaboration ou au calcul d'indices. Si ces indices sont utiles pour caractériser puis comparer les états des peuplements dans le temps ou dans l'espace, ils ont cependant l'inconvénient de résumer *a priori* les informations recueillies par des paramètres univariés (indices synthétiques ou variable uni-spécifique) ne fournissant qu'une image soit très globale soit très réduite du peuplement. De plus, ces approches ne permettent pas d'appréhender les modalités d'organisation, c'est-à-dire les structures, des peuplements. Aussi, la plupart des auteurs les

utilisent essentiellement pour réaliser une première description globale du phénomène puis ils effectuent en complément de ces calculs des tests statistiques ou des analyses de données multivariées.

1.2.3.2. Utilisation de différents tests statistiques

Différents tests non paramétriques sont souvent mis en oeuvre pour comparer entre les dates ou entre les stations les valeurs des différents indices calculés pour caractériser les peuplements (nombre d'individus, indice de diversité, richesse de Margalef, équitabilité...). Jacobsen et Encalada (1998) comparent ainsi avec le test non paramétrique de Wilcoxon la faune de macroinvertébrés entre la saison des pluies et la saison sèche pour tester de façon indirecte l'effet de la crue se produisant en saison des pluies.

Pour estimer la stabilité des assemblages, le coefficient de concordance W de rang de Kendall est très employé (Moyle et Vondracek, 1985 ; Bart, 1989 ; Grossman *et al.*, 1990, pour revue ; Rahel, 1990). Par exemple, Hansen et Ramm (1994) l'utilisent pour comparer les rangs d'abondance des espèces aux 9 sites au cours des 7 dates. Le coefficient est proche de 1 quand les rangs des espèces sont les mêmes selon les dates, indiquant ainsi une stabilité du peuplement. De même, Sale *et al.* (1994) l'emploient comme un indice de la fidélité d'une espèce à un patch récifal particulier (un W élevé traduit une fidélité importante). Néanmoins, cette pratique a été critiquée, entre autres par Grossman *et al.* (1985, 1990), notamment à cause de la sensibilité de ce coefficient aux espèces rares. Ces auteurs recommandent plutôt l'utilisation du coefficient de variation (CV) qui fournit une quantification indépendante de la gamme de variabilité de chaque espèce : le fait de diviser l'écart-type par la moyenne permet de s'affranchir de l'abondance moyenne de l'espèce, ce qui le rend insensible aux espèces rares et facilite la comparaison des variabilités inter-spécifiques. Le degré de stabilité des assemblages est déterminé en examinant les valeurs de CV pour les différents membres de l'assemblage. La classification de ces valeurs (CV $\leq 25\%$ très stable ; $25\% < CV < 50\%$ moyennement stable ; $50\% < CV < 75\%$ moyennement fluctuant ; CV $\geq 76\%$ très fluctuant), proposée par Freeman *et al.* (1982), est cependant critiquable car elle est arbitraire (Rodriguez et Lewis, 1994). Sale *et al.* (1994) l'utilisent tout de même pour quantifier les variations temporelle de l'abondance totale d'une espèce.

Le CV est également parfois employé pour étudier les fluctuations temporelles d'espèces particulières. Carrel *et al.* (1995) identifient de cette façon les populations d'anguille comme très stables alors que celles de l'ablette sont très fluctuantes avec des CV respectivement de 29 % et 133 %.

Outre ces différents tests et coefficients, ce sont les tests de comparaison de moyenne qui sont les plus fréquemment utilisés pour tester la pertinence des différents facteurs spatiaux ou temporels liés au protocole d'échantillonnage. Il s'agit de l'analyse de variance (ANOVA) à un facteur (Bengen *et al.*, 1992 ; Laroche *et al.*, 1997), à deux facteurs (Bunn *et al.*, 1986 ; Rodriguez et Lewis, 1994), ou, plus rarement, à trois facteurs (Letourneur et Chabanet,

1994), ou des tests non paramétriques correspondants, comme le test de Kruskal-Wallis (Louis *et al.*, 1995). Ainsi, Laroche *et al.* (1997) effectuent des ANOVA effectuées sur les données de biomasse de chaque espèce de poisson pour voir s'il existe des différences significatives entre les mois, entre le jour et la nuit et selon le cycle lunaire.

Ces tests ont donc l'avantage, non seulement d'identifier l'existence ou non d'effets du temps ou de l'espace sur les variables étudiées, mais aussi de quantifier ces différents effets en leur donnant un degré de signification. Cependant ils ne fonctionnent que sur des quantités univariées (indices synthétiques ou variable unispécifique) et par conséquent, ils ne rendent pas compte de l'importance des différents facteurs sur la structure du peuplement, ce dernier étant par nature plurispécifique. Aussi, de nombreux chercheurs mettent en oeuvre en complément de ces calculs, des méthodes d'analyses de données multivariées. Certains effectuent ensuite des ANOVA sur les coordonnées factorielles obtenues afin de tester l'influence des différents effets, spatiaux ou temporels, non plus au niveau spécifique ou global, mais sur la structure des peuplements mise en évidence par l'analyse multivariée (Gelwick, 1990). Rodriguez et Lewis (1994) testent ainsi les effets "saison", "année" et l'interaction des deux sur la structure des assemblages de poissons échantillonnés dans 20 lacs à 4 dates grâce à une ANOVA 2 facteurs effectuée sur les coordonnées des trois premières composantes issues de l'ACP du tableau faunistique global (20 lacs × 4 dates × 116 espèces). Néanmoins, et toujours à partir de méthodes multivariées, d'autres stratégies d'analyse peuvent être développées pour étudier le rôle du temps et de l'espace sur l'organisation des peuplements, ou plus généralement du descripteur.

1.2.3.3. Différentes stratégies d'analyses basées sur les méthodes de classification ou d'ordination

Analyses séparées

Au niveau spatial, il est fréquent que des analyses séparées pour chaque date d'échantillonnage soient effectuées, dans le but d'identifier la variabilité, la stabilité ou la persistance des structures spatiales. Pour cela, les méthodes le plus souvent utilisées sont des classifications ou des ordinations. L'examen des variations temporelles se fait en comparant les structures spatiales mises en évidence à chaque date. Ainsi, Herreira-Silveira (1994), après avoir rassemblé ses données mensuelles par saison, identifie des structures spatiales saisonnières en appliquant pour chaque saison d'une part des ACP pour étudier le rôle des différentes variables physico-chimiques mesurées et d'autre part des techniques de classification pour obtenir des regroupements de stations. Par confrontation de ces structures, il étudie ensuite les changements saisonniers. Cependant, quand le nombre de dates d'échantillonnage commence à être important, cette comparaison des structures mises en évidence pour chacune d'elles devient laborieuse.

A partir des structures spatiales fournies par chaque analyse, certains auteurs cherchent à faire une synthèse correspondant à la structure spatiale stable. C'est le cas de Jouffre *et al.* (1991) qui, pour chacune des 4 campagnes saisonnières, établissent par une méthode de groupement une cartographie des zones faunistiques homogènes. Ceci leur permet, conformément à leurs intentions lors de la mise en place du protocole d'échantillonnage, de "constituer un éventail de situations au cours d'un même cycle annuel". Puis, par superposition de ces 4 cartes et en intégrant l'interprétation qui a été faite pour chacune d'elles, les auteurs proposent une zonation écologique moyenne de la lagune distinguant ainsi des zones de "comportements homogènes" susceptibles d'évoluer de manière cohérente au cours du temps et en fonction des fluctuations des conditions environnementales. Cette zonation écologique moyenne représente en fait la part stable de la structure spatiale de l'étang étudié du point de vue du peuplement zooplanctonique. De même, Gabriel (1992) cartographie les zones de composition spécifique similaire les plus persistantes par comparaison des cartes obtenues pour chaque année avec une méthode de classification. Néanmoins, dans chaque cas, l'élaboration de zonation moyenne ou de carte synthétique par simple comparaison se fait de façon subjective.

Analyses globales

D'autres auteurs préfèrent utiliser des analyses globales. Dans celles-ci, l'ensemble des données est considéré et on fait généralement apparaître les différentes informations spatiales et temporelles dans la représentation des résultats. Dolédec et Chessel (1989) appellent cette stratégie d'analyse "*analyse mélangée*".

S'intéressant à la stabilité temporelle de la structure spatiale, Hansen et Ramm (1994), dans leur étude sur le court terme, mettent en oeuvre une ACP et une AFC sur les abondances spécifiques capturées à chaque relevé (7 dates, 9 stations). L'observation des positions des stations les unes par rapport aux autres aux différentes dates dans les plans factoriels obtenus leur permet d'estimer la stabilité de la structure spatiale des peuplements de poissons, du point de vue de leur abondance à partir de l'ACP, et du point de vue de leur distribution à partir de l'AFC. Ils analysent également la persistance des peuplements de poissons entre les deux années à partir de l'étude sur le long terme (2 dates à 47 ans d'intervalle) en utilisant une méthode de classification hiérarchique et une analyse en coordonnées principales. Les stations se retrouvant les deux années dans le même groupement du dendrogramme ou proches sur le plan factoriel indiquent une persistance de leur composition faunistique.

S'intéressant au contraire à la structure temporelle des assemblages de poissons de lacs régulièrement perturbés par les crues, Rodriguez et Lewis (1994) effectuent une analyse des correspondances détendancée (DCA ; Hill et Gauch, 1980) en considérant les abondances spécifiques relatives du tableau faunistique global issu de l'échantillonnage intensif de 2 lacs particuliers (toutes les 3 semaines pendant 17 mois). Par comparaison des trajectoires temporelles obtenues pour chaque lac, et en distinguant les périodes d'inondation pendant la

saison des pluies, de celles d'isolation pendant la saison sèche, ils discutent de la capacité de régulation des assemblages de poissons dans ces lacs de plaine inondable.

Ces analyses globales sont plus généralement employées dans le cadre des études spatio-temporelles dont les objectifs ne privilégient aucune des deux dimensions. Cependant, comme le constatent très justement Matthews *et al.* (1991), le rassemblement des données dans un même tableau peut provoquer un mélange des effets spatiaux et temporels qu'il serait sans doute intéressant d'approfondir par des analyses plus élaborées. Ces derniers auteurs obtiennent en effet par une AFC une ordination des relevés dont la combinaison des deux premières composantes révèlent des tendances saisonnières et spatiales mélangées et ils font alors le reproche qu'aucune des deux composantes considérées séparément ne permet de mettre en évidence une ordination spatiale ou temporelle des relevés. L'application d'une méthode de classification autour des centres mobiles (méthode agrégative des *k-moyennes*) couplée à la distance euclidienne au carré révélerait plutôt la tendance saisonnière tandis que la tendance spatiale serait confirmée par une autre méthode de classification, l'agglomération non métrique. Même s'ils ont répondu à leurs intentions qui était de montrer l'existence de tendances saisonnières et spatiales, l'utilisation de 3 méthodes pour cela nous semble un peu lourde, d'autant plus qu'aucune ne leur a permis de quantifier la part respective de chacun des effets sur la structuration du peuplement, ce qui les conduit à énoncer de façon subjective que la tendance spatiale est plus forte que la tendance saisonnière.

Par ailleurs, le rassemblement des données dans une même analyse peut entraîner également, non pas une confusion des effets, mais la mise en évidence de l'effet le plus fort au détriment du plus faible. Ainsi, les AFC effectuées par Letourneur et Chabanet (1994) sur les matrices globales des données, distinguent les peuplements de poissons essentiellement selon les trois zones d'habitat échantillonnées dans chacun des deux récifs. Cette dominance de "l'effet zone", par rapport à ceux "récif" et "date" est d'ailleurs confirmée par une ANOVA à 3 facteurs (récifs x zones x saisons) réalisée sur les données de richesse spécifique et d'abondance. Néanmoins, dans le cas de cette étude et comme les auteurs le soulignent eux-mêmes en conclusion, le fait que les échelles spatiales et temporelles n'aient pas été abordées avec un effort d'échantillonnage comparable (nombre de sites échantillonnés supérieur au nombre de dates) pourrait expliquer la faiblesse de l'effet temporel devant l'effet spatial.

Analyses séparées et globale sont également souvent utilisées de façon complémentaire, que ce soit pour étudier les variations annuelles des structures spatiales (Fujita *et al.*, 1995), ou pour analyser la persistance de la composition spécifique des peuplements (Gabriel, 1992). Pour cela, et comme il avait analysé la persistance des zones spatiales, ce dernier auteur utilise des méthodes de classification, par année mais aussi sur l'ensemble des années, afin d'identifier des groupes d'espèces ayant des distributions spatiales similaires. Il compare ainsi la composition des groupes à l'échelle d'une année et à l'échelle de la période d'étude et en déduit les assemblages les plus persistants dans le temps. La multiplication des analyses

effectuées laisse cependant une impression de confusion. En particulier, l'effet des pêcheries sur les assemblages est un peu passé sous silence alors que cela faisait partie de ses objectifs. S'intéressant aussi bien aux variations spatiales que temporelles, et afin d'étudier les différences des modèles de structures temporelles et longitudinales d'assemblages de poissons entre les habitats lenticques et lotiques, Gelwick (1990) analyse séparément chaque type d'habitat. Pour chacun d'eux, il utilise une DCA sur l'ensemble des données (stations-dates) afin d'obtenir des ordinations simultanées des espèces et des relevés. Deux représentations des relevés sont effectuées pour chaque habitat, l'une mettant en valeur à l'aide de polygones l'ordination des stations et l'autre celle des mois. Ceci révèle la volonté de l'auteur de distinguer chacun des effets bien qu'il les mélange en mettant en oeuvre des analyses mélangées. Mais une ANOVA effectuée en considérant les coordonnées des relevés sur les axes lui permet de tester et hiérarchiser le degré de signification des effets spatiaux et temporels ainsi identifiés et comparés. Bunn *et al.* (1986) combinent également les différentes stratégies d'analyse pour étudier les variations spatiales et temporelles des peuplements de macroinvertébrés. Ayant constaté que les débits mesurés aux mêmes stations et mêmes dates sont faibles de décembre à mai et très élevés de juillet à novembre, ils séparent les prélèvements faunistiques en saisons d'été et d'hiver, supprimant ainsi la variabilité intra-saison. Après avoir testé les effets "site", "saison", et l'interaction des deux par des ANOVA, ils utilisent des méthodes de classification et d'ordination en rassemblant les deux saisons pour obtenir un regroupement et une typologie des stations sur la base de leur contenu faunistique. En reconsidérant ensuite l'ensemble des données, une méthode de classification montre que le regroupement par saison, bien que fréquent, n'est cependant pas vérifié pour toutes les stations. Aussi, ils effectuent une ordination pour chaque site en prenant en compte l'ensemble des campagnes d'échantillonnage afin d'étudier les trajectoires temporelles : les cassures observées entre mai et juin pour toutes les stations les confortent néanmoins dans leur choix d'un regroupement saisonnier. Là aussi, le nombre important d'analyses mises en oeuvre, s'il prouve la nécessité pour l'auteur de différencier le rôle du temps et de l'espace sur les structures faunistiques, a cependant l'inconvénient d'égarer le lecteur.

Analyses groupées

Outre les stratégies précédentes d'analyses séparées ou mélangées, certains écologues cherchent, selon les objectifs, soit à éliminer un effet, soit au contraire à le mettre en valeur en regroupant les données par des calculs simples d'addition ou de moyenne avant d'effectuer leur analyse.

Dans le cadre des études visant à identifier les structures temporelles, on cherchera ainsi à éliminer auparavant la dimension spatiale en calculant pour chaque date d'échantillonnage des moyennes sur l'ensemble des stations. Par exemple, Carrel *et al.* (1995) calculent pour chaque année les effectifs moyens sur les 3 stations échantillonnées et effectuent une AFC sur le tableau d'effectifs moyens ainsi constitué. Sur le plan factoriel des années, ils distinguent 3

périodes qu'ils interprètent en se référant au plan factoriel des espèces. De même, Masundire (1994) utilise une ACP sur les densités moyennes calculées sur les 20 stations à chaque date pour identifier les relations entre les espèces et déterminer avec le plan factoriel des dates s'il existe des tendances saisonnières.

S'intéressant à la fois aux dimensions spatiales et temporelles, Louis *et al.* (1995) choisissent d'étudier séparément les structures spatiales et temporelles. Pour l'étude spatiale, ils éliminent l'effet temporel en regroupant les données par stations et pour l'étude temporelle, ils éliminent l'effet spatial en regroupant les données par campagnes.

Un autre moyen d'éliminer ou au contraire de mettre en valeur un effet est d'utiliser des analyses inter ou intra-classes. Le fonctionnement de ces analyses sera détaillé dans le deuxième chapitre de ce travail. Nous le résumons rapidement ici en disant que dans l'analyse inter-classes, les données sont "moyennées" par classe et on effectue tout simplement l'analyse du tableau réduit aux valeurs moyennes, comme l'ont d'ailleurs fait Carrel *et al.* (1995) ou Masundire (1994). Mais à la différence de ces derniers, dans l'analyse inter-classes, les données initiales peuvent ensuite être projetées en individus supplémentaires sur le plan factoriel des centres des classes, ce qui permet de visualiser la variabilité des relevés autour des centres des classes. Ainsi, suite aux ANOVA effectuées sur les données de biomasse de chaque espèce de poisson pour tester les effets "mois", "jour/nuit" et "cycle lunaire", Laroche *et al.* (1997) recherchent à l'aide d'AFC inter-classes les structures temporelles correspondantes des assemblages de poissons. De même, Bornette *et al.* (1994a) utilisent des analyses inter-transects pour identifier, indépendamment de la variation temporelle, des zones floristiques homogènes dans chaque lône. Puis, ils étudient les trajectoires temporelles de chacune de ces zones floristiques grâce à des analyses inter-classes (une classe correspondant à chaque zone floristique à chaque date) mises en oeuvre pour chacune des lônes d'une part et en les regroupant d'autre part. Par comparaison des trajectoires temporelles obtenues pour la lône témoin et pour celle manipulée, ils discutent de l'effet des apports souterrains sur les processus de succession écologique ayant eu lieu dans la lône manipulée par rapport à la lône témoin.

Quand plusieurs échelles sont prises en compte dans l'échantillonnage, certains auteurs chercheront à se concentrer sur l'une d'elles plus particulièrement pour étudier un phénomène lié à cette échelle (Yanez-Arancibia *et al.*, 1982 ; Bengen *et al.*, 1992). Ainsi, Yanez-Arancibia *et al.* (1982) se focalisent d'abord sur les structures temporelles nycthémérales en effectuant une analyse pour chaque mois échantillonné. Ils déterminent ainsi pour chaque date des structures journalières qu'ils comparent entre elles. En revanche, pour obtenir une typologie temporelle saisonnière, ils calculent la moyenne des densités spécifiques sur les 24 heures et ils effectuent une ACP sur ces données.

Analyses simultanées

Il s'agit ici d'analyser simultanément plusieurs tableaux de données (le principe de ces méthodes sera détaillé dans le second chapitre). Dolédec (1988) ainsi que Gaertner *et al.* (1998) ont utilisé cette stratégie d'analyse pour étudier la stabilité temporelle des structures spatiales. Au lieu de passer par des analyses séparées, Dolédec (*op. cit.*) effectuent *l'analyse simultanée* des 12 tableaux-dates [stations x variables] à l'aide d'une analyse triadique partielle (Thioulouse *et al.*, 1987 ; Blanc *et al.*, 1998) qui lui permet d'identifier un tableau [stations x variables], appelé compromis, constitué par la meilleure combinaison des 12 tableaux-dates et qui donne la meilleure ACP. La mise en oeuvre de cette dernière fournit un modèle de la structure spatiale permanente existant sur le cours inférieur de la rivière à partir des paramètres physico-chimiques. L'analyse de l'écart à ce modèle lui permet d'étudier l'évolution temporelle de cette structure sur une année. De même, Gaertner *et al.* (1998) obtiennent une représentation claire de la part stable de l'organisation spatiale des assemblages démersaux dans le golfe du Lyon en utilisant une nouvelle version AFC de la méthode multitableaux STATIS (Lavit, 1988 ; Lavit *et al.*, 1994). Grâce à cette méthode, ils ont pu également étudier les variations interannuelles de la distribution de chaque population autour de cette structure, montrant ainsi une forte reproductibilité de ce schéma d'organisation spatiale.

Par comparaison avec les stratégies d'analyses précédentes, l'analyse simultanée semble être une bonne alternative car elle permet d'identifier de façon objective une structure spatiale stable commune à toutes les dates, ce qui n'est pas le cas avec la mise en oeuvre d'analyses séparées. De plus, contrairement à l'analyse globale des données, il n'y a pas de mélange des effets spatiaux et temporels qui rend confuse l'identification de la structure spatiale et l'étude de sa variation temporelle. Dans les méthodes d'analyses simultanées cette étude des variations temporelles se fait en référence à la structure stable identifiée de façon optimale, ceci constitue encore un avantage par rapport aux analyses séparées pour lesquelles la comparaison peut devenir complexe dès que le nombre de dates est supérieur à 2 ou 3.

1.3. Etude du fonctionnement de l'écosystème

L'analyse des structurations spatiale ou temporelle des descripteurs et de leur variabilité, telles que nous les avons abordées dans la partie précédente, constitue déjà une première approche du fonctionnement des écosystèmes (Wiens, 1989). En écologie des peuplements, ces structures fournissent un premier indice de la réponse de ces peuplements ou des populations aux processus qui les affectent. Néanmoins, pour une étude plus approfondie du fonctionnement de l'écosystème, il est nécessaire de mettre concrètement en relation ces structures avec les différents facteurs ou phénomènes pouvant les influencer.

Dans le cadre de ce chapitre, il s'agit donc plus particulièrement de voir comment sont prises en compte les deux dimensions spatiales et temporelles dans les études s'intéressant aux relations entre les composantes de l'écosystème.

D'après Barbault (1992a, 1997), l'écologie se structure autour de deux axes fondamentaux qui se chevauchent cependant largement : le premier traite des cycles biogéochimiques et des flux d'énergie, et le second privilégie l'étude de la dynamique et du fonctionnement des populations et des peuplements. Les références qui constituent la trame de notre analyse bibliographique sont en grande majorité rattachées à ce deuxième axe représentant l'écologie des peuplements et des populations.

Un des thèmes principaux de cette écologie est de déterminer les facteurs et phénomènes qui jouent des rôles significatifs dans la détermination des structures des peuplements (Krebs, 1972 ; Barbault, 1992a ; Begon *et al.*, 1996...). L'étude du déterminisme de l'organisation des peuplements ne peut être cependant réduite aux seules influences du milieu, même si celles-ci sont constantes. Divers points de vue théoriques sur ces questions ont été développés, Begon *et al.* (1996) ou Barbault (1997) les résument à deux approches principalement :

- étude des relations et des interactions entre les organismes constitutifs des peuplements (relations inter-spécifiques, compétition, prédation...),
- étude des relations des peuplements avec les différents facteurs du milieu environnant.

A ces deux catégories, on peut ajouter l'étude des effets des perturbations sur l'une ou l'autre de ces relations (Resh *et al.*, 1988 ; Pickett *et al.*, 1989 ; Townsend et Hildrew, 1994).

Nous distinguerons par la suite ces deux approches en nous intéressant d'abord à l'étude des relations ou bien entre différents groupes d'un même descripteur, ou bien entre différents descripteurs biocénétiques, puis nous verrons l'étude plus générale des relations biocénose/biotope.

Comme pour l'étude de la structure d'un descripteur, l'examen de ces relations est fortement lié aux échelles spatiales et temporelles auxquelles on les situe. Dans les cas les

plus simples, la relation est étudiée à une même date sur plusieurs stations, ou dans une même station à plusieurs reprises. Quel que soit le cas, peut se poser la question de la variabilité de cette relation, dans le temps ou dans l'espace. De la liaison entre états, c'est-à-dire de la liaison entre des structures identifiées dans une situation fixée, on passe à la liaison entre variabilités, c'est-à-dire entre des structures qui évoluent (Chessel et Mercier, 1993). Cette prise en compte de la variabilité spatio-temporelle dans les relations entre plusieurs groupes d'espèces ou entre les espèces et le milieu constitue une question complexe et difficile à traiter pour les écologues. La difficulté réside aussi bien dans le choix de bonnes échelles spatiale et temporelle pour chaque composante de la relation étudiée que dans celui du protocole d'échantillonnage et sa mise en oeuvre.

A travers quelques exemples, nous allons voir comment les écologues abordent ces questions et surmontent ces difficultés.

1.3.1. Etude de la relation entre différents groupes d'un même descripteur ou entre différents descripteurs biocénétiques

Nous considérons ici que la description des structures spatiales et/ou temporelles d'un peuplement à travers différents groupes trophiques ou différents traits biologiques des espèces constitue une approche directement fonctionnelle du peuplement par rapport à celle effectuée uniquement à travers les relations entre espèces. En effet, regrouper les espèces dans telle ou telle catégorie trophique ou caractériser plusieurs espèces différentes par tel ou tel trait biologique, c'est leur attribuer explicitement une fonction qui n'apparaît pas quand on les considère juste en tant qu'espèces. De même, la recherche de groupes d'espèces indicatrices, la question de la valeur typologique de groupes faunistiques, ou l'étude des relations entre différents peuplements d'un même écosystème correspondent également à des approches fonctionnelles.

A travers notre analyse bibliographique, il nous est apparu que ce type d'étude est rarement effectué sans une mise en relation également avec des paramètres de l'environnement. Néanmoins, il nous a semblé intéressant de distinguer ces approches de celles se focalisant particulièrement sur l'étude des relations espèces-milieu.

En nous appuyant toujours sur des études qui se réfèrent à des données spatio-temporelles et de la même façon que dans la partie précédente, nous verrons quels sont les objectifs visés et les méthodes mises en oeuvre pour y répondre. Nous porterons particulièrement notre attention sur la façon dont les chercheurs écologues traitent ces relations selon les dimensions spatiales et temporelles.

1.3.1.1. Formulation des objectifs

Pour appréhender les variabilités spatiale et temporelle dans l'étude des relations entre différents groupes biocénétiques, il est fréquent de les distinguer ou d'étudier plus particulièrement l'une d'entre elles.

Certains auteurs s'intéressent surtout à variabilité temporelle. Ainsi, Bunn (1986), après avoir décrit les changements spatio-temporels de la structure des peuplements de macroinvertébrés (Bunn *et al.*, 1986), adopte une approche plus fonctionnelle en examinant ces peuplements en termes de groupes trophiques. Son intention est d'étudier les changements temporels qui auraient lieu dans la composition des groupes trophiques fonctionnels en réponse aux fortes variations saisonnières d'apport d'énergie.

Etudier la variabilité temporelle constitue souvent un moyen d'apprécier les effets des perturbations sur les relations étudiées. Ainsi, comme Bunn (1986), Boulton et Lake (1992) examinent les changements temporels dans la composition de 7 groupes trophiques de macroinvertébrés dans le but de comparer les effets de deux types de perturbations naturelles (sécheresse et crue) dans deux habitats différents correspondant aux seuils et aux mouilles. De même, afin d'évaluer les effets éventuels des perturbations d'origine naturelle (blanchissement des coraux et cyclone) sur différents peuplements récifaux et sur les interactions entre ces peuplements, Augustin *et al.* (1997) étudient leurs variations interannuelles.

D'autres auteurs chercheront plutôt à mettre en évidence l'organisation spatiale de la relation étudiée. Short *et al.* (1991) veulent déterminer l'organisation fonctionnelle ainsi que les modèles spatiaux d'abondance et de distribution de communautés de poissons et de faune macrobenthique dans un système lotique chimiquement structuré depuis plusieurs années par un gisement de saumure. Plus exactement ils cherchent à savoir comment les assemblages de poissons se distribuent le long de ce gradient de salinité et s'ils peuvent être influencés par les facteurs trophiques comme la disponibilité en proies d'invertébrés. Amanieu *et al.* (1981) s'intéressent à la valeur typologique des groupes de macrofaune benthique d'une lagune littorale méditerranéenne. Leur objectif est d'apprécier l'intérêt de la diversité pour définir des groupes faunistiques caractéristiques des stations étudiées.

Enfin, d'autres examineront aussi bien les variations spatiales que temporelles. C'est le cas de Loneragan *et al.* (1989) qui étudient l'influence des sites, des saisons et des années sur la composition des peuplements de poissons d'un estuaire tempéré à travers la part respective des différentes catégories d'espèces marines, estuariennes, anadromes ou d'eau douce. Plus précisément, leur but est d'expliquer les différences de proportion entre ces différentes catégories en fonction de leur position dans l'estuaire au cours du temps et en tenant compte des préférences écologiques des différentes espèces au cours de leur cycle vital.

1.3.1.2. Plans d'échantillonnage effectués

Quel que soit l'objet de la recherche, se pose le problème du choix du plan d'échantillonnage à mettre en oeuvre, et ce d'autant plus qu'on s'intéresse à la variabilité. Dans les cas où il s'agit d'examiner la variabilité temporelle, des suivis à long terme sont nécessaires. Pour Augustin *et al.* (1997) qui travaillent sur les écosystèmes récifaux, ces suivis ne doivent pas de plus se limiter à un seul peuplement mais à plusieurs afin d'avoir une

vision plus globale de l'écosystème. Ils suivent ainsi simultanément dans 10 unités d'échantillonnage, 1 fois par an pendant 5 ans, 5 peuplements dominants du paysage sous-marin de la Polynésie française : les algues, les coraux, les échinodermes, les mollusques et les poissons.

La fréquence de visite dépendra en grande partie des organismes et du phénomène étudié, ce dernier étant déterminant pour le choix des échelles spatiales et temporelles. Ainsi, Boulton et Lake (1992), qui s'intéressent aux effets de sécheresse et de crue se produisant au cours de deux années successives, échantillonnent mensuellement pendant ces deux années la faune macrobenthique dans les seuils et les mouilles de 4 sites situés sur 2 cours d'eau. De même, pour déterminer la valeur typologique des groupes de macrofaune benthique, Amanieu *et al.* (1981) échantillonnent mensuellement pendant 13 mois 9 stations de l'étang étudié.

S'intéressant essentiellement à la mise en évidence de modèles spatiaux, Short *et al.* (1991) favorisent la dimension spatiale en échantillonnant le contenu faunistique (poissons et invertébrés) de 6 stations à 2 dates différentes.

1.3.1.3. Méthodes d'analyses utilisées

Approches graphiques et utilisation d'analyse de variance

Comme pour l'étude de la structure d'un descripteur, il est fréquent de représenter graphiquement et de comparer les évolutions temporelles des différents groupes trophiques (Bunn, 1986 ; Boulton et Lake, 1992), des différentes catégories d'espèces (Loneragan *et al.*, 1989) ou des différents peuplements étudiés (Augustin *et al.*, 1997). Ainsi, Boulton et Lake (1992) comparent, pour chaque site et pour chaque type d'habitat (seuil et mouille) séparément, les évolutions temporelles du nombre d'individus moyen de chaque groupe trophique fonctionnel d'invertébrés en identifiant les dates de sécheresse et de crues. L'étude des relations entre les groupes faunistiques étudiés se limite alors à une interprétation visuelle des courbes obtenues. Ces auteurs notent ainsi le remplacement de certains groupes trophiques par d'autres suite à des crues, les premiers ayant une plus grande capacité à recoloniser le milieu que les autres.

S'il est intéressant de représenter visuellement les variations étudiées, la comparaison des différentes courbes obtenues a l'inconvénient, comme nous l'avons déjà noté, de devenir assez complexe quand leur nombre devient important.

Pour compléter ces représentations graphiques, des analyses de variance paramétriques (Bunn, 1986 ; Loneragan *et al.*, 1989), ou non-paramétriques (test de Kruskal-Wallis : Boulton et Lake, 1992 ; ou de Friedman : Augustin *et al.*, 1997), sont fréquemment employées pour tester la signification des variabilités observées. Ainsi, pour chaque station et chaque groupe trophique fonctionnel (collecteur, filtreur, fragmenteur, brouteur-racleur, prédateur), Bunn (1986) compare à l'aide d'histogrammes les nombres moyens de taxons ou d'individus entre les saisons, ce qui lui permet de voir que la plupart des sites ont les mêmes

changements temporels dans la composition des groupes trophiques. Il enrichit cette interprétation en calculant les corrélations entre les abondances des différents groupes trophiques pour analyser les relations entre ces groupes. Il effectue ensuite des ANOVA dans le but de tester la pertinence des effets "site", "saison" et l'interaction des deux pour chaque groupe trophique. Les résultats montrent des différences entre sites significatives pour tous les groupes, ce qui n'est pas le cas pour le groupe des racleurs entre saisons. Mais pour ces derniers, le fait que l'interaction site \times saison soit significative indique tout de même l'existence de changements saisonniers dans certains sites.

Cette utilisation des analyses de variance révèlent une volonté de la part des écologues d'étudier en détail les effets des facteurs temps, espace et de leurs interactions. Les informations "où" et "quand" sont considérées comme des véritables variables dont on étudie les effets sur les groupes fonctionnels étudiés.

Utilisation de méthodes d'ordination ou de classification

En complément ou non des résultats fournis par les représentations graphiques ou les analyses de variance, des méthodes d'ordination ou de classification sont fréquemment employées pour obtenir des trajectoires temporelles des différents groupes étudiés.

Boulton et Lake (1992) adoptent à la fois une stratégie d'analyses séparées, en effectuant pour chaque site étudié une ordination du tableau des groupes d'invertébrés, et une stratégie d'analyse mélangée en considérant pour chaque site l'ensemble des données correspondant aux deux types d'habitat étudiés (seuil et mouille). Les trajectoires temporelles obtenues pour les différents groupes faunistiques mettent en évidence des cycles saisonniers qui, d'après les auteurs, représentent la périodicité saisonnière alors que la récupération après des perturbations, tels une crue ou une sécheresse qui interrompent momentanément le cycle, répond bien à la définition de succession. La vitesse de succession, représentée sur le plan d'ordination par la distance entre les relevés, constitue une mesure de résilience, c'est-à-dire la capacité des groupes faunistiques à retrouver la trajectoire cyclique qui aurait existé en l'absence de perturbation.

En choisissant de mettre en oeuvre des méthodes d'analyse sous contrainte (analyse canonique des correspondances, cf. chapitre 2) pour étudier la variabilité interannuelle des peuplements étudiés, Augustin *et al.* (1997) utilisent le temps comme une véritable variable instrumentale contrôlant l'analyse. Ils effectuent des analyses séparées pour les peuplements de poissons d'une part et pour ceux des échinodermes et des mollusques rassemblés d'autre part. Dans chaque cas, l'ensemble des relevés (10 stations \times 5 années) est considéré et la matrice des variables explicatives [relevés \times variables] est constituée de variables binaires représentant chacune une année d'échantillonnage. Sur les graphiques d'ordination, des ellipses ont été tracées pour regrouper les unités d'échantillonnage d'une même année. Les résultats obtenus montrent que les peuplements benthiques sont stables et que les peuplements de poissons présentent en revanche des variations interannuelles significatives.

Mais globalement les auteurs concluent que les perturbations naturelles catastrophiques n'ont pas eu de conséquences néfastes notables sur les peuplements étudiés. Cependant, contrairement à leurs intentions, le traitement de données effectué ici ne correspond pas à une analyse simultanée des cinq peuplements étudiés qui aurait non seulement fourni une représentation des interactions entre ces peuplements, mais qui, de plus, aurait permis de mieux caractériser la variabilité interannuelle de l'ensemble de cet écosystème.

Comme Augustin *et al* (op.cit.), Short *et al.* (1991) étudient séparément les peuplements de poissons et d'invertébrés en se focalisant sur leur organisation spatiale le long du cours d'eau. La relation entre ces deux composantes se fait lors de l'interprétation des variations spatiales des peuplements de poissons en se référant aux caractéristiques trophiques de chaque station définies au préalable à partir d'une méthode de classification appliquée sur les données concernant les peuplements d'invertébrés.

En revanche, Amanieu *et al.* (1981) mettent en oeuvre une méthode d'analyse simultanée de tableaux (STATIS) en considérant les indices de diversité, calculés pour chaque groupe faunistique et chaque relevé (date × station), comme les variables. Ils constituent ainsi autant de tableaux (dates × variables) qu'il y a de stations et utilisent STATIS pour les analyser simultanément. Cette méthode leur permet d'obtenir la typologie des stations la plus cohérente du point de vue de leur diversité faunistique et selon que l'on considère plusieurs groupes systématiques simultanément ou isolés. Ils discutent ainsi de la valeur typologique des groupes faunistiques étudiés et de l'intérêt à utiliser la diversité pour définir ces groupes.

1.3.2. Etude des relations entre des descripteurs des deux ensembles de paramètres biotiques et abiotiques : relation biocénose/biotope

Identifier les relations entre les facteurs du milieu et la faune ou la flore constitue une problématique majeure de l'écologie. Dans ce contexte, de nombreux écologues ont récemment souligné l'importance de la prise en compte des variations spatiales et temporelles (Wiens, 1986 ; Southwood, 1988 ; Townsend et Hildrew, 1994...). Identifier les principaux facteurs environnementaux (biotiques ou abiotiques) influant sur l'abondance des espèces et la composition des peuplements dans le temps et dans l'espace, et comprendre comment ils agissent selon ces deux axes demeurent les problèmes centraux de cette discipline (Brown, 1984 ; Barbault, 1992a).

Le nombre d'articles traitant de la relation faune-milieu ou flore-milieu dans le cadre d'études spatio-temporelles est considérable et les méthodes d'approche de ces questions sont également très diverses. Dans ce qui suit, nous ne prétendons pas fournir une revue exhaustive de la question mais plutôt donner un aperçu de la diversité et de la complexité de ces situations.

1.3.2.1. Formulation des objectifs

Si l'objectif général est l'étude des relations "espèces-milieu", une diversité d'objectifs particuliers apparaît à partir du moment où la notion de variabilité affectant simultanément les espèces et leur milieu est introduite. Différentes questions peuvent être alors posées concernant l'évolution de ces relations dans le temps ou dans l'espace. Nous avons ainsi identifié différents "types" d'objectifs visés par les écologues selon leur approche spatio-temporelle de la relation "espèces-milieu". En effet, ces deux axes de variabilité ne sont pas forcément pris en compte avec une égale considération. Alors que certains s'intéressent davantage à l'identification d'une relation au niveau spatial, d'autres mettent l'accent sur la dimension temporelle. Dans chaque cas, la question de l'évolution ou de la stabilité de cette relation, respectivement dans le temps et dans l'espace, peut ensuite être posée. Mais chacune de ces variabilités, spatiale ou temporelle, peuvent aussi être examinées séparément avec un même intérêt.

A travers quelques exemples, nous allons préciser ces différents types d'approche correspondant à des objectifs particuliers.

Identification de la relation au niveau spatial

Même si les études effectuées se rapportent à des données récoltées à la fois dans le temps et dans l'espace, l'objectif est ici essentiellement d'identifier la relation existant entre les descripteurs à l'échelle des stations sans considérer, tout au moins dans un premier temps, les variations dans le temps.

Déterminer les facteurs du milieu qui influent sur l'organisation spatiale des assemblages d'espèces est un but fréquemment visé quel que soit l'écosystème étudié (Cortes, 1992 en milieu lotique ; Winemiller et Leslie, 1992 en milieu estuarien tropical ; Fisher et Eckmann, 1997 en milieu lacustre ; Aliaume *et al.*, 1993a en milieu côtier ; Green, 1996 en milieu récifal...). En milieu lotique, plusieurs zonations écologiques fondées sur des différences de peuplements ont été identifiées en corrélant la succession longitudinale des espèces avec celles de paramètres biotiques ou abiotiques (Verneaux, 1981, voir également pour revue dans Amoros et Petts (1993), Roux et Copp, p 151-154 pour les poissons ou Richardot-Coulet et Greenwood, p 126-129 pour les invertébrés). Vannote *et al.* (1980) ont ainsi proposé l'hypothèse du River Continuum Concept (RCC) qui suggère que les modifications progressives dans l'organisation longitudinale des peuplements s'expliquent par les changements progressifs que subit le cours d'eau de la source à l'embouchure tant pour les paramètres physico-chimiques que trophiques.

Envisageant la relation espèces-milieu de façon inverse, l'identification d'espèces ou groupes d'espèces capables de prédire un ensemble de variables de milieux constitue la question centrale de la théorie des indicateurs biologiques (Chessel et Mercier, 1993). Celle-ci se fait généralement en référence à la dimension spatiale. Ainsi, Grasmück *et al.* (1995) ont

pour objectif de déterminer des groupes d'espèces de macrophytes aquatiques bio-indicatrices pour la qualité de l'eau et pour les caractéristiques physiques des rivières dans la région Lorraine qui est d'une grande diversité géologique. Ou bien encore Conradi *et al.* (1997) ont pour but de définir le rôle de bio-indicateur des populations d'amphipodes en milieu côtier industrialisé.

Au lieu de chercher, soit à expliquer directement la distribution spatiale faunistique par les variables environnementales, soit au contraire à prédire un ensemble de variables de milieu à l'aide d'une structure faunistique, certains auteurs examinent avec une approche plus symétrique la relation espèces-milieu. De cette façon, Franquet *et al.* (1995) veulent déterminer la structure spatiale commune aux espèces d'éphéméroptères et aux variables du milieu. Plus précisément, ils veulent voir, indépendamment de l'effet temporel, s'il existe une concordance entre la structuration spatiale des stations par le milieu et celle induite par les espèces. De façon plus globale, on peut s'intéresser à la relation spatiale entre différentes composantes de l'écosystème étudié. Par exemple, Haury *et al.* (1995) étudient le lien entre quatre compartiments (milieu physique, qualité de l'eau, macrophytes et salmonidés) d'un ruisseau à salmonidés. Leur objectif est de mettre en évidence l'organisation spatiale de chaque compartiment et de les comparer entre eux afin d'identifier le rôle fonctionnel de chacun à l'intérieur du ruisseau et déterminer ainsi les facteurs écologiques principaux affectant la distribution des salmonidés.

Dans le cadre d'études spatio-temporelles, se pose la question de la stabilité dans le temps de la relation espèces-milieu identifiée. Ainsi, Green (1996) commence par identifier les modèles spatiaux d'utilisation de l'habitat d'espèces de poissons récifales en expliquant la répartition de ces dernières par les caractéristiques physiques de l'habitat. Puis, il examine si ces modèles se retrouvent de façon identique à différentes dates. De même, Flores-Verdugo *et al.* (1990) cherchent à comparer les modèles d'utilisation de l'habitat des poissons en saison sèche et en saison des pluies dans un système estuarien lagunaire tropical.

Pour certains chercheurs, déterminer si cette relation est stable ou au contraire si elle varie dans le temps, constitue un moyen de tester des modèles ou hypothèses développés dans un champ plus théorique de l'écologie. Par exemple, Dudgeon (1984) cherche à vérifier dans un premier temps si les prévisions du River Continuum Concept (Vannote *et al.*, op.cit.) s'appliquent aux cours d'eaux tropicaux. Puis, il veut voir comment l'organisation longitudinale des groupes fonctionnels, telle que la prédit le RCC, est affectée par les fluctuations saisonnières du régime hydrologique, ce qui revient à examiner l'évolution de cette organisation au cours des mois. Concernant les peuplements de poissons, Rodriguez et Lewis (1997) veulent tester le modèle de Robinson et Tonn (1989) sur plusieurs lacs de régions différentes de la plaine inondable de l'Orenoque, modèle d'après lequel les piscivores, en conjonction avec un certain nombre de variables environnementales (profondeur, surface, isolation...), ont une large influence sur la structure spatiale des

assemblages de poissons dans des petits lacs tempérés. Ces lacs étant régulièrement perturbés par des crues, ils vérifient également la validité de ce modèle à différentes saisons.

Dans une perspective plus appliquée pour la gestion des milieux aquatiques et partant de la constatation que la composition des assemblages de macroinvertébrés de rivières varie en fonction de la surface de substrat échantillonné, Armitage *et al.* (1995) proposent de se baser sur une nouvelle unité de surface intermédiaire entre le microhabitat et le macrohabitat et qu'ils appellent "mésohabitat". Leur objectif est donc de tester si, à cette échelle d'habitat, les peuplements faunistiques spécifiques restent distincts et constants au cours des saisons, ce qui revient à étudier la stabilité temporelle de la structure spatiale des peuplements d'invertébrés.

Identification de la relation au niveau temporel

L'étude de la relation "espèces-milieu" peut également s'envisager à l'échelle des dates en considérant en priorité la dynamique temporelle de cette relation. L'objectif visé est alors de déterminer les variables environnementales influençant la structure temporelle des peuplements (Romo et Van Tongeren, 1995). Il s'agit de voir comment la dynamique temporelle des assemblages d'espèces se modifie en fonction des variations des facteurs du milieu. Ainsi, Nacorda et Yap (1997) cherchent à savoir comment les composantes majeures des communautés de macrofaune d'un récif corallien répondent aux variations de leur environnement sur un cycle d'une année.

Cette approche asymétrique de la relation temporelle consistant à expliquer les variations des espèces par celles des facteurs du milieu n'est pas systématique. Ainsi, Franquet et Chessel (1994) abordent le problème de façon symétrique et regardent s'il existe une concordance entre la structure des dates du point de vue faunistique et celle du point de vue du milieu. Ils étudient ainsi la covariation temporelle espèces-milieu. De façon plus globale, Lair et Sargos (1993) cherchent à relier au niveau du cours moyen de la Loire les changements saisonniers et annuels des variables hydrologiques et physico-chimiques aux changements dans la biomasse algale en s'intéressant aux relations entre ces différentes variables abiotiques et biotiques aux deux échelles temporelles considérées.

Comme se posait la question de la stabilité dans le temps de la relation espèces-milieu identifiée à l'échelle spatiale, se pose ici celle de la variabilité dans l'espace de la relation identifiée à l'échelle des dates. Ainsi, Pearson (1984) de même que Peterson et Ross (1991) s'intéressent à la variabilité de la dynamique temporelle des peuplements le long d'un gradient longitudinal. Le premier examine la structure temporelle des communautés d'invertébrés en lien avec les variations de température et d'oxygène pour chacune des stations situées de l'amont vers l'aval d'un cours d'eau, et il compare ensuite les structures obtenues entre les stations. L'objectif des seconds est de mettre en évidence le long d'un gradient estuarien de cours d'eau côtier des modèles temporels d'utilisation de l'habitat par le necton (poissons et

décapodes) en réponse aux variations temporelles des paramètres physico-chimiques. Il s'agit donc bien d'étudier la variabilité spatiale de la relation temporelle "faune-milieu".

Etude de la relation spatio-temporelle

Si certains écologues s'intéressent plus particulièrement à la relation espèces-milieu au niveau spatial ou au niveau temporel, et éventuellement à la stabilité de cette relation dans le temps ou dans l'espace, d'autres étudient cette relation à la fois dans le temps et dans l'espace en portant une égale considération à ces deux axes de variabilité.

Dans ce contexte, l'objectif est alors de déterminer les facteurs du milieu qui pourraient rendre compte non seulement des fluctuations temporelles des assemblages d'espèces mais aussi de leur hétérogénéité spatiale, c'est-à-dire de leur organisation spatio-temporelle. D'elbée et Castel (1995) ainsi que Maes *et al.* (1998b) cherchent ainsi à identifier la répartition spatio-temporelle, des peuplements de zooplancton le long d'un gradient thermosalin pour les premiers, et des peuplements de poissons le long d'un estuaire fortement anthropisé pour les seconds.

S'il existe encore un débat, en écologie aquatique, relatif aux processus physiques ou biologiques déterminant l'organisation des communautés (Grossman *et al.*, 1982), la nécessité de prendre en compte les variations spatiales et temporelles est par contre très généralement reconnue (Wiens, 1986 ; Southwood, 1988 ; Palmer et Poff, 1997...). C'est d'ailleurs dans ce cadre spatio-temporel qu'ont été développés les concepts récents du "River Habitat Templet" (patron d'habitat ou cadre de variabilité spatio-temporelle) (Townsend et Hildrew, 1994) et de "Patch Dynamic" (dynamique des mosaïques) (Townsend, 1989) faisant l'hypothèse que la variabilité spatiale et temporelle de l'environnement peut expliquer la structuration des peuplements en milieu aquatique.

Concernant les études sur les relations "poissons-habitat" dans ce cadre spatio-temporel, l'objectif général est de tester l'hypothèse que la structure des assemblages de poissons dépend de la structure de l'habitat (Bart, 1989 ; Pusey, 1993) et de sa complexité (Gorman et Karr, 1978 ; Jordan *et al.*, 1998). Plus précisément, pour Gorman et Karr (1978), il s'agit dans un premier temps de vérifier l'existence de relations prévisibles entre la structure de l'habitat, dont la diversité est mesurée par différentes combinaisons des trois composantes, substrat, profondeur et courant, et celle des peuplements de poissons. Puis, ils cherchent à voir si ces relations sont valables à la fois en milieu tropical et tempéré, si elles sont influencées par les changements saisonniers de l'environnement, et comment elles sont affectées par les modifications anthropiques sur le cours des rivières et les bassins versants. Contrairement aux auteurs précédents, Bart (1989) est plus critique sur la validité de ce modèle de guildes habitationnelle d'après lequel les poissons s'associent en groupe dans des types d'habitat bien définis. Aussi, son objectif est de déterminer l'importance des structurations des assemblages d'espèces selon le niveau d'habitat (seuil, mouille ou crique). Pour cela, il teste si dans 3 sites différents, on retrouve quelle que soit la saison une

différenciation de ces trois types d'habitat. Il s'intéresse ainsi aux variations spatiales et temporelles de la relation habitat-poisson. Tout en poursuivant le même objectif, Pusey *et al.* (1993) cherchent en plus à voir l'influence des fluctuations temporelles du régime hydrologique sur ces relations.

Le débit représente en effet un des principaux paramètres physiques influant sur la structuration des assemblages des poissons de rivière ou de fleuve dans le temps (Horwitz, 1978 ; Resh *et al.*, 1988). En distinguant ainsi les facteurs hydrologiques des caractéristiques de l'habitat (profondeur, courant, substrat, qualité de l'eau, présence d'abris...), Méricoux et Ponton (1999) examinent séparément les variations temporelles et spatiales des abondances des poissons. Leurs objectifs sont d'identifier d'abord les espèces de poissons dont les densités varient à la fois dans le temps et dans l'espace puis d'examiner quels sont les paramètres d'habitat qui déterminent les variations spatiales des densités spécifiques de poissons et ensuite de tester comment les événements hydrologiques influent sur les variations temporelles des densités spécifiques. Sans distinguer aussi nettement les effets spatiaux et temporels, l'objectif d'Hutagalung *et al.* (1997) est d'examiner l'évolution saisonnière des relations poissons-habitat dans des secteurs lentiques et lotiques plus ou moins fortement anthropisés. Ils cherchent de cette façon à voir quelles sont les différences dans la relation habitat-poisson selon la saison et selon le type d'écoulement et quels sont les effets des actions anthropiques dans les différents secteurs.

Quelle que soit l'approche adoptée pour l'étude des relations espèces-milieu, on s'aperçoit que la prise en compte de la variabilité spatiale et temporelle de chacune des composantes de la relation conduit à la formulation d'une diversité d'objectifs nécessitant la mise en oeuvre de protocoles d'échantillonnage plus ou moins complexes.

1.3.2.2. Plans d'échantillonnage effectués

Les premières questions lors de l'élaboration du plan d'échantillonnage portent sur le choix des paramètres du milieu à mesurer. Il peut s'agir de paramètres physico-chimiques (température, oxygène, pH, alcalinité, conductivité, nitrate, phosphate...) à partir desquels la qualité de l'eau est évaluée (Dudgeon, 1984 ; Pearson, 1984 ; Peterson et Ross, 1991 ; Cortes, 1992 ; Lair et Sargos, 1993 ; D'elbée et Castel, 1995 ; Grasmück *et al.*, 1995 ; Romo et Van Tongeren, 1995 ; Maes *et al.*, 1998b), et/ou de descripteurs de l'habitat tels que la profondeur, le substrat, la vitesse du courant, les débris, la végétation, la turbidité... (Gormann et Karr, 1978 ; Bart, 1989 ; Winemiller et Leslie, 1992 ; Pusey, 1993 ; Armitage *et al.*, 1995 ; Fischer et Eckmann, 1997 ; Hutagalung *et al.*, 1997 ; Nacorda et Yap, 1997 ; Méricoux et Ponton, 1999). Parmi les paramètres du milieu retenus, certains ne varient pas dans le temps, ils caractérisent l'état de la station comme par exemple, la distance à la source, la surface du bassin versant, l'altitude...

Quels que soient le ou les types de paramètres choisis pour l'étude des relations espèces-milieu, ils sont généralement mesurés parallèlement aux mesures faunistiques ou floristiques dans plusieurs stations et à plusieurs reprises. Le choix des échelles spatiales et temporelles auxquelles se situe la relation constitue la difficulté essentielle dans la définition du protocole d'échantillonnage.

Au niveau spatial, le plus simple est de ne considérer qu'une seule échelle. Par exemple, sont échantillonnées plusieurs stations situées le long d'un même cours d'eau (Dudgeon, 1984 ; Pearson, 1984), le long d'un même estuaire (Flores-Verdugo *et al.*, 1990 ; Peterson et Ross, 1991 ; Maes *et al.*, 1998b), sur un même lac (Romo et Van Tongeren, 1995) ou dans une même baie (Aliaume *et al.*, 1993a ; D'elbée et Castel, 1995 ; Conradi *et al.*, 1997).

A une échelle supérieure, sont prospectées plusieurs stations situées sur plusieurs cours d'eau appartenant à un même bassin versant (Cortes, 1992 ; Pusey, 1993 ; Grasmück *et al.*, 1995), ou plusieurs types de milieu d'une même région. Ainsi, Winemiller et Leslie (1992) échantillonnent plusieurs sites correspondant à des écosystèmes aquatiques divers situés dans une même région côtière : plage, lagunes, estuaires, rivières, marais...

A une échelle encore plus grande, l'échantillonnage pourra porter sur plusieurs cours d'eau ou plusieurs lacs de plusieurs bassins versants (Gorman et Karr, 1978 ; Rodriguez et Lewis, 1997).

Dans certains cas, et particulièrement dans l'étude des relations poissons-habitat, plusieurs zones, correspondant chacune à un type d'habitat particulier, sont échantillonnées sur une même station. Par exemple, en milieu récifal, Green (1996) échantillonnent pour 3 sites différents 6 types d'habitat (platier récifal interne et externe, crête, pente récifale, base récifale et platier sableux) afin de tester les effets "site" et "habitat" sur la densité et la diversité des peuplements de poissons. De même, en milieu lotique, Bart (1989) effectue des pêches dans 3 types d'habitat (seuil, mouille et affluent) au niveau de 3 sites situés sur un tronçon de quelques kilomètres de rivière. En milieu lacustre, Fischer et Eckmann (1997) considèrent différentes strates de profondeur avec des caractéristiques d'habitat différentes pour chacune des stations étudiées.

Plusieurs échelles spatiales peuvent être ainsi appréhendées. C'est le cas de Gorman et Karr (1978) qui échantillonnent dans chacun des 3 bassins versants étudiés, des zones de seuils et de mouilles pour chacune des stations situées sur différents cours d'eau des bassins.

Au niveau temporel, se pose la question de l'échelle à laquelle on situe le phénomène étudié, sur combien de temps et avec quelle fréquence d'échantillonnage. Afin de mettre en évidence les facteurs influant sur la dynamique spatio-temporelle des peuplements, il est fréquent d'effectuer l'échantillonnage à un rythme mensuel pendant 1 ou 2 années pour couvrir au moins un cycle annuel (Pearson, 1984 ; Bart, 1989 ; Flores-Verdugo *et al.*, 1990 ;

Peterson et Ross, 1991 ; D'elbée et Castel, 1995 ; Fischer et Eckmann, 1997 ; Nacorda et Yap, 1997; Maes *et al.*, 1998b).

Sur ce cycle annuel, certains écologues s'intéressent essentiellement au cycle saisonnier et ils ne réalisent alors qu'une campagne par saison également pendant 1 ou 2 années (Dudgeon, 1984 ; Cortes, 1992 ; Pusey, 1993 ; Armitage *et al.*, 1995 ; Conradi *et al.*, 1997). D'autres écologues, s'intéressant à des phénomènes plus localisés dans le temps, effectuent des échantillonnages plus ponctuels. Ainsi, Rodriguez et Lewis (1997) réalisent 1 campagne en début et en fin de saison sèche pendant 2 ans pour étudier l'effet des précipitations qui s'écoulent durant la saison des pluies, ou bien encore Hutagalung *et al.* (1997), ayant pour but d'examiner les grandes tendances dans les relations poissons-habitat, effectuent une campagne de pêche en étiage hivernal avec une faible température et un fort débit et une autre en étiage estival avec une température plus élevée et un débit plus faible.

Pour voir des différences inter-annuelles, des études à plus long terme s'étendant sur plusieurs années sont nécessaires. La fréquence de visite peut être alors d'une à plusieurs fois par année. Dans ce dernier cas, il est possible d'appréhender les relations espèces-milieu à plusieurs échelles : annuelles, saisonnières et/ou mensuelles (Lair et Sargos, 1993 ; Romo et Van Tongeren, 1995).

Une fois les objectifs identifiés et le protocole d'échantillonnage établi et mis en oeuvre, les écologues doivent choisir les méthodes d'analyses statistiques adaptées à leurs données et leur permettant de répondre aux questions qu'ils se posent.

1.3.2.3. Méthodes d'analyses utilisées

Face à la diversité et à la complexité des objectifs visés et des données récoltées, l'écologue a le choix entre diverses méthodes statistiques pour rendre compte à la fois des relations espèces-milieu étudiées mais aussi de la variabilité spatio-temporelle de ces relations.

Approches graphiques ou calcul d'indices suivi par des régressions

Les représentations graphiques des données floro/faunistiques et celles concernant les paramètres du milieu constituent les traitements les plus élémentaires effectués par certains écologues. Selon l'objectif, ce seront soit les évolutions temporelles soit les évolutions spatiales de chaque variable mesurée qui seront représentées. Ainsi, Pearson (1984) qui s'intéresse à la variabilité spatiale de la dynamique temporelle des communautés d'invertébrés le long d'un cours d'eau, représente pour chaque station échantillonnée l'évolution temporelle des densités de macro-invertébrés ainsi que de chaque variable physico-chimique. En revanche, Dudgeon (1984) décrit pour chaque date les variations stationnelles de chaque variable physico-chimique à l'aide d'histogramme et celles des densités de chaque groupe fonctionnel à l'aide de courbes avec une courbe par groupe. Il étudie ainsi les fluctuations saisonnières de l'organisation longitudinale des groupes fonctionnels. Dans chaque cas, l'étude de la relation faune-milieu se fait par une interprétation visuelle des graphiques

obtenues que Dudgeon complète en calculant des corrélations entre les densités des groupes faunistiques et certaines variables chimiques susceptibles d'expliquer les changements observés dans l'organisation fonctionnelle. Néanmoins, la multiplication des graphiques effectués rend difficile l'interprétation et la synthèse des résultats.

Afin d'apprécier de façon plus objective la valeur explicative des différents paramètres de milieu, des régressions sont souvent utilisées entre ces paramètres et des indices synthétiques calculés pour caractériser le peuplement. Ainsi, Peterson et Ross (1991) et Nacorda et Yap (1997) déterminent pour chaque site étudié les variables environnementales influençant la dynamique temporelle des peuplements avec des régressions multiples pas à pas effectuées entre la richesse spécifique ou les abondances totales par site et les valeurs mensuelles des paramètres du milieu.

Dans l'étude des relations habitat-poisson, il est fréquent de calculer des indices de diversité faunistiques et de diversité d'habitat exprimant la variabilité spatiale (Gorman et Karr, 1978 ; Pusey, 1993 ; Hutagalung *et al.*, 1997) ou des indices de similarité faunistiques et physiques entre habitats (Bart, 1989 ; Rodriguez et Lewis, 1997). Grâce à des régressions entre la diversité spécifique et différentes combinaisons de diversité d'habitat, Gorman et Karr (1978) ont montré une influence positive de la diversité spatiale du milieu sur la richesse en poissons, influence qui est cependant plus ou moins significative selon les saisons et la qualité de l'eau.

S'ils ont l'avantage de caractériser de façon synthétique des peuplements ou des habitats, de tels indices ont néanmoins l'inconvénient de ne donner qu'un aperçu de l'information recueillie par une réduction à une quantité univariée du peuplement ou des composantes de l'habitat.

Utilisation de méthodes d'ordination ou de classification

Outre ces approches de la relation espèces-milieu par l'intermédiaire de représentations graphiques des données, de calculs de corrélation ou de régressions, de nombreux écologues utilisent des méthodes d'ordination ou de classification. Certains auteurs comme Chessel et Mercier (1993), Dolédec et Chessel (1994) ou Prodon et Lebreton (1994) ont ainsi recensé les principales méthodes d'ordination linéaire pour l'étude des relations espèces-milieu. Dans le cadre de ce chapitre portant sur l'analyse bibliographique des relations espèces-milieu dans le temps et dans l'espace, nous avons retrouvé les différentes stratégies identifiées par ces auteurs. Il ne s'agit donc pas pour nous de refaire ici une revue de ces méthodes et encore moins d'en détailler le principe mais plutôt de montrer à travers quelques exemples comment sont prises en compte les dimensions spatiales et temporelles lors de la mise en oeuvre de l'une ou l'autre de ces stratégies.

Stratégies dissymétriques

Dans cette catégorie, trois grandes familles de méthodes sont distinguées :

- l'ordination indirecte (indirect gradient analysis, Whittaker, 1967, 1970, 1973) où les paramètres environnementaux expliquent les structures établies par l'analyse préalable des données floro/faunistiques,

- l'ordination directe (direct gradient analysis, Whittaker, 1967, 1970, 1973) où de façon inverse on étudie le mode de répartition des espèces sur les axes d'ordination issues de l'analyse préalable des données du milieu,

- les analyses sous-contrainte ou sur variables instrumentales (Ter Braak, 1986 ; Lebreton *et al.*, 1988a, 1988b, 1991) qui fournissent des ordinations simultanées des espèces et des relevés directement dérivées des variables de milieu.

Un exemple d'ordination directe est fourni par l'étude de Grasmück *et al.* (1995) qui s'intéressent au pouvoir bio-indicateur des espèces de macrophytes aquatiques. Ils commencent par effectuer l'ACP du tableau de données rassemblant les variables morphométriques, chimiques et environnementales. Puis, ils projettent en variables supplémentaires les espèces de macrophytes sur le plan factoriel des variables obtenues pour étudier les relations entre les groupes floristiques et les paramètres environnementaux et juger ainsi de leur pouvoir bio-indicateur.

Les méthodes d'ordination indirecte sont néanmoins les plus fréquemment utilisées en écologie aquatique. Les tableaux de données faunistiques peuvent être analysées par une ACP centrée par espèces (Hutagalung *et al.*, 1997 ; Maes *et al.*, 1998b), par une AFC ou par sa version détendancée (Cortes, 1992 ; Winemiller et Leslie, 1992 ; Pusey, 1993 ; Armitage et al, 1995), ou par une méthode de classification (Flores-Verdugo *et al.*, 1990 ; Conradi *et al.*, 1997).

Les ordinations des relevés ainsi obtenues sont interprétées à l'aide du tableau des valeurs des variables du milieu. Certains effectuent ces analyses en considérant l'ensemble des données et font figurer sur les cartes factorielles obtenues les informations relatives au temps et à l'espace. Hutagalung *et al.* (1997) effectuent ainsi différentes représentations des relevés sur les plans factoriels en les regroupant soit par secteurs, soit par saisons, soit par stations, puis discutent des résultats à l'aide des valeurs des variables d'habitat mesurées.

D'autres cherchent à éliminer un effet temporel. C'est le cas de Conradi *et al.* (1997) qui suppriment l'effet saisonnier en considérant les abondances spécifiques totales. De même, Flores-Verdugo *et al.* (1990) suppriment d'abord une part de variabilité temporelle en regroupant les données par saison puis effectuent une méthode de classification par saison. En se référant aux tableaux de données du milieu, ils schématisent deux modèles d'utilisation de l'habitat par les peuplements de poissons, un en saison sèche, l'autre en saison des pluies.

D'autres auteurs calculent les corrélations entre les axes d'ordination issus de l'analyse du tableau floro/faunistiques et chaque variable de milieu prise en compte de façon indépendante. Ils attribuent ainsi une signification à ces axes. Parmi ceux-là certains considèrent l'ensemble des relevés afin d'étudier l'organisation spatio-temporelle des

assemblages d'espèces en faisant apparaître sur le plan factoriel des relevés les différentes dates d'échantillonnage ou les trajectoires temporelles correspondant à chaque station (Pusey, 1993). Maes *et al.* (1998b) identifient ainsi le premier axe, corrélé avec la salinité, comme un axe spatial et le second, corrélé avec la température, comme un axe temporel. Néanmoins, comme le soulève Cortes (1992), les relations entre un paramètre du milieu et les axes peuvent être assez complexes à analyser, une même variable pouvant être par exemple corrélée avec plusieurs axes alors que ceux-ci sont théoriquement indépendants. De plus, le fait de considérer l'ensemble des données conduit à un mélange des effets spatiaux et temporels qui complique encore plus l'interprétation. Un certain nombre d'écologues évitent ce problème en se focalisant sur une des deux dimensions. Winemiller et Leslie (1992) effectuent ainsi ces analyses sur les valeurs moyennes par site tandis qu'Armitage *et al.* (1995) commencent par exécuter une analyse pour chaque saison puis sur l'ensemble des données afin d'étudier les variations saisonnières des structures spatiales faunistiques qu'ils relient à chaque date avec les variables du milieu.

En complément ou à la place de ces calculs de corrélations, d'autres auteurs utilisent des régressions multiples pour mettre en évidence les combinaisons de variables du milieu les plus étroitement corrélées avec les axes d'ordination faunistique (Pusey, 1993).

Beaucoup d'écologues préfèrent néanmoins utiliser les méthodes sur variables instrumentales pour l'étude des relations espèces-milieu afin de définir de façon plus optimale que par les méthodes précédentes des axes d'ordination par rapport aux variables environnementales. Alors que certains utilisent l'analyse canonique des correspondances ou sa version détendancée (Cortes, 1992 ; Winemiller et Leslie, 1992 ; Rodriguez et Lewis, 1997 ; Fischer et Eckmann, 1997), d'autres emploient l'Analyse en Composantes Principales sur Variables Instrumentales (ACPVI, D'elbée et Castel, 1995 ; Romo et Van Tongeren, 1995). La prise en compte des dimensions spatiales et temporelles dans l'étude de ces relations se fait aussi de façon différente selon les auteurs.

Certains, comme D'elbée et Castel (1995), considèrent l'ensemble des données et ajoutent aux variables du milieu les variables qualitatives décrivant les informations spatiales et temporelles mises sous forme disjonctive (années, mois, stations, marées). Ces auteurs réalisent ainsi plusieurs ACPVI en éliminant une ou plusieurs variables afin de quantifier et de comparer le rôle respectif de chacune d'elles, et donc du temps et de l'espace, sur la distribution et la densité des espèces phytoplanctoniques.

En revanche, Cortes (1992), après avoir constaté un mélange de ces effets en considérant l'ensemble des données, élimine les variations temporelles en ne considérant que les moyennes des dates par site pour la mise en oeuvre d'une ACC. Fischer et Eckmann (1997) se focalisent également sur la distribution spatiale (sites et profondeurs) en considérant uniquement les mois durant lesquels les plus fortes valeurs de biomasses et abondances ont été obtenues. D'autres éliminent dans un premier temps l'effet saisonnier en effectuant une

ACC par date à partir de laquelle ils étudient la relation espèces-milieu au niveau spatial puis ils comparent chacune de ces ACC entre elles et avec celle effectuée sur l'ensemble des données pour étudier les changements saisonniers de cette relation (Armitage *et al.*, 1995 ; Rodriguez et Lewis, 1997).

Au contraire, d'autres cherchent plutôt à éliminer l'effet spatial. Pour cela, Romo et Van Tongeren (1995) effectuent une ACPVI pour chaque station qu'ils enrichissent avec une ACPVI sur l'ensemble des données pour laquelle ils considèrent comme variable active, outre les variables du milieu dont la température représentant l'effet saisonnier, la variable année. Ils déterminent ainsi les facteurs les plus influant sur la dynamique temporelle à long terme des communautés phytoplanctoniques.

Stratégies symétriques

Par rapport aux stratégies dissymétriques pour lesquelles la relation espèces-milieu est envisagée de façon asymétrique parce qu'on cherche à expliquer un groupe de variables par l'autre, les méthodes symétriques traitent les deux groupes de variables avec une égale considération.

Une première façon de faire consiste à regrouper les données floro-faunistiques et environnementales dans un même tableau puis à effectuer l'analyse de ce tableau. En appliquant cette stratégie, Lair et Sargos (1993) ainsi que Rodriguez-Romero *et al.* (1998) se focalisent sur les effets temporels. Pour cela, les premiers font pour chaque station échantillonnée des ACP inter-mois et inter-années sur les matrices constituées de 12 variables abiotiques et d'une variable biotique (biomasse algale) pour étudier les typologies saisonnières et annuelles au niveau de chaque site ainsi que les relations entre les variables abiotiques et biotique à ces deux échelles temporelles. Les seconds relient les abondances et biomasses des espèces dominantes avec un certain nombre de variables environnementales en effectuant une ACP sur les coefficients de variation temporels de l'ensemble des données. Le plan factoriel obtenu révèle une typologie temporelle de la relation faune-milieu.

Une autre stratégie abordant symétriquement la relation espèces-milieu est celle de l'analyse de co-inertie (Dolédéc et Chessel, 1994) dont nous détaillerons le principe ultérieurement. Avec cette méthode, on cherche à décrire la structure commune aux 2 tableaux de données pour étudier la co-structure espèces-milieu. Méricoux et Ponton (1999) l'utilisent pour examiner la relation habitat-poisson au niveau spatial. Pour cela, ils ne considèrent pour les données faunistiques, que les espèces sensibles à "l'effet site" testé au préalable par une ANOVA, et pour les données environnementales que les paramètres décrivant la variabilité spatiale de l'habitat qu'ils distinguent de ceux décrivant la variabilité temporelle. Franquet *et al.* (1995) veulent également se focaliser sur l'effet spatial en étudiant la co-structure spatiale entre les espèces d'éphéméroptères étudiées et les variables environnementales. Pour cela, ils effectuent une co-inertie entre les tableaux de données représentant les valeurs moyennes des dates pour chaque site.

Dans le prolongement de l'analyse de co-inertie, une autre façon d'aborder de façon symétrique la relation espèces-milieu est de traiter simultanément plusieurs tableaux de données. C'est ce que font Haury *et al.* (1995) pour étudier les relations essentiellement spatiales entre quatre compartiments d'un ruisseau à salmonidés (milieu physique, qualité de l'eau, macrophytes et salmonidés). Ils utilisent l'analyse factorielle multiple (Escofier et Pagès, 1994) qui leur permet d'étudier chaque groupe séparément et simultanément en identifiant une typologie des stations commune à tous les groupes et en examinant de quelle façon chaque compartiment reflète cette typologie commune.

1.4. Conclusion

Cette revue bibliographique portant sur l'approche spatio-temporelle de l'étude des écosystèmes a bien mis en évidence l'existence d'une diversité d'objectifs écologiques. Que ce soit pour l'étude de l'organisation spatiale et/ou temporelle d'un descripteur, (c'est-à-dire de sa structure), ou pour l'étude spatiale et/ou temporelle des relations ou interactions entre différentes composantes de l'écosystème, (c'est-à-dire de son fonctionnement), nous avons pu néanmoins dégager des grandes catégories d'objectifs selon la prise en compte de ces deux dimensions. Si certains les abordent avec une égale considération, d'autres accordent davantage d'attention à la structure spatiale alors que d'autres portent plus d'intérêt à la structure temporelle.

De même, lors de la mise en relation de ces structures avec les paramètres du milieu, certaines études cherchent à déterminer en priorité les facteurs du milieu qui influent sur l'organisation spatiale des assemblages d'espèces, tandis que d'autres veulent identifier ceux qui agissent sur l'évolution temporelle de ces assemblages. D'autres études ne distinguent pas ces deux précédents objectifs et visent à rechercher plus globalement les paramètres de l'environnement expliquant la répartition spatio-temporelle des peuplements. De façon symétrique, certains écologues recherchent la structure spatiale, ou temporelle, ou spatio-temporelle, commune aux espèces et aux variables du milieu.

Dans chaque cas, se posent les questions de la permanence, de la variabilité ou de l'évolution dans le temps ou dans l'espace de ces structures. De nombreuses études cherchent ainsi à apprécier les différentes composantes de la stabilité qu'il s'agisse, au sens de Connell et Sousa (1983), de stabilité, de persistance, de résistance ou de résilience des assemblages d'espèces. De cette façon, un certain nombre d'études veut évaluer les effets des perturbations sur la structure des peuplements et des écosystèmes.

Pour appréhender de façon plus précise les variabilités spatiales et temporelles de l'environnement, certains cherchent à déterminer si la relation espèces-milieu est stable ou non dans le temps. De façon complémentaire, d'autres veulent voir si elle se retrouve de façon identique dans l'espace. D'autres encore distinguent les facteurs environnementaux qui

sont susceptibles d'influencer les variations spatiales des assemblages d'espèces de ceux qui déterminent les variations temporelles de ces assemblages.

Quel que soit l'objectif visé, de nombreux écologues ont souligné la nécessité de définir à quelles échelles se situe le phénomène étudié, celui-ci étant avant tout lié aux échelles spatiales et temporelles d'observation. De là dépend donc l'élaboration du protocole d'échantillonnage dont la complexité est fonction de l'objectif, du ou des descripteurs choisis, de l'écosystème étudié et du nombre d'échelles prises en compte.

Face à la diversité des objectifs formulés, il existe une diversité de méthodes statistiques parmi lesquelles l'écologue doit choisir celle adaptée à sa problématique.

Les représentations graphiques sont très généralement utilisées. Selon l'objectif, ce sont le plus souvent les évolutions temporelles ou spatiales des variables étudiées qui sont représentées. Néanmoins, ces représentations deviennent vite difficilement interprétables lorsque le nombre de sites, de dates, de variables ou d'espèces prises en compte devient important. C'est pourquoi les écologues ont fréquemment recours à l'élaboration ou au calcul d'indices qui ont l'inconvénient de résumer *a priori* les informations recueillies à des paramètres univariés ne pouvant rendre compte de l'organisation du descripteur. Aussi, la plupart des chercheurs complètent ces représentations graphiques par des tests statistiques ou des analyses multivariées. Beaucoup d'auteurs recommandent en effet l'utilisation de méthodes d'ordination ou de classification pour l'étude de la structure et du fonctionnement des écosystèmes. Pour appréhender les structures spatiales et leur reproductibilité temporelle, Rodriguez et Lewis (1994) les préfèrent par exemple aux analyses basées sur les indices de similarités, ou sur les coefficients de concordance ou de variation. Ils reprochent à ces dernières d'une part la définition trop subjective de la similarité empêchant les comparaisons entre échantillons et entre études, et d'autre part leur sensibilité aux abondances totales et à la richesse spécifique. De plus, ces indices et coefficients ne permettent pas une visualisation simultanée de la direction et de l'importance des changements de communautés entre relevés.

Parmi ces méthodes multivariées, et comme l'ont fait Williams et Stephenson (1973) ainsi que Dolédec et Chessel (1987, 1989, 1991), nous avons recensé différentes stratégies mises en oeuvre par les écologues pour analyser les données spatio-temporelles multi-spécifiques ou multi-variables. Nous avons ainsi distingué :

- les *analyses séparées* par date ou par station selon que l'on s'intéresse respectivement à la structure spatiale ou temporelle. Quand le nombre d'analyses est important, la comparaison des structures devient laborieuse et l'interprétation des variations ou des évolutions difficile. De plus, ces analyses n'étant pas coordonnées, il est délicat de les

comparer dans le but d'apprécier la stabilité de ces structures, si bien que rapidement, apparaît le besoin d'une méthode de synthèse ;

- Les *analyses globales (ou mélangées)* consistent à rassembler tous les relevés dans un seul tableau sans aucun a priori, et à effectuer l'analyse de ce tableau. Ce sont donc les effets prépondérants qui ressortiront. Cela peut être un avantage mais aussi un inconvénient quand ce n'est pas l'effet auquel on s'intéresse qui ressort. Très souvent, on obtient en fait un mélange des effets spatiaux et temporels alors qu'on cherche à les séparer ;

- Pour supprimer ou au contraire mettre en valeur un effet, outre les analyses séparées, certains auteurs effectuent des opérations d'addition ou de moyennage et constituent ainsi de nouveaux tableaux de données qu'ils analysent. Les analyses inter-classes et intra-classes que nous avons noté à plusieurs reprises font partie de cette catégorie d'analyses que Chessel et Dolédec (1989) ont appelées *analyses groupées* ;

- Moins fréquemment, les effets spatiaux et temporels sont tous les deux étudiés avec des analyses sous-contraintes ou *analyses couplées*, pour lesquelles le temps et l'espace sont considérés comme de véritables variables susceptibles d'expliquer les structures étudiées ;

- Enfin, nous avons également relevé dans de rares cas la mise en oeuvre d'*analyses simultanées* de plusieurs tableaux de données. Parce qu'elles permettent de répondre à la fois aux problèmes d'appréciation de la stabilité de structure et de reproductibilité de cette structure dans le temps ou dans l'espace, ces méthodes semblent parfaitement adaptées aux traitements des données tri-dimensionnelles et aux problématiques soulevées par les écologues.

Dans la suite de ce travail, nous nous intéresserons plus particulièrement à ces méthodes d'analyses simultanées de plusieurs tableaux. Après avoir exposé le principe de fonctionnement pour certaines d'entre elles, nous examinerons en nous appuyant sur différents exemples de jeux de données, comment elles permettent effectivement de répondre aux questions posées et ce qu'elles apportent par rapport aux autres stratégies d'analyses couramment mises en oeuvre.

Chapitre 2. Présentation des méthodes multitableaux

Dans ce chapitre, il nous semble important dans un premier temps de rappeler rapidement quelques généralités sur les méthodes factorielles, et plus particulièrement sur les méthodes d'ordination sous-contraintes et sur celles de couplage de tableaux, dont le développement est relativement récent et constitue un premier pas vers les analyses multitableaux. Parmi ces dernières, nous nous intéresserons essentiellement à la méthode STATIS (Structuration des Tableaux à Trois Indices de la Statistique, Lavit, 1988 ; Lavit *et al.*, 1994) introduite par Y. Escoufier (1973 ; 1987). Cette dernière est en effet considérée avec l'Analyse Factorielle Multiple (AFMULT, Escoufier et Pagès, 1986, 1989, 1990, 1994) comme une des principales méthodes d'ordination simultanée de plusieurs tableaux dont l'essence est euclidienne (Bove et Di Ciaccio, 1994 ; Rizzi et Vichi, 1995). Ces méthodes ont été présentées récemment par Dazy et Le Barzic (1996) dans un ouvrage portant sur l'analyse des données évolutives dans le domaine de la socio-économie. Nous nous intéresserons également à l'Analyse de Co-Inertie Multiple (ACOM, Chessel et Hanafi, 1996) dont les principes de base sont similaires à ceux de l'Analyse Canonique Généralisée (Carroll, 1968 ; Kettering, 1971). Enfin, nous présenterons la méthode STATICO (Simier *et al.*, 1999) qui permet de traiter simultanément une série de K couples de tableaux.

2.1. Rappel sur les méthodes d'ordination sous-contraintes

2.1.1. Notations utilisées - Généralités sur les méthodes d'ordination

Toutes les méthodes factorielles (ou d'ordination) s'appliquent au traitement de tableaux de données qu'on considérera comme des tableaux rectangulaires à n lignes et p colonnes. Elles sont fondées sur la recherche d'axes factoriels qui produisent essentiellement des visualisations graphiques (plans factoriels) des éléments à décrire. Soit \mathbf{Z} , le tableau de données, les lignes sont par exemple des observations faites sur n individus et les colonnes sont les mesures sur p variables. Au cours de l'analyse, on commence par transformer le tableau \mathbf{Z} en un tableau \mathbf{X} . Ces transformations initiales sont caractéristiques de la méthode d'analyse choisie (ACP centrée, ACP normée, AFC...). Par exemple, dans le cas d'une ACP centrée, cette transformation correspond simplement à un centrage des variables. En s'appuyant sur le schéma de dualité (Escoufier, 1987), on peut définir pour le tableau \mathbf{X} ce qui est appelé le triplet statistique $(\mathbf{X}, \mathbf{D}_p, \mathbf{D}_n)$ où \mathbf{D}_p et \mathbf{D}_n sont respectivement les matrices diagonales des poids des colonnes et des poids des lignes (figure 2.1). Le poids attribué à chaque ligne et à chaque colonne est également caractéristique de la méthode d'analyse choisie. La matrice des poids des colonnes est utilisée pour mesurer les distances entre individus dans un espace de dimension p (espace vectoriel \mathbf{R}^p) et la matrice des poids des lignes est utilisée pour mesurer les distances entre variables dans un espace de dimension n

(espace vectoriel \mathbf{R}^n). Finalement, toute méthode peut être ainsi définie par un triplet statistique.

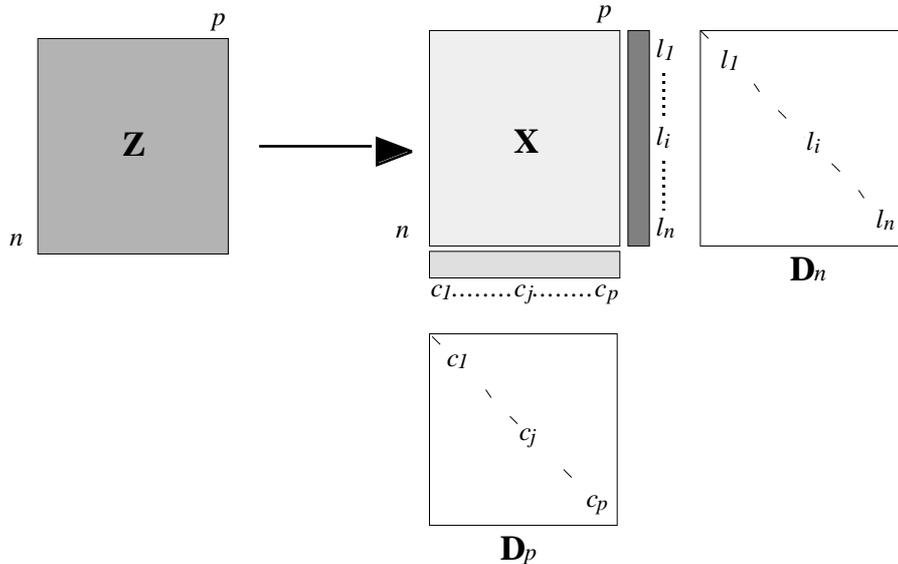


Figure 2.1 : Définition du triplet statistique $(\mathbf{X}, \mathbf{D}_p, \mathbf{D}_n)$. \mathbf{D}_p : matrice des poids des colonnes, \mathbf{D}_n : matrice des poids des lignes.

Ainsi, dans le cas d'une ACP centrée, la matrice \mathbf{Z} est définie par le terme z_{ij} qui est par exemple la valeur de la variable j mesurée sur l'individu i . Les matrices \mathbf{X} , \mathbf{D}_p et \mathbf{D}_n sont alors respectivement définies par $x_{ij} = z_{ij} - \bar{z}_j$, $c_j = 1$ et $l_i = 1/n$, \bar{z}_j étant la moyenne de la variable j .

Dans le cas d'une AFC, la matrice \mathbf{Z} est définie par le terme n_{ij} qui est par exemple le nombre d'individu de l'espèce j capturée dans la station i . Ces abondances absolues n_{ij} sont d'abord transformées en abondances relatives p_{ij} telles que $p_{ij} = n_{ij}/n_{..}$ et on définit également $p_{i.} = n_{i.}/n_{..}$, $p_{.j} = n_{.j}/n_{..}$ avec $n_{i.} = \sum_{j=1}^p n_{ij}$, $n_{.j} = \sum_{i=1}^n n_{ij}$, et $n_{..} = \sum_{i=1}^n n_{i.} = \sum_{j=1}^p n_{.j}$.

Les matrices \mathbf{X} , \mathbf{D}_p et \mathbf{D}_n sont alors respectivement définies par $x_{ij} = (p_{ij}/p_{i.} p_{.j}) - 1$, $c_j = p_{.j}$ et $l_i = p_{i.}$. L'AFC et l'ACP diffèrent donc à la fois par la transformation effectuée mais aussi par les pondérations. Alors que la transformation effectuée en ACP conserve la distance euclidienne, celle effectuée en AFC, correspondant à un double centrage multiplicatif, utilise la distance du chi2. Par suite, et contrairement à ce qui se passe en ACP, l'AFC traite les lignes et les colonnes de façon symétrique.

Le principe de l'analyse factorielle consiste en la diagonalisation de la matrice $\mathbf{A} = \mathbf{D}_p^{1/2} \mathbf{X}^t \mathbf{D}_n \mathbf{X} \mathbf{D}_p^{1/2}$ si $n > p$, ou de la matrice $\mathbf{B} = \mathbf{D}_n^{1/2} \mathbf{X} \mathbf{D}_p \mathbf{X}^t \mathbf{D}_n^{1/2}$ si $n < p$, ces deux matrices étant parfaitement définies par le triplet statistique. Cette diagonalisation fournit un certain nombre de valeurs propres correspondant aux axes et composantes principaux. Ces derniers définissent des bases orthonormées à l'origine des plans factoriels. Ils structurent au

mieux le tableau de données selon un certain critère qui est caractéristique de l'analyse choisie (ex. covariances entre variables dans le cas de l'ACP centrée). Les lignes et les colonnes du tableau transformé sont projetées respectivement sur ces composantes et ces axes principaux, générant des coordonnées factorielles qui permettent d'identifier une structure dans les données. La variabilité totale (ou inertie) du tableau de données est décomposée de manière décroissante suivant les axes et composantes principaux. Par l'intermédiaire des plans factoriels, l'interprétation graphique des résultats constitue un élément caractéristique des méthodes factorielles et de l'analyse des données en général.

2.1.2. Analyses inter- et intra-classes

En écologie, il est très fréquent que les mesures faites sur les individus soient répétées à la fois dans l'espace (stations, transects...) et dans le temps afin de prendre en compte la variabilité spatio-temporelle du système étudié. Concrètement, à chaque ligne du tableau de données initial, on pourra faire correspondre des informations qualitatives concernant son appartenance à telle ou telle station et/ou sa date d'échantillonnage. Les analyses inter- et intra-classes, proposées par Dolédec et Chessel (1987, 1989), permettent la prise en compte a priori de ces informations sur les lignes du tableau. Elles ont également l'avantage d'être applicables à n'importe quel type d'analyse (ACP, AFC, ACM...).

L'analyse inter-classes met l'accent sur ce qui différencie les classes alors que l'analyse intra-classes recherche ce qui est commun aux classes. Par exemple, si les dates d'échantillonnage correspondent à des saisons, une analyse inter-dates cherchera à mettre en évidence la structure saisonnière et une analyse intra-dates cherchera au contraire à faire disparaître cette structure saisonnière. La somme de l'inertie inter-classes et de l'inertie intra-classes redonne donc l'inertie totale contenue dans le tableau de données.

Les principes de ces méthodes sont schématisés sur la figure 2.2. Soit le triplet statistique $(\mathbf{X}, \mathbf{D}_p, \mathbf{D}_n)$. Une variable qualitative répartit les n lignes en c classes. \mathbf{X}_+ est le tableau des moyennes par classes et par variables (c lignes et p colonnes). L'analyse inter-classes (figure 2.2A) est simplement l'analyse du triplet $(\mathbf{X}_+, \mathbf{D}_p, \mathbf{D}_c)$, \mathbf{D}_c étant la matrice des poids associée aux lignes de \mathbf{X}_+ , elle est telle que le poids d'une classe est la somme des poids des lignes de cette classe. On obtient une carte factorielle des centres des classes (c'est-à-dire des centres de gravité des sous-espaces définis par les classes) sur laquelle on projette en individus supplémentaires les lignes de \mathbf{X} , chaque ligne étant reliée au centre de la classe à laquelle elle appartient. Ces cartes factorielles sont donc de variances inter-classes maximales.

A ces analyses sont associés des tests de permutation aléatoires (Manly, 1991) qui permettent de valider la signification de la variabilité inter-classe observée. Ces tests consistent à calculer, pour chaque répartition aléatoire des lignes dans les classes, l'inertie

inter-classe totale. La variabilité inter-classes observée sera significative si elle est supérieure à celles simulées avec un certain seuil de probabilité.

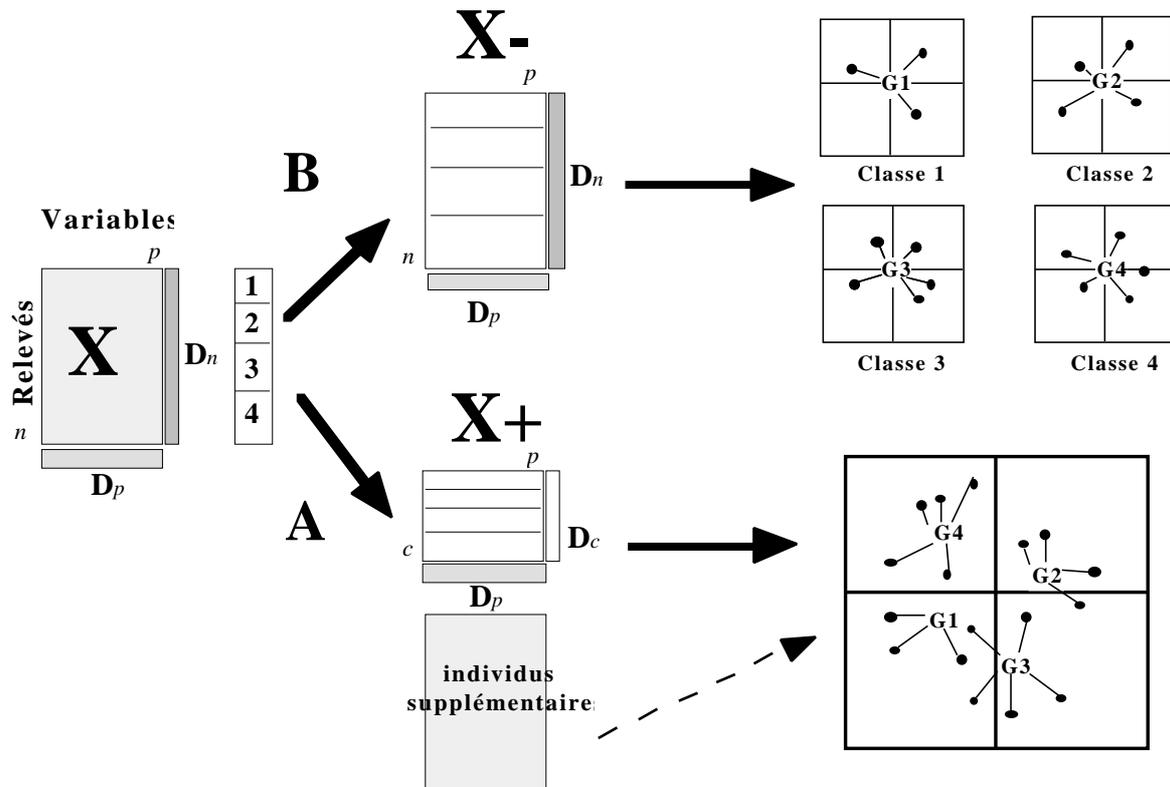


Figure 2.2 : Analyses inter-classes (A) et intra-classes (B). (X, D_p, D_n) est le triplet statistique, C est la variable qualitative qui répartit les n lignes en c classes (ici, par exemple 4 saisons). X^+ est le tableau des moyennes par classes et par variables, D_c est la matrice des poids associée aux lignes de X^+ , le tableau des individus supplémentaires est le tableau X . X^- est le tableau X recentré par classes (d'après Dolédec et Chessel, 1991).

L'analyse intra-classes (figure 2.2B) est l'analyse du triplet (X^-, D_p, D_n) où X^- est le tableau initial recentré par classes avec les mêmes poids des colonnes et des lignes, D_p et D_n . La diagonalisation de ce nouveau triplet donne des axes d'inertie intra-classes qui sont communs aux sous-espaces définis par les classes et sur lesquels sont projetées les lignes du tableau recentré. Les centres des classes sont situés à l'origine des axes et les relevés sont situés autour de l'origine avec une variance intra-classes maximale.

L'étude de la dynamique spatio-temporelle d'un écosystème passe par la mise en relation de la structure spatio-temporelle des variables environnementales et biologiques mesurées sur plusieurs localités échantillonnées à différentes dates. Ce problème conduit à l'analyse statistique de deux tableaux de données, l'un concernant les variables biologiques, l'autre les variables mésologiques. Pour répondre à ce problème, l'analyse des données offre deux types de méthodes, celles dissymétriques et celles symétriques. Parmi ces méthodes nous rappellerons très rapidement le principe des analyses sur variables instrumentales (Lebreton et al., 1991) pour les méthodes dissymétriques, et ceux de l'analyse canonique

(Hotteling, 1936) et de l'analyse de co-inertie (Dolédéc et Chessel, 1994) pour les méthodes symétriques.

2.1.3. Les analyses sur variables instrumentales (ACPVI et AFCVI)

L'objectif des analyses sur variables instrumentales (Lebreton *et al.*, 1988a, 1988b 1991 ; Sabatier *et al.*, 1989) est de traiter simultanément deux tableaux de données portant sur les mêmes relevés (ou individus), en cherchant à expliquer la structure de l'un par l'autre. L'analyse du couple de tableaux est réalisée en considérant les variables d'un des deux tableaux comme prédicteurs des variations observées dans le second (figure 2.3).

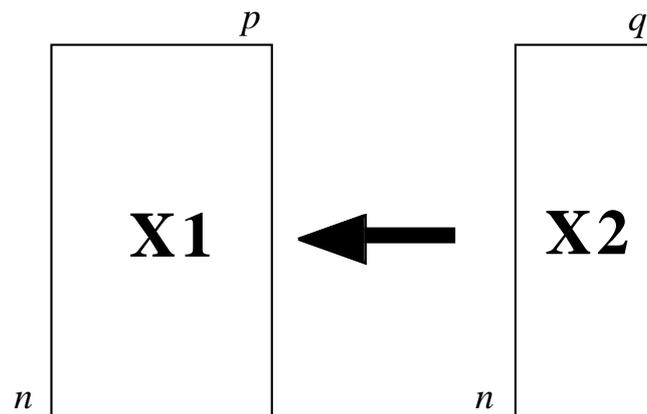


Figure 2.3 : Analyses sur Variables instrumentales. Le tableau **X1** est expliqué par le tableau **X2**.

Ce sont des méthodes d'ordination dites "sous-contraintes" (Ter Braak et Prentice, 1988) car elles contraignent les axes d'ordination à être des combinaisons linéaires des variables du tableau explicatif. Elles s'apparentent aux analyses inter- et intra-classes dans le sens où ces dernières sont également des analyses sous contraintes. On peut en effet considérer que les analyses inter- et intra-classes utilisent le temps et l'espace comme de véritables variables instrumentales contrôlant l'analyse.

L'Analyse Factorielles des Correspondances sur Variables Instrumentales (AFCVI - Chessel *et al.*, 1987), ou Analyse Canonique des Correspondances (Ter Braak, 1986, 1987 1989 ; Lebreton *et al.*, 1988b), vise à expliquer la structure d'un tableau faunistique **X1** (abondance de p espèces dans n relevés), relevant d'une AFC, en le couplant à un tableau de relevés de milieu **X2** (mesures de q variables environnementales sur les mêmes n relevés), relevant d'une ACP.

L'Analyse en Composantes Principales sur Variables Instrumentales (ACPVI - Rao, 1964 ; Lebreton *et al.*, 1991), ou analyse des redondances (Wollenberg, 1977), ou encore Analyse en Composantes Explicatives (Obadia, 1978), relève du même principe que l'AFCVI mais en couplant deux tableaux **X1** et **X2** relevant l'un et l'autre d'ACP.

Le principe de ces analyses consiste à rechercher une combinaison linéaire des variables de **X1** qui réalise la meilleure régression multiple sur les variables de **X2**. Chessel *et al.*

(1987) montrent qu'il s'agit en fait de la projection du tableau **X1** sur le sous-espace engendré par les variables de **X2**.

Les exemples d'application de ces méthodes d'ordination en écologie aquatique sont nombreux, on peut citer la revue bibliographique de Birks *et al.* (1996) mais encore Cortes (1992) ; Richards et Host (1993) ; Magnan *et al.* (1994) ; Armitage *et al.* (1995) ; Romo et Van Tongeren (1995) ; Coimbra *et al.* (1996) ; Muylaert *et al.* (1997).

Ce type d'approche dissymétrique se heurte cependant à un problème majeur associé à la régression sous-jacente. En effet, pour que cette dernière ait un sens le nombre de variables explicatives q du tableau **X2** doit être nettement inférieur au nombre de relevés n ($n > 10q$). Dans le cas contraire, on réalise en fait l'analyse simple du tableau à expliquer. La prédictibilité du tableau **X1** par le tableau **X2** peut apparaître alors très bonne alors que la régression n'a pas de sens. Dans cette situation, l'utilisation de méthodes alternatives comme l'analyse de co-inertie est plutôt conseillée.

2.1.4. Analyse Canonique et Analyse de Co-Inertie

A la différence des analyses sur variables instrumentales, l'approche de l'analyse canonique, ou analyse canonique des corrélations, proposée par Hotteling (1936) et de l'analyse de co-inertie, proposée par Chessel et Mercier (1993) et Dolédec et Chessel (1994), est symétrique : on cherche à décrire la structure commune (ou co-structure) à deux tableaux portant sur les mêmes individus (figure 2.4).

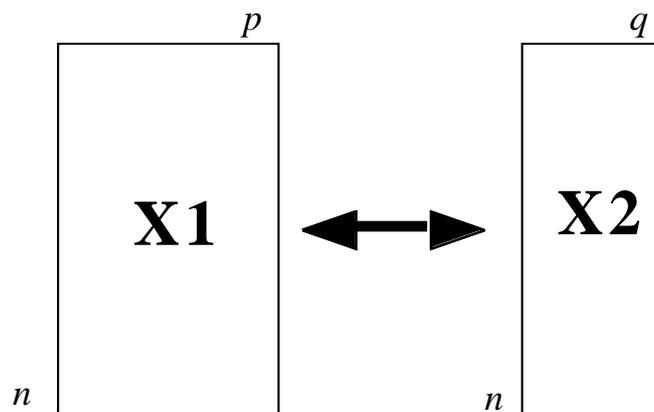


Figure 2.4 : Analyse canonique et analyse de co-inertie. Recherche d'une co-structure entre les relevés du tableau **X1** et ceux du tableau **X2**.

D'un point de vue théorique, l'intérêt de l'analyse canonique est considérable car elle englobe la plupart des méthodes d'analyse de données (régression multiple, analyse de variance, analyse des correspondances, analyse discriminante...) comme des cas particuliers d'un schéma théorique général. Le but de l'analyse canonique est d'étudier les relations linéaires existant entre les deux groupes de variables quantitatives (p variables de **X1** et q variables de **X2**) observées sur les n individus. Pour définir la première variable canonique, on recherche une combinaison linéaire des variables normalisées de **X1** et une combinaison

linéaire des variables normalisées de **X2** telles qu'elles soient les plus corrélées possibles (définition des coefficients de corrélation canonique). Une fois trouvé ce premier couple de variables canoniques, un second couple est recherché, selon le même critère et indépendant du premier, et ainsi de suite... L'analyse canonique revient donc à maximiser les corrélations entre les deux ensembles de variables décrits dans **X1** et **X2**.

Gittins (1979, 1985) a présenté l'approche théorique de cette méthode ainsi que diverses applications. Mais par ailleurs, son utilisation en écologie est à ce jour relativement rare, certainement du fait des nombreuses critiques associées à cette méthode (Chessel et Mercier, 1993). En particulier, dans les cas où le nombre de variables d'un des deux tableaux se rapproche ou est supérieur au nombre d'individus (quand $p > n$ ou $q > n$), l'analyse canonique devient inopérante et l'analyse de co-inertie constitue encore une alternative.

L'analyse de co-inertie est une méthode de couplage de tableaux qui s'appuie sur le schéma de dualité défini par Escoufier (1987) pour autoriser le couplage des différents types d'analyses multivariées de base (ACP, AFC, ACM...), en ce sens, elle est plus générale que l'analyse canonique. Elle recouvre l'analyse inter-batterie de Tucker (1958), l'analyse canonique sur variables qualitatives de Cazes (1980) et l'analyse des correspondances de tableaux de profils écologiques (Mercier et al., 1992). Son principe de base est la recherche d'axes de co-inertie maximisant la covariance entre les coordonnées des projections des lignes de chacun des tableaux, respectivement dans l'espace des p colonnes de **X1** et des q colonnes de **X2**. Conformément à la définition d'une covariance, l'analyse de co-inertie conduit à l'optimisation du produit de la corrélation et des variances, elle apporte donc une information plus riche que l'analyse canonique. Soient $(\mathbf{X1}, \mathbf{D}_p, \mathbf{D}_n)$ et $(\mathbf{X2}, \mathbf{D}_q, \mathbf{D}_n)$ les deux triplets statistiques, \mathbf{D}_p et \mathbf{D}_q les matrices des poids associées aux colonnes de **X1** et de **X2** respectivement et \mathbf{D}_n la matrice des poids associée aux lignes de **X1** et de **X2**, l'analyse de co-inertie est celle du triplet $(\mathbf{X2}^t \mathbf{D}_n \mathbf{X1}, \mathbf{D}_p, \mathbf{D}_q)$, $\mathbf{X2}^t$ étant le transposé de **X2**.

Sans avoir le retentissement des méthodes sur variables instrumentales, un certain nombre de publications témoignent cependant de la généralité de l'analyse de co-inertie (Bornette *et al.*, 1994b ; Lamouroux *et al.*, 1995 ; Thioulouse et Lobry, 1995 ; Verneaux *et al.*, 1995 ; Bournaud *et al.*, 1996 ; Castella et Speigh, 1996).

2.2. Les méthodes multitableaux de la famille STATIS

Nous avons vu que les analyses inter-et intra-classes permettent d'aborder des données tridimensionnelles variables-temps-espace. Les analyses multitableaux, basées sur des principes différents, constituent une autre approche de ce type de données.

2.2.1. Généralités

Les méthodes d'analyses multitableaux parmi lesquelles la "famille" des méthodes STATIS (L'Hermier des Plantes, 1976 ; Lavit, 1988 ; Lavit *et al.*, 1994) permettent l'analyse conjointe de plusieurs tableaux. Les bases théoriques de ces méthodes ont été développées par Escoufier (1973, 1987). Le principe général est de définir dans un premier temps la structure commune à ces tableaux, appelée "compromis", puis d'étudier la variabilité de cette structure à travers chaque tableau. Lorsque les tableaux n'ont pas le même nombre de lignes et de colonnes, ils ne sont donc pas directement comparables et on utilise alors la méthode STATIS proprement dite connue sous le nom de "STATIS sur les opérateurs". Quand les nombres de lignes et de colonnes sont identiques, on peut calculer directement un tableau "compromis" correspondant à une somme pondérée des tableaux, on utilise alors l'analyse triadique partielle ou l'AFC de Foucart. Bien que les exemples d'application en écologie soient relativement rares, nous pouvons citer quelques références :

- concernant STATIS : Amanieu *et al.*, 1981 ; Baran, 1995 ; Gaertner *et al.*, 1998 ;
- concernant l'analyse triadique partielle ou l'AFC de Foucart : Dolédec, 1988 ; Centofanti *et al.*, 1989 ; Aliaume *et al.*, 1993b ; Baran, 1995 ; Gaertner, 1997 ; Blanc et Beaudou, 1998 ; Cillaurren *et al.*, 1998.

On trouvera également quelques exemples traités dans la documentation thématique du logiciel ADE-4 sur les K-tableaux (<http://pbil.univ-lyon1.fr/ADE-4/volume5.html>).

Nous commencerons ici par présenter l'analyse triadique partielle et l'AFC de Foucart, qui sont les plus simples des méthodes multitableaux.

2.2.2. Analyse triadique partielle (ATP) et AFC de Foucart

L'analyse triadique partielle, qui est fondée sur une logique d'ACP, a été introduite en écologie par Thioulouse et Chessel (1987). L'AFC de Foucart, fondée sur une logique d'AFC, a été proposée par Foucart (1978, 1983). Ces deux méthodes ont été reprises par Blanc *et al.* (1998). Pour la présentation qui va suivre, nous nous inspirerons largement de cet article.

Nous nous plaçons dans le cas de données tridimensionnelles où plusieurs variables ont été mesurées sur les mêmes stations à plusieurs reprises. Le cube de données ainsi constitué peut être considéré par exemple comme une suite chronologique de tableaux à deux entrées [stations x variables], l'objectif étant de faire un bilan des structures spatiales et de leur stabilité (figure 2.5).

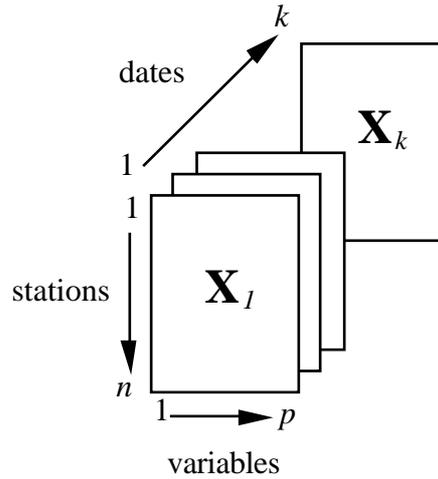


figure 2.5 : Application de l'analyse triadique partielle et de l'AFC de Foucart. Le cube de données \mathbf{X} est présenté sous la forme d'une série chronologique de k tableaux [n stations, p variables].

2.2.2.1. L'analyse triadique partielle

En s'appuyant sur le schéma de dualité (Escoufier, 1987), on peut définir pour chacun des tableaux le triplet $(\mathbf{X}_k, \mathbf{D}_p, \mathbf{D}_n)$ où \mathbf{D}_p et \mathbf{D}_n sont respectivement les matrices diagonales des poids des colonnes et des poids des lignes. Pour comparer deux tableaux \mathbf{X}_k et \mathbf{X}_l , on calcule un produit scalaire défini par Escoufier (1973) comme leur covariance vectorielle ($Covv$) :

$$Covv(\mathbf{X}_k, \mathbf{X}_l) = Trace(\mathbf{X}_k^t \mathbf{D}_n \mathbf{X}_l \mathbf{D}_p) = Trace(\mathbf{X}_l^t \mathbf{D}_n \mathbf{X}_k \mathbf{D}_p) \quad (1)$$

\mathbf{X}_k^t étant la transposée de la matrice \mathbf{X}_k et $Trace(\mathbf{X})$ représentant la somme des termes diagonaux de la matrice \mathbf{X} . De la même façon, on calcule la variance vectorielle d'un tableau $Vav(\mathbf{X}_k)$:

$$Vav(\mathbf{X}_k) = Trace(\mathbf{X}_k^t \mathbf{D}_n \mathbf{X}_k \mathbf{D}_p) \quad (2)$$

d'où l'expression du coefficient de corrélation vectorielle entre deux tableaux :

$$Rv(\mathbf{X}_k, \mathbf{X}_l) = \frac{Covv(\mathbf{X}_k, \mathbf{X}_l)}{\sqrt{Vav(\mathbf{X}_k)} \sqrt{Vav(\mathbf{X}_l)}} \quad (3)$$

On peut considérer qu'un coefficient Rv est l'équivalent entre deux tableaux d'une corrélation entre deux variables. Un coefficient $Covv$ est par contre l'équivalent entre deux tableaux d'une covariance entre deux variables. On peut ainsi établir une matrice de corrélations vectorielles inter-tableaux équivalent de la matrice des corrélations inter-variables en ACP normée ou une matrice de covariances vectorielles inter-tableaux équivalent de la matrice des covariances inter-variables en ACP centrée.

L'analyse triadique partielle se déroule alors classiquement en trois étapes décrites ci-après.

Première étape. Phase de l'interstructure et recherche du compromis. On recherche dans un premier temps une "moyenne" \mathbf{X} (ou *compromis*) des K tableaux, somme pondérée de ces tableaux :

$$\mathbf{X} = \sum_{k=1}^K \alpha_k \mathbf{X}_k \quad (4)$$

Les coefficients α_k sont calculés tels que l'analyse du triplet $(\mathbf{X}, \mathbf{D}_p, \mathbf{D}_n)$ soit optimale c'est-à-dire qu'elle présente une inertie interne maximale sous la contrainte

$$\sum_{k=1}^K \alpha_k^2 = 1 \quad (5)$$

Ces coefficients sont les composantes normées du premier vecteur propre de la matrice des covariances vectorielles entre tableaux ($Covv$) obtenus après diagonalisation de cette matrice. On peut aussi diagonaliser la matrice des corrélations Rv , comme c'est le cas habituellement dans les analyses STATIS. Dans le cas de l'analyse triadique partielle, on préférera diagonaliser la matrice des $Covv$ car on suppose logiquement que des tableaux totalement appariés (mêmes lignes et mêmes colonnes) présentent des inerties de même ordre de grandeur. Si ce n'est pas le cas, cette information intrinsèque aux données rentre en ligne de compte dans le calcul du compromis. Contrairement à l'analyse STATIS où les α_k , calculés à partir d'une série d'opérateurs, sont toujours de même signe, en analyse triadique partielle on peut obtenir dans certains cas particuliers des coefficients α_k de signes différents. Cela rend délicate l'interprétation du compromis et doit conduire l'utilisateur à envisager une autre approche méthodologique, comme une analyse STATIS sur les opérateurs (cf. 2.2.3.).

L'étape de diagonalisation de la matrice des $Covv$ est appelée dans la terminologie de STATIS *étape d'interstructure*. A la différence de l'approche de Thioulouse et Chessel (1987), on ne s'étendra pas ici sur l'analyse de cette étape dont nous retenons seulement le premier vecteur propre qui a une fonction de définition d'une moyenne alors que les suivants caractérisent l'écart au modèle moyen. La diagonalisation a donc ici pour fonction essentielle d'attribuer à chaque tableau un poids (les composantes normées du premier vecteur propre). Un nouveau tableau de synthèse combinant les tableaux initiaux en proportion de leurs poids dans la description de la structure commune dite compromis est ainsi constitué.

Deuxième étape. Analyse du compromis. L'analyse du tableau compromis s'effectue comme une analyse d'inertie standard. Elle fournit des axes principaux et des composantes principales respectivement dans l'espace des lignes et dans l'espace des colonnes sur lesquels se projettent les colonnes et les lignes du tableau compromis. Cette analyse permet d'établir une typologie commune à tous les tableaux. Le cosinus-carré (Cos^2 entre le tableau k et le compromis) constitue un indicateur de la qualité de l'expression par un tableau donné de la structure du compromis définie par les x premiers axes factoriels retenus pour l'analyse.

Troisième étape. Analyse de la reproductibilité du compromis. On peut finalement projeter sur les axes et composantes principales du compromis les lignes, les colonnes, les axes et les composantes principales des analyses séparées de chacun des tableaux. Ces opérations permettent de discuter de la stabilité des tableaux autour de la moyenne (compromis), autrement dit d'analyser la reproductibilité de la structure du compromis par chacun des tableaux. Pour cela, des aides à l'interprétation telles que les représentations graphiques multifenêtrées par tableaux sont conseillées.

2.2.2.2. L'AFC de Foucart

Face à un tableau de données faunistiques, on a principalement le choix entre deux méthodes d'analyses multivariées classiques : l'AFC où la transformation correspond à un double centrage multiplicatif et l'ACP centrée par espèces (voir par exemple Dolédec et Chessel, 1991). Quand on traite plusieurs tableaux faunistiques ayant le même nombre de lignes et de colonnes, l'analyse triadique partielle présentée ci-dessus permet de faire des ACP simultanées et coordonnées des tableaux. L'usage de l'AFC impose une pondération propre à chacun des tableaux et non identique d'un tableau à l'autre puisque les poids des lignes et des colonnes sont calculés avec les données. Or, l'analyse triadique partielle exige que tous les tableaux aient des pondérations égales en lignes et en colonnes. Pour lever ce problème, Foucart (1978, 1983) part de la constatation que l'on peut aussi bien concevoir une table de contingence comme un tableau d'ACP particulier que comme une matrice de covariance particulière. L'auteur suggère donc de construire le compromis en prenant une moyenne uniformément pondérée des K tableaux.

Soit K tableaux d'AFC ; le $k^{\text{ème}}$ tableau a, comme les autres, i lignes et j colonnes. Son terme général est égal à x_{ij}^k et la somme de toutes les valeurs est égale à $x_{..}^k$. Le tableau de fréquences associé est égal à :

$$\mathbf{P}_k = \left[x_{ij}^k / x_{..}^k \right]$$

La moyenne est égale à :

$$\mathbf{P} = \left(1/K \right)_k \mathbf{P}_k$$

L'AFC de Foucart va consister en l'analyse des correspondances du tableau moyen \mathbf{P} , structure compromis utilisant une pondération uniforme. L'intrastructure est réalisée en projetant en individus supplémentaires les lignes et les colonnes des K tableaux de départ. Les pondérations de l'AFC du compromis servent de référence générale.

2.2.2.3. Conclusion

Dans l'étude des cubes de données stations-dates-variables, la difficulté réside essentiellement dans le choix fondamental de la représentation des tableaux fait au début de l'analyse : chaque point de vue correspond à un objectif bien précis et peut mener à des résultats très différents. En effet, dans une logique d'ACP, six stratégies d'analyses sont

possibles en fonction de l'organisation initiale des tableaux (figure 2.6). Du fait de la symétrie, l'usage de l'AFC conduit à trois stratégies dont les compromis sont respectivement du type variables-stations, variables-dates et stations-dates.

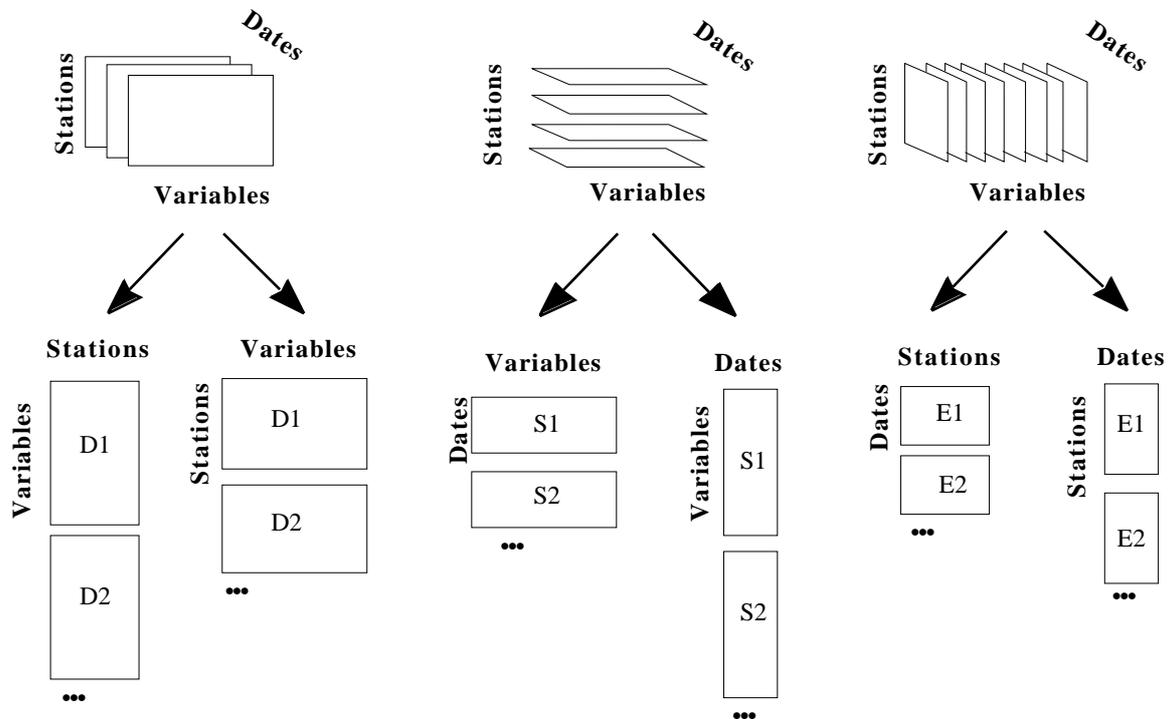


Figure 2.6 : Le cube de données variable-espace-temps peut être vu de 6 façons différentes : un tableau [variables x stations] par date, un tableau [stations x variables] par date, un tableau [dates x variables] par station, un tableau [variables x dates] par station, un tableau [dates x stations] par variable, un tableau [stations x dates] par variable. Du fait de la symétrie, l'usage de l'AFC ne conduit qu'à 3 stratégies au lieu de 6.

Nous reviendrons ultérieurement et à plusieurs reprises sur l'importance de ce choix de la représentation initiale des tableaux qui constitue selon nous le point le plus délicat à résoudre lors de la mise en oeuvre d'une analyse multitableaux.

2.2.3. La méthode STATIS

Les deux méthodes précédentes s'appliquent dans le cas où on a un cube de données. Dans le cas où une des trois dimensions n'est pas commune à tous les tableaux, on ne peut pas les comparer directement et il faut alors utiliser la méthode STATIS proprement dite.

Nous nous plaçons toujours dans le cadre d'un échantillonnage spatio-temporel. Comme pour l'analyse triadique partielle, le choix de point de vue du cube dépend des objectifs fixés (cf. figure 2.6). Considérons ici le cas fréquent de l'étude de la dynamique spatio-temporelle d'un peuplement : p espèces ont été échantillonnées à k dates différentes dans n_1, n_2, \dots, n_k stations, le nombre de stations échantillonnées pouvant varier d'une date à l'autre. K tableaux [stations x espèces] sont ainsi constitués et l'objectif est d'identifier une

structure spatiale moyenne du peuplement et d'étudier la variabilité temporelle de cette structure spatiale.

La figure 2.7 schématise le fonctionnement de la méthode STATIS. Dans une première étape (étape d'interstructure), K matrices \mathbf{V}_k de covariance entre variables-espèces (appelées "opérateurs d'inertie") sont calculées à partir des K tableaux de départ ayant une dimension commune (ici, le nombre d'espèces). Ces matrices de covariance ont toutes les mêmes dimensions $p \times p$ et peuvent donc être comparées entre elles. Une matrice unique de corrélations vectorielles (matrice RV) (ou de covariances vectorielles : matrice $COVV$) entre ces matrices de covariances \mathbf{V}_k est alors calculée (Escoufier, 1973). Les composantes du premier vecteur propre issu de la diagonalisation de cette matrice RV fournissent les poids attribués à chaque matrices de covariance \mathbf{V}_k . La combinaison des matrices utilisant ces poids calcule une nouvelle matrice "compromis" qui est donc aussi une matrice de covariance.

L'analyse de la matrice compromis est effectuée dans une deuxième étape. La diagonalisation de cette matrice permet de définir un repère de référence (les 2 ou x premiers axes factoriels) qui exprime la structure commune moyenne aux K tableaux d'origine. Dans notre cas, on obtient ainsi un plan factoriel de référence des colonnes (espèces) qui s'accompagne de cartes factorielle des lignes (stations) pour chaque sous-tableau (date). Ces cartes des lignes sont obtenues par projection des nuages des points-lignes n_i de chaque tableau initial \mathbf{X}_i dans le repère de référence.

Dans une troisième étape, on s'intéresse à la variabilité de la structure compromis, ce qui revient à étudier la reproductibilité du compromis par chacun des tableaux. La projection des axes des analyses séparées de chacun des tableaux dans le plan compromis (Chessel *et al.*, 1997a, 1997b) permet d'avoir une première représentation de la relation existant entre les analyses de chacun des tableaux et l'analyse du compromis.

La seconde représentation permettant d'étudier le lien entre les analyses séparées et celle du compromis porte le nom de "trajectoires" dans la version initiale de STATIS (Lavit, 1988). Cette technique consiste à projeter sur les axes du compromis les coordonnées factorielles que prennent chaque variable-espèce dans chacun des tableaux, on représente ainsi la position de chaque espèce à chaque date dans le plan de référence du compromis. Cette technique des trajectoires est cependant contestée (Chessel et Hanafi, 1996). En effet, les tableaux initiaux n'ayant pas les mêmes dimensions, les p variables n'appartiennent pas au même espace. La représentation de ces variables sur le même plan compromis ne constitue pas dans ces conditions une solution optimale. Comme alternative, une autre méthode proposée par Place (1980), cherche à reconstituer les coordonnées du compromis à l'aide de chaque tableau. On représente l'erreur de reconstitution en plaçant sur chaque carte des

coordonnées ainsi calculées la carte de référence des coordonnées du compromis. On visualise ainsi les tableaux qui reconstituent le mieux le compromis. Cependant, dans certains cas, et en particulier quand la dimension propre à chaque tableau (c'est-à-dire ici, les n_i stations-lignes) est supérieure à celle commune à chaque tableau (c'est-à-dire ici les p variables-espèces), la reconstitution est parfaite et n'a donc pas de sens.

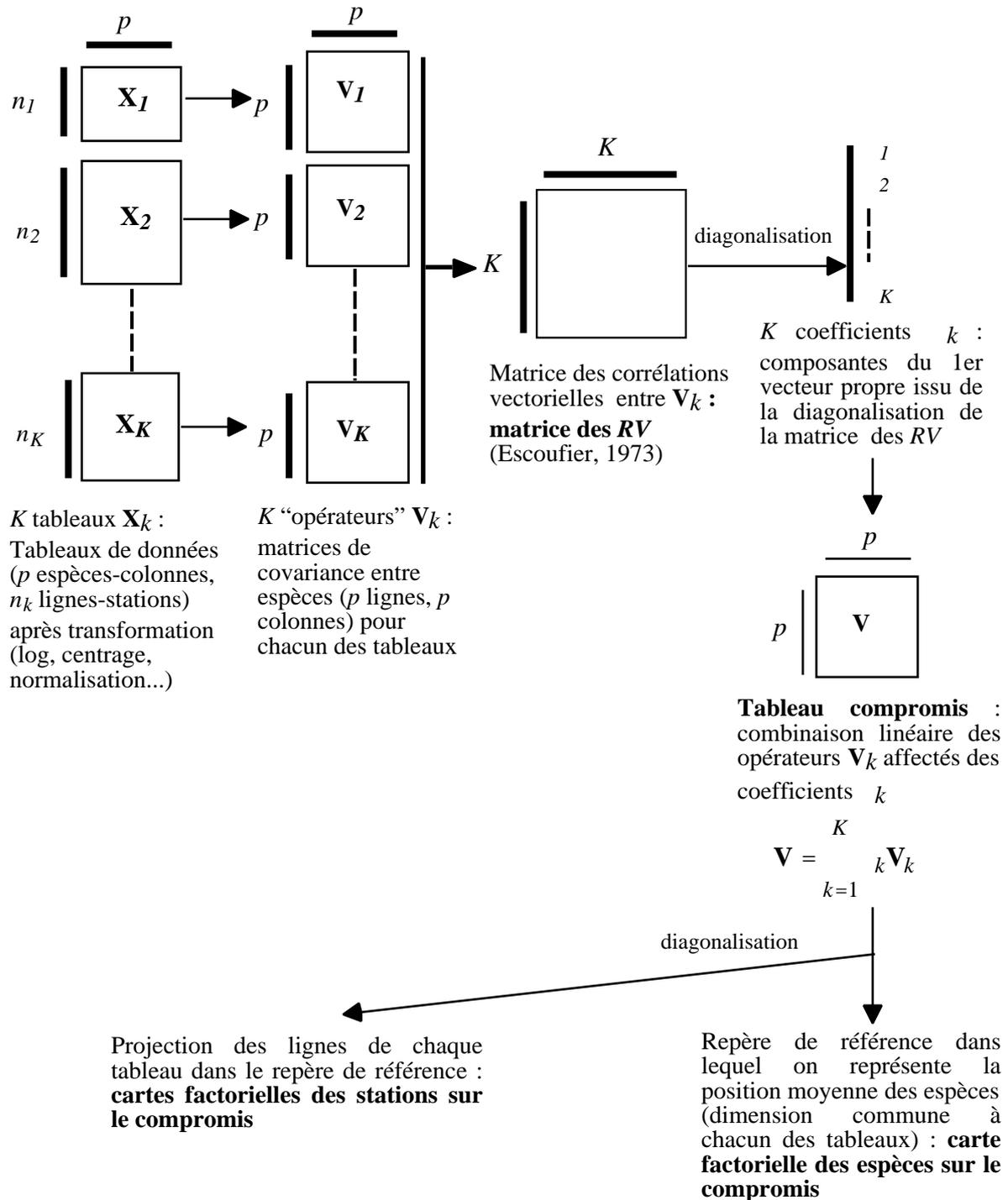


Figure 2.7 : Schéma simplifié de fonctionnement de la méthode STATIS sur des tableaux ayant en commun les variables-espèces.

Lors de l'exécution du programme, le logiciel ADE-4 fournit d'autres information numériques comme la matrice des corrélations vectorielles (coefficients R_V) entre chacun des sous-tableaux de départ. Il calcule également le cosinus-carré (Cos^2) entre l'opérateur k et le compromis qui est un indice de la qualité de l'expression par un tableau donné de la structure du compromis définie par les x premiers axes factoriels retenus (Chessel *et al.*, 1997a).

Pour présenter la méthode, nous nous sommes appuyés ici sur un exemple de tableaux qui ont en commun les variables. Selon la théorie des opérateurs d'Escoufier, on parle alors de STATIS sur les VQ. Quand ce sont les relevés qui sont communs à tous les tableaux, on parle de STATIS sur les WD. Dans le cadre d'un échantillonnage spatio-temporel, on aura par exemple K tableaux [stations x variables] correspondant aux K dates de prélèvements portant sur les mêmes n stations sur lesquelles ont été mesurées p_1, p_2, \dots, p_k variables. STATIS commencera alors par calculer K matrices de produits scalaires entre stations et aboutira à la formation d'une matrice compromis $n \times n$ dont la diagonalisation fournira un plan factoriel moyen des stations et K plans factoriels des variables par projection des colonnes-variables des tableaux initiaux dans le plan compromis. Cependant, dans le logiciel ADE-4, cette notion de STATIS sur les VQ ou sur les WD n'est pas prise en compte car lors de la constitution du K -tableaux, tous les tableaux sont disposés de façon à ce qu'ils aient leur dimension commune en colonne (annexe 1).

2.2.4. La méthode STATIS-AFC

Les versions classiques de STATIS sont fondées sur une logique d'ACP. Or, en écologie, le choix d'une stratégie d'AFC est assez fréquent (cf. chapitre 1), en particulier lorsqu'on veut profiter du double "averaging" sous-jacent à cette méthode, c'est-à-dire lorsqu'on recherche une ordination réciproque des relevés et des espèces le long d'un gradient unique (Whittaker, 1967 ; Hill, 1973, 1974). Aussi, Chessel et Gaertner (1997) et Gaertner *et al.* (1998) ont développé une version AFC de STATIS en vue de l'étude de la stabilité de la structuration spatiale des assemblages démersaux du golfe du Lion. Le principe de la méthode STATIS reste le même mais un certain nombre de transformations liées à l'AFC sont nécessaires au préalable sur les tableaux initiaux. Soient les K tableaux \mathbf{X}_k à n_k lignes-stations chacun et p colonnes-espèces. STATIS-AFC commence par calculer pour chacun d'eux des pondérations telles que chaque tableau soit défini par un triplet statistique d'AFC du type $(\mathbf{X}_k, \mathbf{D}_p, \mathbf{D}_{n_k})$. La distance du chi2, caractéristique de l'AFC, est retrouvée dans chacune des analyses séparées. La pondération \mathbf{D}_p des colonnes est commune à tous les triplets statistiques et les pondérations \mathbf{D}_{n_k} des lignes sont spécifiques de chacun des sous-tableaux. Elles sont telles que la somme de poids des lignes d'un sous-tableau vaut 1 et la somme des poids de toutes les lignes du K -tableaux vaut K . Une fois ces transformations initiales effectuées, STATIS-AFC fonctionne comme le STATIS classique tel qu'il a été décrit

dans le paragraphe précédent. Cependant, par rapport à celui ci, on note une nuance en ce qui concerne l'étude des trajectoires. En effet, alors que cette technique est critiquable dans le cadre du STATIS classique dans sa version ACP, elle ne l'est pas dans celui du STATIS dans sa version AFC du fait du centrage initialement effectué (Chessel et Gaertner, 1997). Ainsi, dans le cas où on dispose de K tableaux \mathbf{X}_k à n_k lignes-stations chacun et p colonnes-espèces, le compromis commence par proposer une typologie des p espèces commune à tous les tableaux, puis il positionne les n_k lignes-stations par "averaging" par sous-tableau, puis les $K \times p$ espèces par "averaging" par sous-tableau. Ceci a permis par exemple à Gaertner *et al.* (1998) d'étudier la stabilité de la position des espèces dans l'organisation spatiale des assemblages de poissons démersaux.

2.3. Autres méthodes d'analyses multitableaux

2.3.1. L'Analyse de Co-Inertie Multiple (ACOM)

Comme STATIS, l'Analyse de Co-Inertie Multiple (ACOM) proposée par Chessel et Hanafi (1996) coordonne elle aussi K analyses mais avec des principes très différents. Le principe général de l'ACOM consiste à trouver k systèmes d'axes de co-inertie qui maximisent chacun la covariance des coordonnées des projections des colonnes avec un système d'axes de référence, appelés "variables auxiliaires". La présentation de la méthode qui va suivre a été rédigée à l'aide de l'article de Chessel et Hanafi (op.cit.) et de toute la documentation thématique du logiciel ADE-4 concernant les méthodes multitableaux (<http://pbil.univ-lyon1.fr/ADE-4/volume5.html>) et plus particulièrement à partir des références suivantes : Chessel et Hanafi (1997a, 1997b), Hanafi et Chessel (1997) et Tillard et Faye (1997).

2.3.1.1. Principe

Nous nous situons toujours dans le cadre d'échantillonnage spatio-temporel et on considère, comme pour la figure 2.7 décrivant le fonctionnement de la méthode STATIS, K tableaux [stations x espèces] constitués par l'identification de p espèces à k dates différentes dans $n = n_1, n_2, \dots, n_K$ stations, le nombre de stations échantillonnées pouvant varier d'une date à l'autre. Chaque tableau définit un triplet statistique $(\mathbf{X}_k, \mathbf{D}_p, \mathbf{D}_{n_k})$, \mathbf{D}_p étant la matrice diagonale des poids des colonnes commune à tous les tableaux et \mathbf{D}_{n_k} la matrice des poids des lignes du tableau \mathbf{X}_k (figure 2.8).

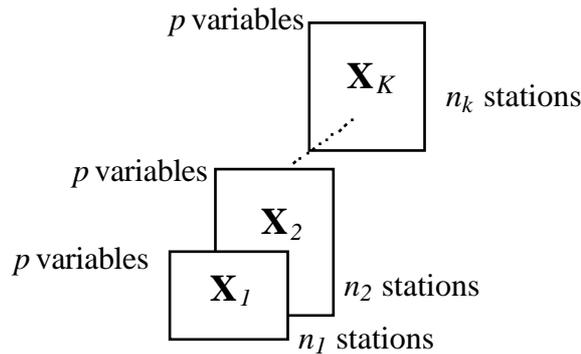


Figure 2.8 : Application de l'ACOM à K tableaux [stations x espèces] de dimension $n_k \times p$.

A la différence de STATIS, l'ACOM ne possède pas de décomposition en valeurs propres. Aussi, avant de lancer l'analyse proprement dite, il faut exécuter les analyses séparées de chacun des tableaux afin d'avoir un aperçu de la structure de chacun d'eux par examen de leur histogramme. En théorie, le nombre maximum d'axes pouvant être retenus est celui fixé par la dimension du plus petit des K tableaux et en pratique le nombre d'axes conservés doit être au maximum le nombre d'axes utiles dans la plus complexe des analyses séparées. Soit m ce nombre d'axes retenus à priori.

L'ACOM commence par rechercher pour chaque triplet $(\mathbf{X}_k, \mathbf{D}_p, \mathbf{D}_{n_k})$ un vecteur u_k^1 (de dimension n_k), appelé **axe de co-inertie** de rang 1, et un vecteur v^1 (de dimension p), commun à tous les triplets k , appelé **variable auxiliaire** (ou variable canonique, ou variable synthétique), de façon à maximiser la covariance entre les coordonnées des colonnes sur l'axe de co-inertie u_k^1 et sur la variable auxiliaire v^1 . Puis, l'analyse recherche pour chaque triplet $(\mathbf{X}_k, \mathbf{D}_p, \mathbf{D}_{n_k})$ un vecteur u_k^2 et une variable auxiliaire v^2 de façon à maximiser la covariance entre les coordonnées des colonnes sur l'axe de co-inertie u_k^2 et sur la variable auxiliaire v^2 avec u_k^1 et u_k^2 orthogonaux et v^1 et v^2 orthogonaux... L'analyse renouvelle cette opération m fois. Finalement, l'ACOM a créé m vecteurs v^m appelés variables auxiliaires et mk vecteurs u_k^m appelés axes de co-inertie de rang m de façon à maximiser la covariance entre les coordonnées des colonnes sur les axes de co-inertie de rang m et la variable auxiliaire de même rang.

2.3.1.2. *Interprétation des résultats obtenus par l'ACOM*

Identification d'une structure temporelle de référence

Pratiquement, les coordonnées des colonnes sur les variables auxiliaires fournissent une image de référence (ou carte factorielle de référence ou repère de référence ou axes de référence) des colonnes, ici des espèces, servant de référence commune à tous les tableaux. Les coordonnées des lignes sur les axes de co-inertie, c'est-à-dire les composantes des

vecteurs u_k^m , fournissent k cartes factorielles des lignes (ici des stations), qui, à la différence des cartes factorielles données par les analyses séparées, sont coordonnées.

Interprétation de la structure temporelle de référence

- représentations graphiques :

Pour étudier la variabilité de cette structure, c'est-à-dire les relations entre les structures issues des analyses séparées de chaque tableau et la structure de référence, l'ACOM propose diverses représentations graphiques. Les axes d'inertie de chaque tableau peuvent être projetés sur les axes de co-inertie. A la différence de STATIS, ces projections ne se font pas dans un même espace compromis mais dans des espaces séparés (du fait qu'il n'y ait pas le même nombre de lignes-stations dans chaque tableau). Cette représentation permet de juger de l'adéquation entre les axes d'inertie issus des analyses séparés et les axes de co-inertie fabriqués par l'ACOM.

On peut également projeter les colonnes-espèces des tableaux sur les axes de co-inertie et on obtient k cartes factorielles des espèces à lire en parallèle avec celles des stations. En normant ces coordonnées par tableau, on obtient de nouvelles coordonnées qu'on peut apparier avec les coordonnées des colonnes sur les variables auxiliaires de même rang répétées par tableaux. On obtient ainsi une double typologie des colonnes, ces deux typologies pouvant être mises en relation graphiquement sur le repère de référence. Cette représentation permet de visualiser la part de la corrélation dans la maximisation de la covariance, et révèle que l'ACOM fait en fait K analyses de co-inertie des tableaux \mathbf{X}_k avec le tableau des variables auxiliaires. Elle montre, pour chaque tableau-date, les écarts pouvant exister entre la structure de référence et celle induite par l'analyse de chacun des tableaux. Ainsi, l'ACOM fournit une représentation conjointe des colonnes des sous-tableaux qui est plus satisfaisante que celle proposée par la technique des trajectoires de STATIS (cf. paragraphe 2.2.3.).

Une autre représentation des lignes-stations des tableaux est possible en projetant celles-ci sur les axes de référence, on obtient k cartes factorielles des lignes à lire en parallèle avec la représentation précédente.

Enfin, la représentation des valeurs optimisées de covariance entre les coordonnées des colonnes des sous-tableaux sur les axes de co-inertie et les variables auxiliaires de même rang fournit une représentation des tableaux.

- aides à l'interprétation numérique :

Le logiciel ADE-4 fournit plusieurs valeurs de paramètres numériques calculés au cours de l'analyse. Ces valeurs, associées aux axes $1, \dots, m$ de l'ACOM, complètent ou confirment les représentations graphiques. Le principe de l'ACOM, rappelons-le, consiste à maximiser la covariance entre les coordonnées sur les axes de co-inertie et la variable auxiliaire de même

rang. La covariance étant égale au produit de la corrélation par les produits des racines carrés des variances, l'ACOM doit, pour maximiser la covariance, maximiser d'une part la variance, donc l'inertie projetée (qui dépend de l'inertie initiale de chaque tableau), et d'autre part la corrélation. C'est pourquoi l'examen de ces différents paramètres est important lors de l'interprétation des résultats. Pour chaque tableau et chaque axe, sont ainsi listées les valeurs des inerties projetées sur les axes d'inertie et celles des inerties projetées sur les axes de co-inertie à partir desquelles on déduit le pourcentage d'inertie projetée sur les axes de co-inertie. Sont données également les carrés de covariance entre les coordonnées des colonnes des sous-tableaux sur les axes de co-inertie et les variables auxiliaires de même rang ainsi que les carrés de corrélation correspondants (Cos^2). La somme des carrés de covariance fournit la quantité optimisée sur l'ensemble des axes retenus et constitue donc un autre indice d'adéquation de chacun des tableaux avec le tableau de référence. Les carrés de corrélation ne se cumulent pas sur l'ensemble des axes retenus, ils constituent aussi un indice d'adéquation mais axe par axe.

Comme nous l'avons fait pour décrire le fonctionnement de la méthode STATIS, nous nous sommes appuyés ici pour décrire la méthode sur un exemple de tableaux qui ont en commun les variables. Dans le cas de K tableaux ayant en commun les n individus sur lesquels ont été mesurées p_1, p_2, \dots, p_K variables, le principe reste le même. Il suffit de transposer les tableaux afin d'avoir les individus en colonnes qui constituent la marge commune à tous les tableaux (figure 2.9). Pour m axes retenus, l'ACOM calcule m vecteurs v^m , les variables auxiliaires, et mk vecteurs u_k^m , les axes de co-inertie de rang m , de façon à maximiser la covariance entre les coordonnées des colonnes (ici les individus) sur les axes de co-inertie de rang m et la variable auxiliaire de même rang. Elle fournit une typologie de référence des individus définie par les variables auxiliaires v^m et k cartes factorielles des lignes-variables qui correspondent aux composantes des vecteurs u_k^m .

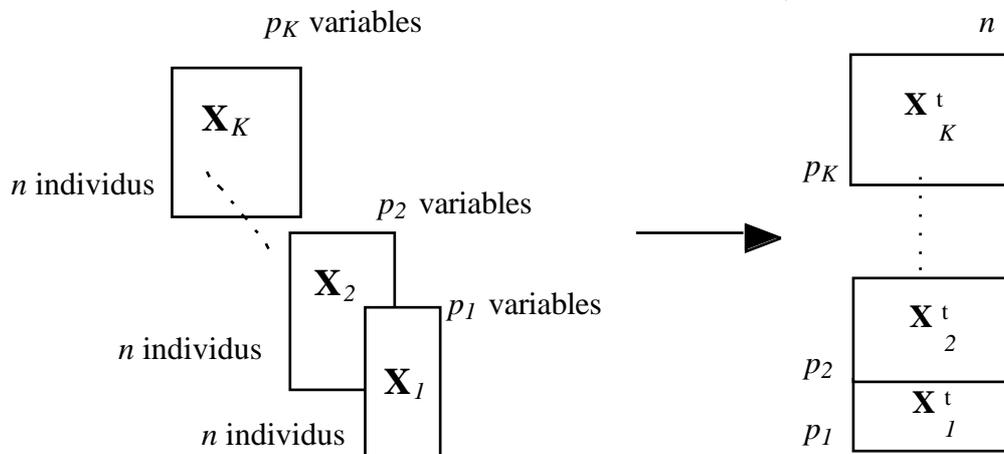


Figure 2.9 : Application de l'ACOM à K tableaux [individus x variables] de dimension $n \times p_k$.

2.3.2. L'Analyse Canonique Généralisée (ACG)

Comme l'ACOM et STATIS, l'ACG permet de traiter simultanément K tableaux mais avec la restriction que ces K tableaux relèvent tous d'une ACP. L'Analyse Canonique Généralisée (ACG) et l'Analyse de Co-inertie Multiple (ACOM) entretiennent les mêmes relations que l'Analyse Canonique (AC) et l'Analyse de Co-inertie (ACo) que nous avons évoqué dans le chapitre 2.1.4. : l'ACo et l'ACOM cherchent à maximiser la covariance alors que l'AC et l'ACG cherchent à optimiser la corrélation.

Ainsi, l'ACG recherche dans chaque sous-espace k défini par chaque tableau une **variable canonique** z_k et une **variable de synthèse (ou score canonique)** z , commune à tous les tableaux, de manière à maximiser la corrélation entre les coordonnées des colonnes sur la variable canonique z_k et sur la variable de synthèse z .

Nous ne connaissons à ce jour, outre les références des auteurs (Carrol, 1968 ; Kettinger, 1971), et un exemple d'illustration dans la documentation du logiciel ADE-4 (documentation du module "Canonical"), aucun exemple d'application de cette méthode en écologie.

2.3.3. L'Analyse Factorielle Multiple (AFMULT)

L'AFMULT (Escofier et Pagès, 1994) s'appuie sur une analyse globale des K tableaux portant sur les mêmes individus. Elle réalise K analyses portant sur un même ensemble d'individus ou compare K groupes de variables définies sur le même ensemble d'individus. Son but est d'obtenir une typologie des individus, des variables et des liens entre les deux typologies.

Soient les K tableaux ayant en commun les n lignes-individus et portant chacun sur p_1, p_2, \dots, p_K variables (figure 2.10). L'AFMULT afin d'uniformiser le rôle des tableaux dans l'analyse simultanée pondère chaque variable du tableau k par l'inverse de la première valeur propre de l'analyse factorielle séparée de ce tableau. A chaque tableau correspond un triplet statistique $(\mathbf{X}_1, \mathbf{D}_1, \mathbf{D})$, $(\mathbf{X}_2, \mathbf{D}_2, \mathbf{D})$, ..., $(\mathbf{X}_K, \mathbf{D}_K, \mathbf{D})$ avec \mathbf{D} la matrice des poids des lignes commune à tous les tableaux et \mathbf{D}_k les matrices des poids des colonnes obtenu après surpondération des variables de chacun des tableaux. L'AFMULT fait simplement l'analyse du triplet $(\mathbf{X}, \mathbf{D}_p, \mathbf{D})$ dans lequel \mathbf{X} désigne le tableau de dimension $n \times p$ avec $p = p_1 + p_2 + \dots + p_K$ obtenu par juxtaposition des K tableaux \mathbf{X}_k , \mathbf{D}_p désigne la matrice des poids des colonnes obtenu par juxtaposition des matrices \mathbf{D}_k .

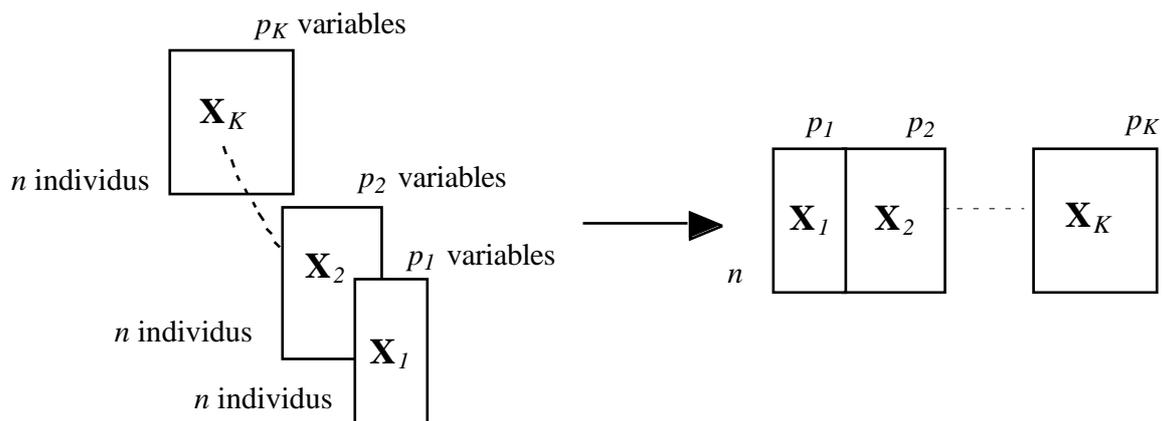


Figure 2.10 : Application de l'AFMULT à K tableaux portant sur les mêmes individus.

On peut citer quelques exemples d'application de cette méthode en écologie aquatique : Haury et Baglinière (1990) ; Haury et al. (1995) ; Haury, (1996) et Gaertner et al. (1999).

2.4. Méthodes d'analyses multitableaux et couplage

2.4.1. la méthode STATICO

La méthode STATICO (pour STATIS et Co-Inertie) autorise le traitement simultané d'une série de K couples de tableaux. En écologie, dans le cadre d'études spatio-temporelles, cette méthode peut s'appliquer à l'étude des relations faune-milieu dans le temps et l'espace. Plus précisément, si on considère $n = n_1, n_2, \dots, n_K$ stations sur lesquelles on a identifié p espèces et mesuré q variables à K dates différentes (le nombre de stations pouvant changer d'une date à l'autre), STATICO permet d'obtenir une image moyenne de la relation espèces-variables, d'étudier l'évolution de cette relation dans le temps et de caractériser la typologie des stations étudiées en fonction de cette évolution temporelle. Pour cela, elle combine la logique des deux méthodes : celle des multitableaux, et plus particulièrement de l'analyse triadique partielle (cf. paragraphe 2.2.2.) et celle des couplages de co-inertie (cf. paragraphe 2.1.4.). Simier *et al.* (1999) ont présenté le principe de cette méthode en l'illustrant par un jeu de données issu de recherches en phytopathologie concernant des plantations de caféier attaquées par différentes maladies.

Nous présentons ici le principe général de la méthode dans le cadre d'une étude de la relation espèces-milieu (figure 2.11). Pour chaque date d'échantillonnage, on constitue un tableau de données faunistiques (\mathbf{X}_k) de dimension $n_k \times p$ contenant par exemple des abondances spécifiques et un tableau "milieu" contenant les mesures des variables environnementales (\mathbf{Y}_k) de dimension $n_k \times q$. Ces tableaux subissent au préalable une transformation : pour les tableaux faunistiques, les données sont simplement centrées par

colonne (donc par espèce). Pour les tableaux des données environnementales, les unités des variables étant souvent différentes il est nécessaire de centrer et de réduire les données pour homogénéiser le tableau.

En s'appuyant sur le schéma de dualité (Escoufier, 1987), on peut définir pour chaque tableau les triplets $(\mathbf{X}_k, \mathbf{D}_p, \mathbf{D}_{n_k})$ et $(\mathbf{Y}_k, \mathbf{D}_q, \mathbf{D}_{n_k})$ où \mathbf{D}_p et \mathbf{D}_q sont respectivement les métriques diagonales des poids des colonnes des tableaux \mathbf{X}_k et \mathbf{Y}_k qui sont fixées et indépendantes de la répétition et \mathbf{D}_{n_k} la métrique des poids des lignes qui doit être commune aux deux schémas pour permettre l'analyse de co-inertie des deux tableaux.

STATICO commence par calculer pour chaque date un tableau croisé de co-inertie \mathbf{Z}_k ($\mathbf{Z}_k = \mathbf{Y}_k^t \mathbf{D}_{n_k} \mathbf{X}_k$), de dimension $q \times p$ (figure 2.11-1) et dont le triplet statistique est $(\mathbf{Y}_k^t \mathbf{D}_{n_k} \mathbf{X}_k, \mathbf{D}_p, \mathbf{D}_q)$. Le tableau \mathbf{Z}_k contient donc les covariances entre l'abondance d'une espèce centrée et une variable environnementale normalisée. Puis la méthode fait l'analyse triadique partielle de ces K tableaux croisés faune-milieu (q lignes-variables \times p colonnes-espèces). Comme nous l'avons présenté au paragraphe 2.2.2. l'analyse triadique partielle se déroule en trois étapes :

- la première étape consiste à calculer à partir des K tableaux croisés \mathbf{Z}_k une matrice de produits scalaires entre tableaux, ou matrice de covariances vectorielles ($Covv$) de dimension $K \times K$ (figure 2.11-2). Cette matrice est diagonalisée et on ne retient que les K composantes normées λ_k du premier vecteur propre (figure 2.11-3). Ces composantes fournissent les coefficients λ_k qui pondèrent la participation des tableaux croisés au calcul du compromis :

$$\mathbf{Z} = \sum_{i=1}^{i=K} \lambda_i \mathbf{Z}_i \text{ (figure 2.11-4);}$$

- La deuxième étape est celle de l'analyse du compromis. Il s'agit en fait d'une analyse de co-inertie fictive d'un tableau croisé qui est une moyenne pondérée des tableaux croisés initiaux [espèces \times variables]. Elle fournit des vecteurs propres, des axes principaux sur lesquels se projettent ses lignes (donc les q variables de \mathbf{Y}) et des composantes principales sur lesquelles se projettent ses colonnes (donc les p espèces de \mathbf{X}). On obtient ici une image de la co-structure moyenne espèces-variables (figure 2.11-5);

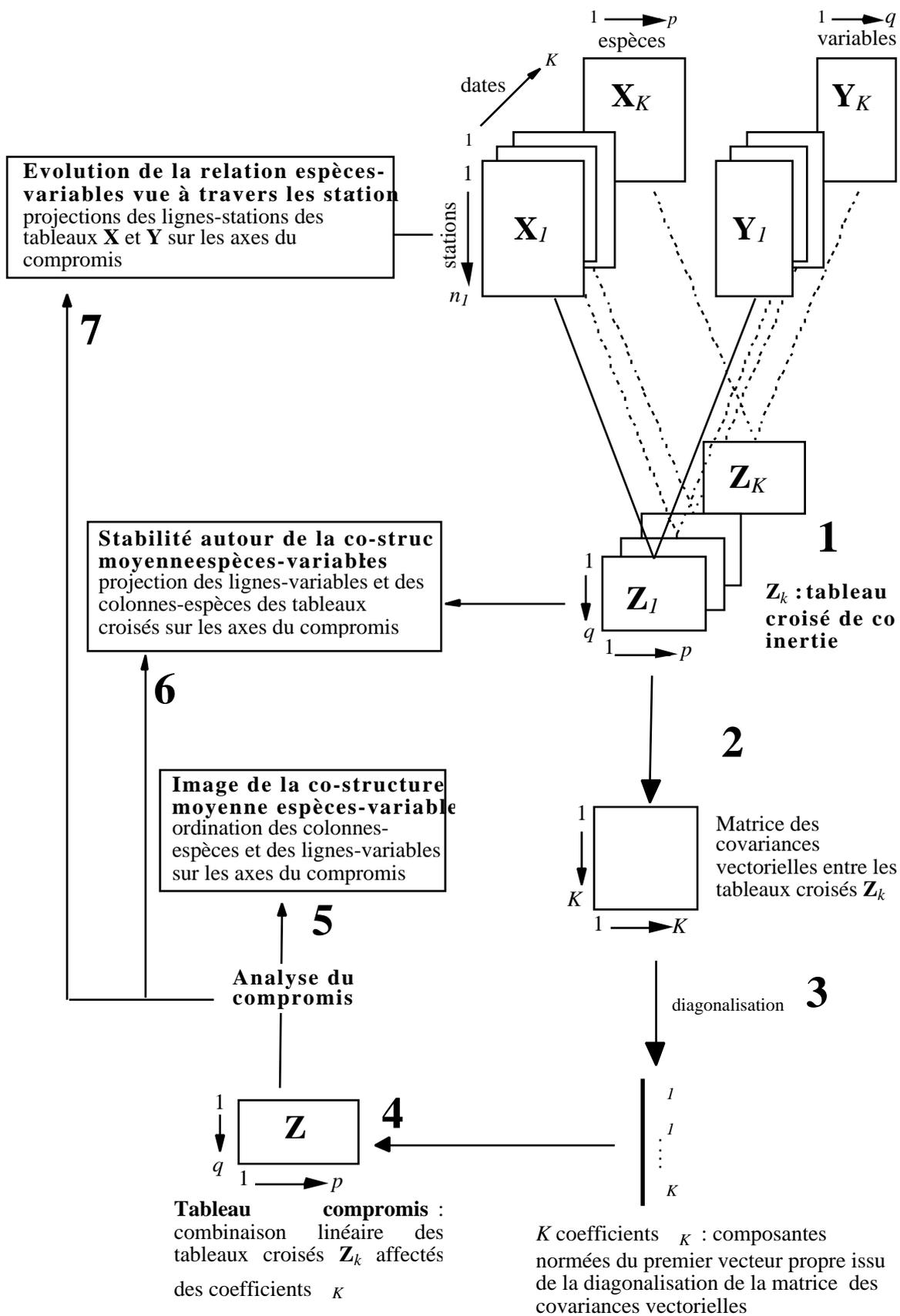


Figure 2.11 : Schéma de fonctionnement de la méthode STATICO.

- Dans une troisième étape, on étudie la stabilité autour du compromis. Pour cela, on projette les lignes (variables) et colonnes (espèces) de chacune des analyses de co-inertie séparées sur les axes de co-inertie compromis. Ces représentations permettent de discuter de la variabilité de la co-structure moyenne décrite par l'analyse du compromis à travers les K tableaux croisés \mathbf{Z}_k (figure 2.11-6).

On peut également juger de l'évolution de la relation espèces - variables vue à travers les stations (figure 2.11-7). On projette alors sur les axes faunistiques du compromis les lignes-stations des K tableaux faunistiques initiaux et sur les composantes environnementales du compromis les lignes-stations des K tableaux "milieu" initiaux. En normant globalement leurs coordonnées, on peut apparier les nuages de points par tableau. On obtient ainsi une double typologie des stations, ces deux typologies pouvant être mises en relation graphiquement sur le plan de co-inertie compromis. Cette représentation permet de visualiser la corrélation entre les deux ensembles de descripteurs (environnement, peuplement piscicole). Elle montre, pour chaque date, les écarts pouvant exister entre les deux points de vue suivant les stations considérées.

2.4.2. L'analyse de concordance

L'analyse de concordance ou méthode "K + 1" (Lafosse et Hanafi, 1997) étudie la co-inertie de K tableaux avec un tableau unique de référence. On considère K tableaux \mathbf{X}_k portant sur les mêmes n relevés décrits respectivement par p_1, p_2, \dots, p_k descripteurs, et un tableau \mathbf{Y} portant sur les mêmes n relevés et q variables (figure 2.12). Chaque tableau \mathbf{X}_k définit un triplet statistique $(\mathbf{X}_k, \mathbf{D}_{p_k}, \mathbf{D}_n)$ et le tableau \mathbf{Y} le triplet $(\mathbf{Y}, \mathbf{D}_q, \mathbf{D}_n)$, où \mathbf{D}_{p_k} et \mathbf{D}_q sont respectivement les métriques diagonales des poids des colonnes des tableaux \mathbf{X}_k et \mathbf{Y} , et \mathbf{D}_n la métrique des poids des lignes qui doit être commune à tous les tableaux pour permettre l'analyse.

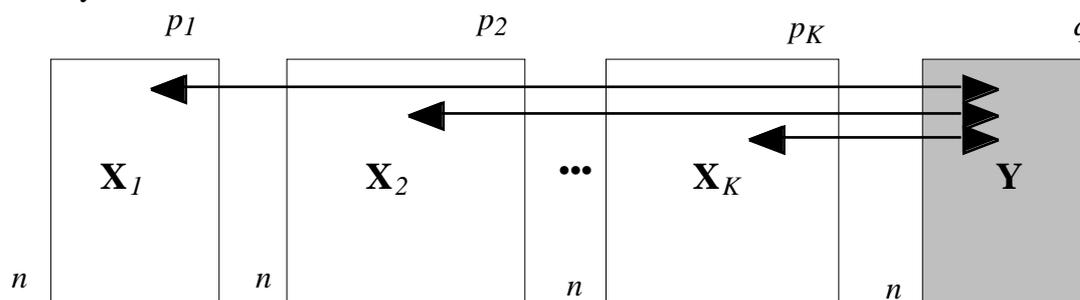


Figure 2.12 : Application de l'analyse de concordance à K tableaux \mathbf{X}_k et un tableau \mathbf{Y} portant sur les mêmes individus.

Le principe de l'analyse de concordance est semblable à celui de l'ACOM (cf. ci-dessus paragraphe 2.3.1.) dont elle dérive. Il s'agit en fait d'une variante de l'utilisation de l'ACOM sur les opérateurs de co-inertie \mathbf{Z}_k ($\mathbf{Z}_k = \mathbf{Y}^t \mathbf{D}_n \mathbf{X}_k$).

Là aussi, mise à part l'exemple d'illustration présenté par les auteurs (Lafosse et Hanafi, op. cit.) et celui traité dans la documentation thématique du logiciel ADE-4

(documentation du module " $K + 1$ "), nous ne connaissons à ce jour aucun exemple d'application de cette méthode en écologie.

2.5. Conclusion

Bien que schématique, cette présentation méthodologique montre la diversité des méthodes proposées seulement dans le champ de l'analyse des données multivariées. Ainsi, face à la diversité des objectifs formulés par les écologues dans le cadre d'études spatio-temporelle une variété de choix méthodologiques se présente à l'utilisateur pour explorer la structure de ses données. Entre une analyse à un, deux ou K tableaux, voire même à K couples de tableaux, le choix de la méthode adaptée dépendra de la complexité de la question posée et du degré de précision désiré. Même si nous nous sommes attachés à exposer le principe de ces méthodes multitableaux de façon suffisamment claire et assez simplifiée afin de faciliter leur usage, nous ne pouvons nier la complexité des fondements théoriques sous-jacents. Cependant, en permettant l'analyse simultanée et coordonnée de plusieurs tableaux, il semble qu'elles soient tout à fait adaptées pour répondre avec précision aux difficiles questions posées (cf. chapitre 1). En appliquant ces méthodes à différentes problématiques spatio-temporelles, nous devrions ainsi pouvoir juger de leur réelle adaptation à la question posée ainsi que de leur apport par rapport aux méthodes d'analyse de données plus couramment mises en oeuvre. De plus, dans tous les exemples traités, nous nous attacherons notamment à proposer différentes représentations graphiques qui offrent, outre une aide à l'interprétation efficace des résultats, la traduction et l'expression de toute la logique de la méthode employée.

Partie II

Approche expérimentale

Chapitre 3. Stabilité temporelle des structures spatiales des peuplements piscicoles des régions Languedoc-Roussillon et Provence-Alpes-Côte d'Azur

Ce chapitre reprend quasiment en intégralité l'article suivant : Blanc, L. & Beaudou, D. (1998) Stabilité temporelle des structures spatiales des peuplements piscicoles des régions Languedoc-Roussillon et Provence-Alpes-Côte d'Azur. *Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture* : 348, 23-45. Il propose une illustration de l'utilisation des méthodes multitableaux adaptées aux cubes réguliers de données : l'analyse triadique partielle et l'AFC de Foucart.

Ce travail a été effectué dans le cadre d'une convention d'étude financée par le Conseil Supérieur de la Pêche et établie entre cet organisme, le C.N.R.S. et le Laboratoire d'Hydrobiologie Marine et Continentale de l'Université Montpellier II. Il a été réalisé au sein de la Délégation Régionale n°8 du CSP. Certaines stations prises en compte dans ce travail ont été échantillonnées dans le cadre de conventions d'études entre l'Agence de l'Eau Rhône Méditerranée Corse et la DR 8 du CSP.

3.1. Présentation générale

3.1.1. Problématique et objectifs

L'étude des peuplements piscicoles est depuis longtemps au coeur des préoccupations des scientifiques. Déjà Huet en 1954 puis Verneaux en 1973 et plus récemment Hugueny (1990), Boët *et al.* (1991), Oberdoff *et al.* (1993) ou Changeux (1995) se sont intéressés à la structure et à la répartition des espèces. Verneaux (1981) et Grandmottet (1983) ont ainsi montré que les poissons pouvaient servir d'indicateur pour apprécier l'état général des cours d'eau. Suite à cette constatation, les gestionnaires ont donc de plus en plus besoin d'accroître leurs connaissances sur les peuplements ichtyologiques de l'ensemble du réseau hydrographique français.

Dans le cadre du Réseau Hydrobiologique et Piscicole (RHP), le Conseil Supérieur de la Pêche (CSP) a mis en place, à l'échelle nationale, un réseau de suivi piscicole annuel sur un nombre important de stations. Un des objectifs principaux de ce réseau est de disposer d'un bilan annuel de l'état des peuplements piscicoles et d'en suivre l'évolution. Sur une station donnée, l'état d'un peuplement est apprécié en analysant la composition spécifique du peuplement observé par rapport au peuplement attendu en fonction du milieu, aux exigences des espèces présentes et en étudiant la structure des différentes populations. A la fois dans l'analyse stationnelle et dans l'analyse globale, deux questions se dégagent : peut-on mettre en évidence une structure spatiale ? Quelle est la stabilité temporelle de cette structure ? Ces

questions se posent de façon encore plus aiguë pour les peuplements de poissons du pourtour du bassin méditerranéen dont le caractère distinctif est reconnu depuis longtemps (Changeux et Pont, 1995a). Cependant, comme le soulignent ces mêmes auteurs, ni les classifications établies par Illies et Botosaneanu (1963), ni la méthode développée par Verneaux (1973) ne peuvent être directement utilisables pour les cours d'eau méridionaux puisqu'elles ne prennent pas en compte les particularités de cette région (températures estivales plus élevées, irrégularité des débits...). Pour répondre aux questions posées, il est donc nécessaire de disposer d'outils d'analyse adaptés. Parmi ces outils, les méthodes d'analyse multitableaux comme l'analyse triadique partielle ou l'Analyse Factorielle des Correspondances de Foucart (cf. chapitre 2), permettent d'aborder de telles données tri-dimensionnelles de type espèces - stations - dates.

En appliquant ces méthodes d'analyse aux données issues du RHP concernant les régions Languedoc-Roussillon et Provence-Alpes-Côte d'Azur, l'objectif de ce chapitre est de chercher une typologie spatiale espèces-stations commune aux différentes dates de suivi et d'en étudier la stabilité temporelle.

3.1.2. Présentation des données

Il s'agit de données décrivant le peuplement piscicole de stations réparties sur 11 départements des régions Languedoc-Roussillon (LR) et Provence-Alpes-Côte d'Azur (PACA). Ces stations ont été échantillonnées une fois par an, à la même saison (été), entre 1993 et 1996 dans le cadre du RHP. Dans un premier temps, nous avons constitué un ensemble de données homogènes en ne conservant que les stations prospectées par pêche électrique à pied sur toute la largeur avec deux passages successifs. Cette contrainte d'homogénéité des données, afin de pouvoir adopter une stratégie d'ACP, nous a conduit à écarter les zones où une prospection complète est impossible (parties médianes et aval des grands cours d'eau). Par ailleurs, l'analyse triadique partielle impose d'utiliser les mêmes variables mesurées sur les mêmes stations à plusieurs reprises. Nous avons donc également écarté les stations pour lesquelles une des prospections annuelles sur les 4 années n'a pu être réalisée en raison de mauvaises conditions hydrologiques. Ces deux contraintes aboutissent à la sélection de 35 stations (tableau 3.1). Ces stations sont réparties de façon relativement homogène sur l'ensemble des 2 régions, à l'exception des parties basses des grands cours d'eau (figure 3.1).

Sur les 35 stations retenues, 28 espèces ont été recensées. Seulement 21 ont été retenues pour l'analyse. En effet, les espèces de très faible occurrence, c'est-à-dire présentes sur moins de 3% de la totalité des inventaires (soit une ou deux années sur une ou deux stations), ont été supprimées. Il s'agit du brochet, de la lamproie de Planer, du poisson-chat, du *Pseudorasbora parva*, du saumon de fontaine, de la truite arc-en-ciel et de la tanche. La présence de certaines de ces espèces est liée à des déversements destinés à la gestion

halieutique (truite arc-en-ciel) ou qui peuvent être accidentels (*Pseudorasbora parva*). Certaines espèces déversées (brochet, tanche) peuvent se maintenir par la suite en faibles effectifs dans des stations dont les caractéristiques mésologiques, et notamment les habitats, ne permettent cependant pas leur pérennisation.

Codes des espèces		Codes des stations région LR		Codes des stations région PACA	
code	nom commun	nom latin			
ABL	ablette	<i>Alburnus alburnus</i>	Orb : Orbieu (11) à Ribaute	Ass : Asse (04) à Chaudon Norante	
ANG	anguille	<i>Anguilla anguilla</i>	Reb : Rebenty (11) à Belfort	Cos : Colostre (04) à St Martin de Bromes	
BAF	barbeau fluviatile	<i>Barbus barbus</i>	Aud : Aude (11) au Clat	Bes : Bes (04) à Barles	
BAM	barbeau méridional	<i>Barbus meridionalis</i>	Gar : Gardon de St Jean (30) à Thoiras-Corbes	Ver : Verdon (04) à Castellane	
BLN	blageon	<i>Leuciscus souffia</i>	Her : Herault (30) à Notre D. de la Rouvière	Gyr : Gyronde (05) à Vallouise	
BRE	brème	<i>Abramis brama</i>	Cez : Cèze (30) à St Victor de Malcap	Rea : Réallon (05) à Réallon	
CHA	chabot	<i>Cottus gobio</i>	LezC : Lez (34) à Castelnaud-le-Lez	Dra : Drac blanc (05) à Champoléon	
CHE	chevaine	<i>Leuciscus cephalus</i>	Tes : Tes (34) à Roqueronde	Lou : Loup (06) à Tourrettes sur Loup	
EPI	épinoche	<i>Gasterosteus aculeatus</i>	Lot : Lot (48) au Bleymard	Jou : Real de Jouques (13) à Jouques	
GAR	gardon	<i>Rutilus rutilus</i>	Cog : Colagne (48) à Chirac	Arc : Arc (13) à Aix-en-Provence	
GOU	goujon	<i>Gobio gobio</i>	Cha : Chapeauroux (48) à St Jean la Fouillouse	Gap : Gapeau (83) à Belgentier	
HOT	hotu	<i>Chondrostoma nasus</i>	Tru : Truyère (48) à la Villadiou	Car : Caramy (13) à Tourves	
LOF	loche franche	<i>Nemacheilus barbatulus</i>	Agl : Agly (66) à Latour de France	Bre : Bresque (83) à Salernes	
OBR	ombre commun	<i>Thymallus thymallus</i>	Rot : Rotja (66) à Py	Iss : Issole (83) à Ste Anastasie sur Issole	
PER	perche	<i>Perca fluviatilis</i>	Noh : Nohèdes (66) à Nohèdes	Sor : Sorgue (84) à Fontaine de Vaucluse	
PES	perche soleil	<i>Lepomis gibbosus</i>	Tet : Tet (66) à Serdinya	Rod : Sorgue Rode (84) à Jonquerettes	
SPI	spiralin	<i>Alburnoïdes bipunctatus</i>	Tec : Tech (66) à Prats de Mollo la Preste	Tor : Toulourenc (84) à Veaux	
TOX	toxostome	<i>Chondrostoma toxostoma</i>		LezB : Lez (84) à Bollène	
TRF	truite fario	<i>Salmo trutta</i>			
VAI	vairon	<i>Phoxinus phoxinus</i>			
VAN	vandoise	<i>Leuciscus leuciscus</i>			

Tableau 3.1 : Codes des espèces et des stations d'échantillonnage retenues pour l'analyse.

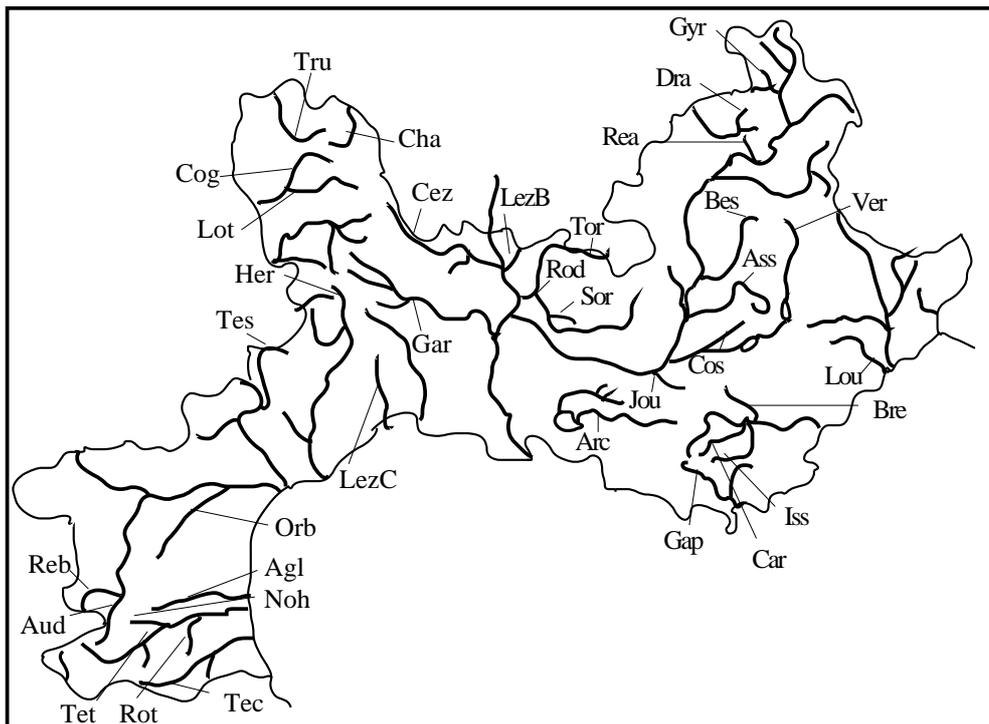


Figure 3.1 : Stations d'échantillonnage des régions Languedoc-Roussillon (LR) et Provence-Alpes-Côte d'Azur (PACA) (les codes des stations sont dans le tableau 3.1).

Biomasses et densités sont deux variables utilisées conjointement (fisher et Eckman, 1997) ou alternativement (Louis *et al.* (1995), Laroche *et al.* (1997) pour la biomasse, Carrel *et al.* (1995) pour la densité). Les données traitées ici sont des biomasses estimées pour chaque espèce par la méthode de De Lury (1947), exprimées en g pour 100 m². Nous avons

retenu la biomasse par unité de surface plutôt que la densité car elle exprime mieux la productivité du milieu et donne une meilleure idée de l'importance relative de chaque espèce. De plus, elle permet de s'affranchir des fluctuations de l'efficacité de pêche sur les juvéniles de cyprinidés de très petites tailles. Il est donc possible que ce choix de travailler sur les biomasses conduisent à des résultats différents de ceux que nous obtiendrions en travaillant sur des densités exprimées en nombre d'individus par unité de surface.

On obtient ainsi pour chaque année : 1993, 1994, 1995 et 1996, un tableau à 35 lignes-stations et 21 colonnes-espèces.

3.1.3. Méthodes d'analyse

Au préalable, les données subissent une transformation log : $y = \log (x+1)$ afin d'homogénéiser les variances et de minimiser les effets de non normalité.

Face à un tableau de données faunistiques, on a principalement le choix entre deux méthodes d'analyses multivariées classiques : l'Analyse Factorielle des Correspondances (AFC) où la transformation effectuée correspond à un double centrage (Noy-Meir, 1973) et l'analyse en composantes principales (ACP) centrée par espèce (chaque espèce a une moyenne nulle). Cette question est discutée par Dolédec et Chessel (1991). Notons à ce propos, qu'outre l'alternative ACP centrée par espèce ou AFC, toutes deux sur les données transformées, il est également envisageable d'utiliser l'ACP normée. Cette dernière, en ramenant les variances de toutes les variables-espèces à l'unité, a cependant l'inconvénient de trop éliminer la variabilité entre espèces. C'est pourquoi nous préférons conserver une certaine variabilité, non pas absolue mais relative, en procédant d'abord à une transformation log des données puis en effectuant ou bien une ACP centrée qui conserve cette variabilité, ou bien une AFC. Nous justifions dans un premier temps le choix de l'ACP plutôt que de l'AFC pour deux raisons : (1) cette méthode s'avère plus adaptée aux données quantitatives dont nous disposons (biomasses), (2) dans la mesure où nous avons sélectionné uniquement les pêches électriques à pied avec deux passages successifs, nous pouvons considérer l'échantillonnage comme standardisé (c'est-à-dire que nous considérons qu'à chaque fois, l'échantillonnage s'effectue de façon identique et que par conséquent les biomasses observées sont comparables entre deux échantillons), ce qui nous autorise à utiliser l'ACP. En effet, cette méthode mettant en valeur les variations de biomasse, il est important que ces dernières soient comparables d'une date à l'autre ou d'une station à l'autre.

L'analyse triadique partielle (cf. chapitre 2) va nous permettre de faire des ACP simultanées et coordonnées des quatre tableaux faunistiques. Rappelons que l'objectif de cette méthode est de trouver une structure faunistique spatiale commune à toutes les années et d'étudier la stabilité temporelle autour de cette structure moyenne. Pour cela, elle s'appuie d'abord sur la recherche d'une moyenne de tableaux appelée "compromis" que l'on analyse, puis sur la reproductibilité du compromis par chacun des tableaux initiaux.

Cependant, il est également intéressant d'aborder une stratégie d'AFC qui est la méthode la plus fréquemment employée pour traiter un tableau de données d'abondance de poissons (Verneaux, 1973, 1981 ; Boët *et al.*, 1991 ; Oberdoff *et al.*, 1993 ; Changeux, 1995). En effet, l'AFC ordonne les taxons et les stations en fonction de leur profil, elle met en évidence des associations d'espèces indépendamment de leur abondance. Ainsi, alors que l'ACP prend en compte les variations d'abondance d'espèces, le double centrage de l'AFC les élimine en partie en fonctionnant sur les profils. Cette méthode revalorise le rôle des espèces rares, qui peuvent avoir un intérêt d'un point de vue écologique, dans la constitution des axes factoriels. L'AFC de Foucart (cf. chapitre 2) permet de traiter simultanément les quatre tableaux faunistiques dont nous disposons. Sa mise en œuvre se fait de façon analogue à l'analyse triadique partielle : recherche d'un compromis (d'une moyenne), analyse du compromis et analyse de chacun des tableaux autour de la structure moyenne. Elle consiste à construire un compromis en prenant une moyenne uniformément pondérée des tableaux et à faire l'AFC de ce compromis qu'on interprète comme toute analyse des correspondances classique. Pour étudier l'écart autour de la structure du compromis, les axes, les lignes et les colonnes des K tableaux initiaux sont projetés en individus supplémentaires.

Ces deux analyses présentent donc une forte complémentarité, aussi nous les avons appliquées toutes les deux aux données piscicoles du RHP.

3.2. ACP séparées des 4 tableaux faunistiques

Dans un premier temps, une ACP centrée par colonne est effectuée sur chacun des tableaux afin d'avoir un aperçu des résultats correspondant aux différentes années (figure 3.2).

Les histogrammes des valeurs propres (figure 3.2A) montrent que le premier axe est le plus informatif puisqu'il représente de 39,9 à 43,7 % de l'inertie totale du tableau suivant les années. Bien que les histogrammes suggèrent d'étudier au moins quatre axes pour obtenir une large information, nous limiterons ici l'analyse à deux axes, l'idée étant plus d'avoir un aperçu des analyses séparées que de détailler chacune d'entre elles. Les figures 3.2B et 3.2C représentent respectivement la position des espèces et des stations dans le plan 1-2 des différentes analyses. L'axe 1 oppose la truite fario et le chevaine. Ces deux espèces ont les occurrences les plus importantes dans les tableaux de données (cf. annexe 2). En effet, sur les 35 stations retenues et au moins trois années sur quatre, la truite est présente dans trente stations et le chevaine dans dix-sept. L'axe 2 ordonne les différentes espèces entre un pôle constitué par le barbeau méridional, le blageon, le goujon et un pôle représenté par le barbeau fluviatile en 1993 et 1995 ou l'anguille en 1994 et 1996. D'une année à l'autre, cette organisation générale se retrouve plus ou moins, d'où l'intérêt de coordonner ces quatre analyses par l'analyse triadique partielle afin d'en obtenir une représentation commune.

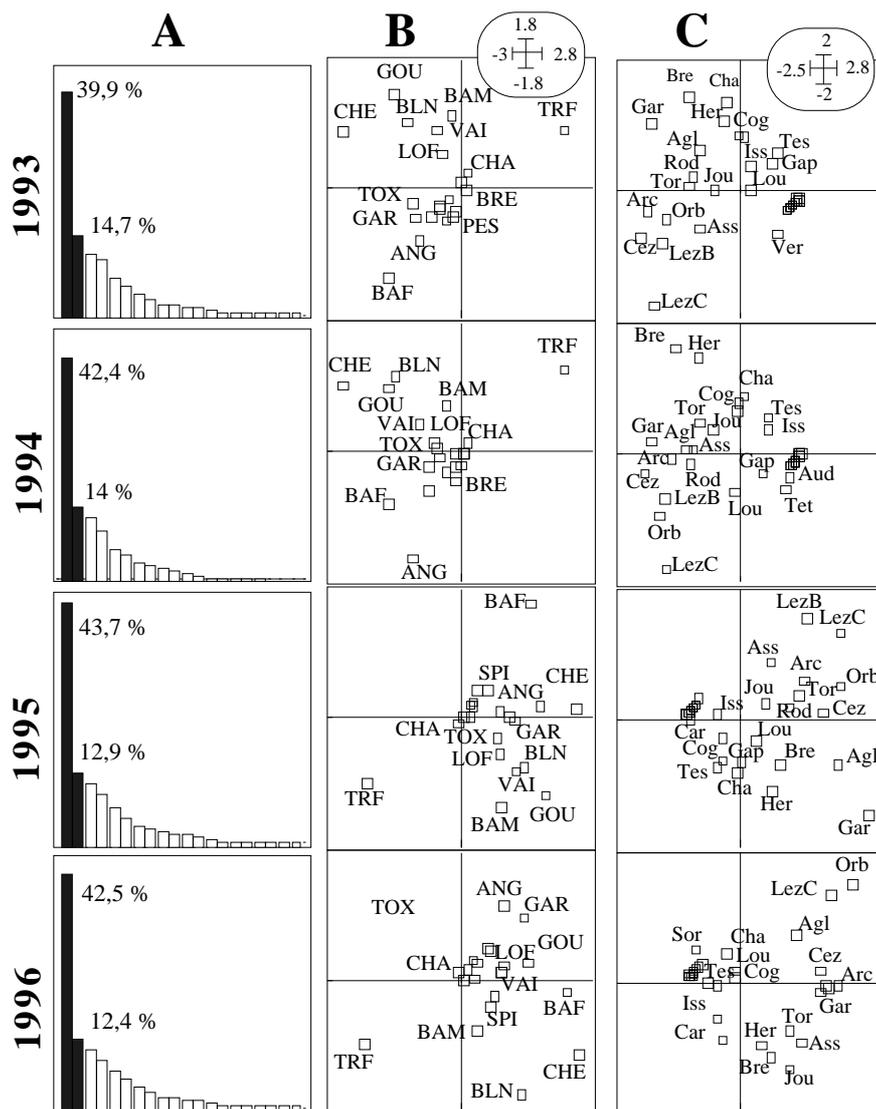


Figure 3.2 : ACP centrées de chacun des tableaux (années). A - Histogramme des valeurs propres. B - Projection des espèces de poissons sur les axes factoriels 1 et 2 des analyses. C - Projection des stations sur les axes factoriels 1 et 2 des analyses. Les codes des espèces et des stations sont dans le tableau 3.1.

3.3. Analyse triadique partielle des 4 tableaux faunistiques

3.3.1. Recherche et analyse du compromis

La matrice des corrélations vectorielles RV (tableau 3.2) entre les tableaux-dates montre l'existence de corrélations très importantes entre les tableaux. La corrélation la plus forte est observée entre 1995 et 1996 (0,903) et la plus faible entre 1993 et 1996 (0,797). La diagonalisation de la matrice de covariances vectorielles (Covv) fournit les axes principaux (figure 3.3A), dont le premier représente à lui seul 89,9 % de l'inertie totale. On retient essentiellement ce premier axe qui a une fonction de définition d'une moyenne alors que les suivants caractérisent l'écart au modèle moyen. La projection de chaque tableau sur l'axe 1 donne un aperçu de la ressemblance entre les tableaux (figure 3.3B). Les 4 tableaux ont des

coordonnées quasiment identiques sur cet axe, ce qui suggère qu'ils ont donc des structures très semblables.

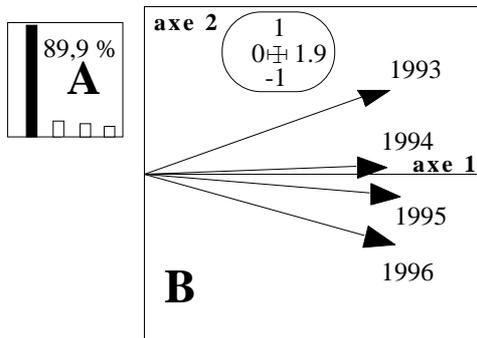


Figure 3.3 : Analyse triadique partielle : interstructure. A - Histogramme des valeurs propres issues de la diagonalisation de la matrice des covariances vectorielles. B - Projections des quatre tableaux (années) sur les axes 1 et 2 de l'interstructure.

Ce sont les composantes du premier vecteur propre normé (89,9 % de l'inertie) qui fournissent les coefficients de pondération α_k (tableau 3.2) affectés à chacun des tableaux. Ces coefficients représentent le poids du tableau k dans la définition du compromis. Leurs valeurs très semblables (0,493 ; 0,494 ; 0,514 ; 0,499) montrent que les 4 tableaux participent de façon égale à la construction du compromis. La somme des 4 tableaux (1993, 1994, 1995 et 1996) pondérée par les poids α_k constitue le tableau compromis. On analyse ce compromis comme une analyse d'inertie standard. L'histogramme des valeurs propres issues de cette analyse (figure 3.4A) montre que l'axe 1 est prédominant et explique 45,2 % de l'inertie du tableau. Les trois axes suivants représentent une part plus faible de l'inertie : de 13,4 à 9,6 %. Nous prendrons en compte par la suite ces 4 axes afin de disposer d'une quantité d'informations jugée suffisante (78,7 % de l'information initiale).

Tableau	RV				Poids (α_k)	(1) Var. vect.	(2) Cos ²
1993	1				0,493	2,885	0,687
1994	0,868	1			0,494	2,717	0,737
1995	0,859	0,900	1		0,514	2,889	0,721
1996	0,797	0,867	0,903	1	0,499	2,879	0,690

Tableau 3.2 : Paramètres numériques (indices typologiques) associés à l'analyse triadique partielle des données du RHP. RV = matrice des coefficients de corrélations vectorielles entre tableaux ; α_k = pondération indiquant la participation du tableau k à la définition du compromis ; Var. vect. = Variance vectorielle mesurant l'inertie interne du tableau k ; Cos² : cosinus carré entre le tableau k et le compromis réduit à sa partie interprétée, ici suivant quatre axes.

Dans le tableau 3.2 sont également indiqués les paramètres numériques suivants appelés indices ou valeurs typologiques (Chessel *et al.*, 1997a) : (1) la variance vectorielle du tableau k , comme mesure de son inertie interne qui définit le degré de structure propre à chaque tableau et (2) le Cos² entre le tableau k et le compromis qui constitue un indicateur de la qualité de l'expression par un tableau donné de la structure compromise définie ici par les quatre premiers axes factoriels. La stabilité des valeurs des α_k et des variances vectorielles montrent que les participations de chacun des tableaux-années à la définition du compromis sont semblables ainsi que la structure des différents tableaux. 1995 se distingue cependant car

elle correspond à l'année qui participe le plus à la construction du compromis et qui a la structure la plus forte (forte variance). Les valeurs élevées des Cos^2 montrent que toutes les années sont bien représentées dans le compromis, 1994 étant la mieux représentée ($\text{Cos}^2 = 0,737$) et 1993 la moins bien ($\text{Cos}^2 = 0,687$).

3.3.2. Analyse du compromis

Les figures 3.4B et 3.4C représentent les positions "compromis" des espèces successivement dans les plans 1-2 et 3-4 et les figures 3.5A et 3.5B celles des stations dans les mêmes plans.

L'axe 1 oppose la truite commune au chevaie. A proximité du centre du plan se trouvent les espèces "rares" peu prises en compte par l'ACP. Elles sont présentes dans seulement une ou deux stations et dans de très faibles proportions. Il s'agit de l'épinoche, de l'ombre et du chabot. L'axe 2 oppose le barbeau fluviatile au barbeau méridional. Cette opposition reflète le comportement d'évitement du barbeau méridional vis-à-vis du barbeau fluviatile, espèce de plus grande taille et compétiteur intragénérique (Berrebi *et al.*, 1988). Ce comportement se traduit par une séparation dans l'espace de leurs habitats respectifs. Le barbeau méridional est surtout présent dans des zones de semi-montagne dans les petits cours d'eau à faible débit pouvant être asséchés en été. Le barbeau fluviatile affectionne lui les cours d'eau de plaine. La compétition entre les deux espèces cantonne en effet le barbeau méridional dans les zones amont où les conditions du milieu sont trop contraignantes pour le barbeau fluviatile (Crespin et Berrebi, 1994). On le retrouve plus à l'aval uniquement dans les zones que le barbeau fluviatile n'a pu atteindre lors de la colonisation du bassin méditerranéen, probablement lors des dernières glaciations datant de 10 ou 15 000 ans (Persat et Berrebi, 1990). La cartographie des biomasses centrées par espèce (figure 3.4) montre la distribution de chacune des espèces dans les stations échantillonnées. On y observe effectivement que le barbeau méridional est absent des stations où le barbeau fluviatile est présent. Cette situation est nettement visible pour les cours d'eau côtiers du sud de la région PACA. Sur l'axe 2, le blageon et le goujon sont associés au barbeau méridional. Ces trois espèces ont des préférences d'habitat communes. Selon Verneaux (1981), le blageon occupe la zone s'étendant du mésorithron à l'épipotamon. Changeux et Pont (1995a) ajoutent qu'il se trouve très bien représenté dans les zones où séjournent les espèces les plus rhéophiles. Bien que pouvant se trouver aussi dans des grands cours d'eau de plaine (mésopotamon voire hypopotamon), le goujon partage avec le blageon les mêmes zones (du mésorithron à l'épipotamon). Entre ces deux pôles (barbeau méridional - barbeau fluviatile), les taxons se positionnent selon leur préférence d'habitat. En effet, du côté négatif de l'axe 2 (barbeau méridional), se trouvent des espèces d'eau vive comme le vairon ou la loche franche. Du côté positif de l'axe (barbeau fluviatile), se positionnent les espèces affectionnant les cours d'eau de plaine aux eaux faiblement courantes et plus chaudes : le gardon, l'ablette, la perche et la

brème. L'anguille, migrateur thalassotoque, plus abondante dans les parties basses des cours d'eau côtiers est associée à ce dernier groupe.

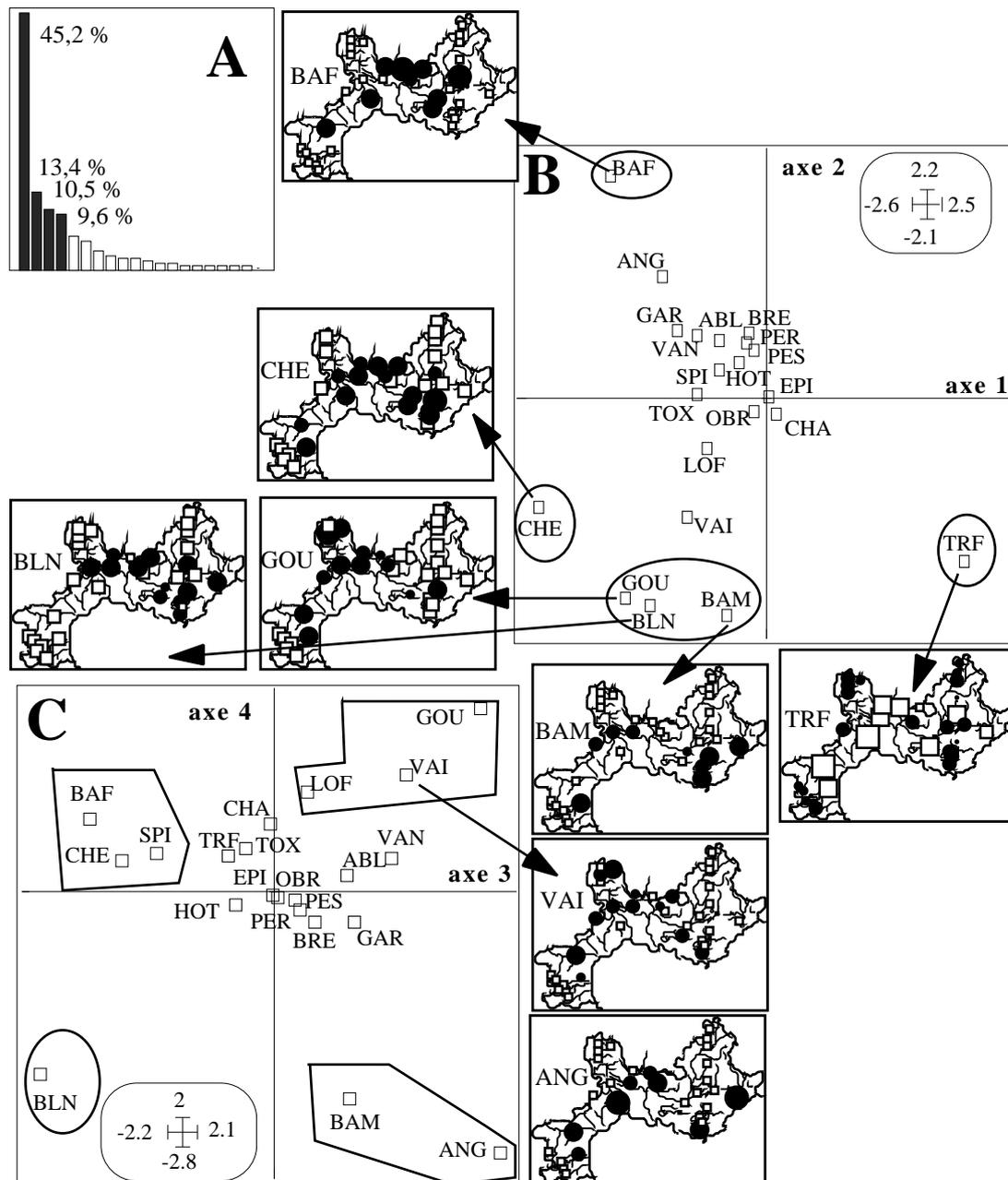


Figure 3.4 : Analyse triadique partielle : analyse du compromis (espèces). A - Histogramme des valeurs propres. B - Projection des espèces sur le plan 1-2. C - Projection des espèces sur le plan 3-4. En parallèle sont cartographiées les répartitions des espèces (valeurs issues du compromis). La surface des cercles (valeurs supérieures à la moyenne) et des carrés (valeurs inférieures à la moyenne) est proportionnelle aux données centrées.

La projection des stations sur le plan 1-2 (figure 3.5A), lue en parallèle avec celle des espèces sur le même plan (figure 3.4A), permet d'identifier visuellement 3 groupes. Le premier (I) regroupe les stations dont le peuplement peut être qualifié de "peuplement à truites". Il est constitué de 11 stations dont le peuplement est composé uniquement de truites

et de 4 stations où la truite est dominante et représente au minimum 87,5 % de la biomasse (Aude (Aud), Sorgue de la Colonne (Sor), Têt (Tet) et Verdon (Ver)).

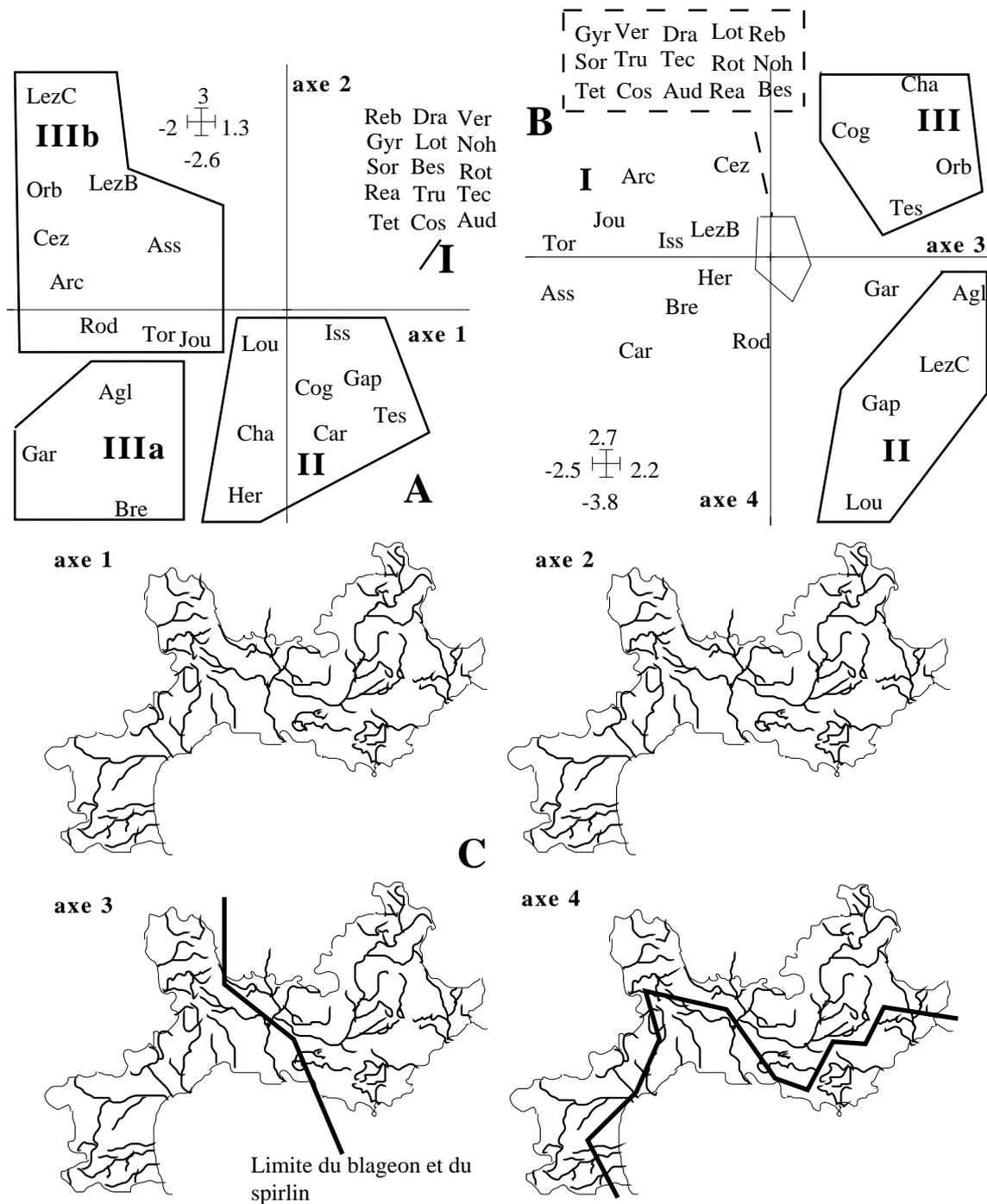


Figure 3.5 : Analyse triadique partielle : analyse du compromis (stations). A - Projection sur le plan 1-2. B - Projection sur le plan 3-4. C - Cartographie des coordonnées des stations sur les quatre premiers axes du compromis. Les cercles représentent les valeurs positives et les carrés représentent les valeurs négatives, les surfaces des cercles et des carrés sont proportionnelles à ces valeurs.

Le deuxième groupe (II) correspond à des peuplements mixtes. On y trouve des stations pour lesquelles la truite représente généralement au moins 50% de la biomasse du

peuplement total (Caramy (Car), Chapeauroux (Cha), Issole (Iss), Colagne (Cog), Gapeau (Gap) et Tes (Tes)). Elle est accompagnée de différentes espèces (barbeau méridional, blageon, goujon, loche franche, chevaine, ombre ou vairon), la composition spécifique du peuplement variant d'une station à l'autre. D'autres stations ont un peuplement dominé par une autre espèce que la truite. C'est le cas de l'Hérault (Her) dont le peuplement est dominé par le blageon, et du Loup (Lou) qui a la particularité d'avoir un peuplement caractéristique de certains cours d'eau côtiers méditerranéens avec la dominance de l'anguille (70%).

Le groupe III est composé de stations où le peuplement est constitué essentiellement de cyprinidés avec une richesse spécifique plus importante que celle des deux groupes précédents (Annexe 2). On peut distinguer deux sous-groupes, les stations du premier (IIIa) ont un peuplement dominé par le chevaine accompagné de barbeau méridional, de goujon ou de blageon (Bresque (bre), Gardon de Saint Jean (Gar), Agly (Agl)) alors que le deuxième (IIIb) est plutôt caractérisé par un peuplement dominé par le chevaine ou le barbeau fluviatile (Arc (Arc), Asse (Ass), Sorgue Rode (Rod), Toulourenc (Tor), Real de Jouques (Jou)). Parmi les stations du groupe IIIb, le Lez à Castelnau (LezC) a la particularité d'avoir un peuplement dominé par l'anguille dont l'importance peut s'expliquer par la proximité de la mer.

Le plan 3-4 des espèces (figure 3.4C) met en opposition 4 groupes d'espèces : le groupe goujon, vairon, loche franche, espèces d'accompagnement de la truite s'oppose, selon l'axe 3, au blageon ainsi qu'au groupe barbeau fluviatile, chevaine, spirilin, cyprinidés dont la zone de prédilection est l'épipotamon (Verneaux, 1981) qui correspond à des cours d'eau de plaine, et selon l'axe 4 au groupe barbeau méridional-anguille. Ce groupe s'oppose lui-même au blageon selon l'axe 3. Ces trois dernières espèces sont inféodées soit à la région méditerranéenne ou aux Alpes du Sud (barbeau méridional, blageon) soit à des cours d'eau côtiers (anguille). En effet, la distribution du blageon est centrée sur les Alpes et sa limite de répartition se situe à l'ouest au fleuve Hérault (Banarescu, 1990 ; Changeux et Pont, 1995a). Originaire du nord de l'Europe, le spirilin est localisé dans la moitié Est du pays, le département de l'Hérault constituant également sa limite de répartition à l'Ouest (Allardi et Keith, 1991 ; Billard, 1997). Ainsi, en regardant les cartographies des coordonnées des stations sur les axes 3 et 4 du compromis (figure 3.5C), il apparaît clairement que ce plan met en évidence d'une part un effet régionalisation Est - Ouest par l'axe 3 qui s'explique en partie par les distributions du blageon et du spirilin, et un effet régionalisation Nord-Sud (cours d'eau côtiers ou de plaine - cours d'eau d'altitude) par l'axe 4. Plus précisément, sur le plan 3-4 (figure 3.5B), se distinguent trois groupes de stations : (I) les stations de l'Est sud-est contenant majoritairement du barbeau fluviatile, du blageon et du chevaine, associés ou non à du spirilin (Arc (Arc), Asse (Ass), Réal de Jouques (Jou), Toulourenc (Tor)). (II) Les stations de cours d'eau côtiers dont les peuplements sont typiques de la région

méditerranéenne : anguille, barbeau méridional et blageon pour les cours d'eau situés à l'est (Gapeau (Gap), Loup (Lou)). (III) les stations situées uniquement en région LR parmi lesquelles la Colagne (Cog) et le Chapeauroux (Cha) dont les peuplements se rapprochent de ceux des cours d'eau du massif central (peuplements mixtes).

Ainsi, le plan 3-4, représentant 20 % de l'inertie, met en évidence une forte structuration régionale.

3.3.3. Analyse de l'évolution temporelle autour de la structure du compromis

La reproductibilité de la structure du compromis dans le temps peut être représentée pour les espèces et les stations et permet de discuter de l'évolution temporelle des relations espèces-stations (typologie interne de chaque tableau) par projection des lignes et des colonnes de chacun des tableaux sur les plans définis par le compromis.

La projection des axes principaux 1-2 et 3-4 des analyses séparées par date, respectivement sur le plan 1-2 (figure 3.6A) et 3-4 (figure 3.7A) du compromis, fournissent des représentations de la contribution de chaque tableau-date à la formation du compromis. Elle montre que les axes 1 et 2 et 3 et 4 de chacune des analyses séparées se superposent quasiment (à une rotation près) à ceux du compromis. Cette observation concorde bien avec les résultats fournis par les valeurs des indices typologiques (tableau 3.2).

Les figures 3.6B et 3.6C (plan 1-2) mettent effectivement en évidence une stabilité importante dans la répartition des espèces ou des stations entre 1993 et 1996. En effet, même si les positions des espèces ou des stations varient d'une année à l'autre, elles restent dans le même "secteur" du plan du compromis. Cependant, par rapport à l'image fournie par le compromis (figure 3.4), on note une décroissance de l'importance de l'anguille dans la définition de l'axe 2 si bien qu'en 1996, elle n'apparaît plus comme discriminante. On observe effectivement une diminution continue des populations de cette espèce dans les deux stations où elle domine le peuplement (le Loup et le Lez à Castelnau). Cette réduction des populations d'anguilles semble être un phénomène général à l'ensemble de l'Hexagone (Chancerel, 1994). Les causes sont multiples : surexploitation des juvéniles, influences anthropiques augmentant les difficultés à atteindre les zones de grossissement, effet du parasite *Anguillicola crassus...* et il est difficile de fournir une explication unique à ce phénomène. Plus ou moins fluctuante entre 1993 et 1995, la position du gardon semble au contraire se rapprocher de celle du barbeau fluviatile en 1996, participant ainsi à la définition de l'axe 2. Ceci peut être lié à l'acclimatation de cette espèce sur la station de l'Agly suite à des déversements dans un but halieutique.

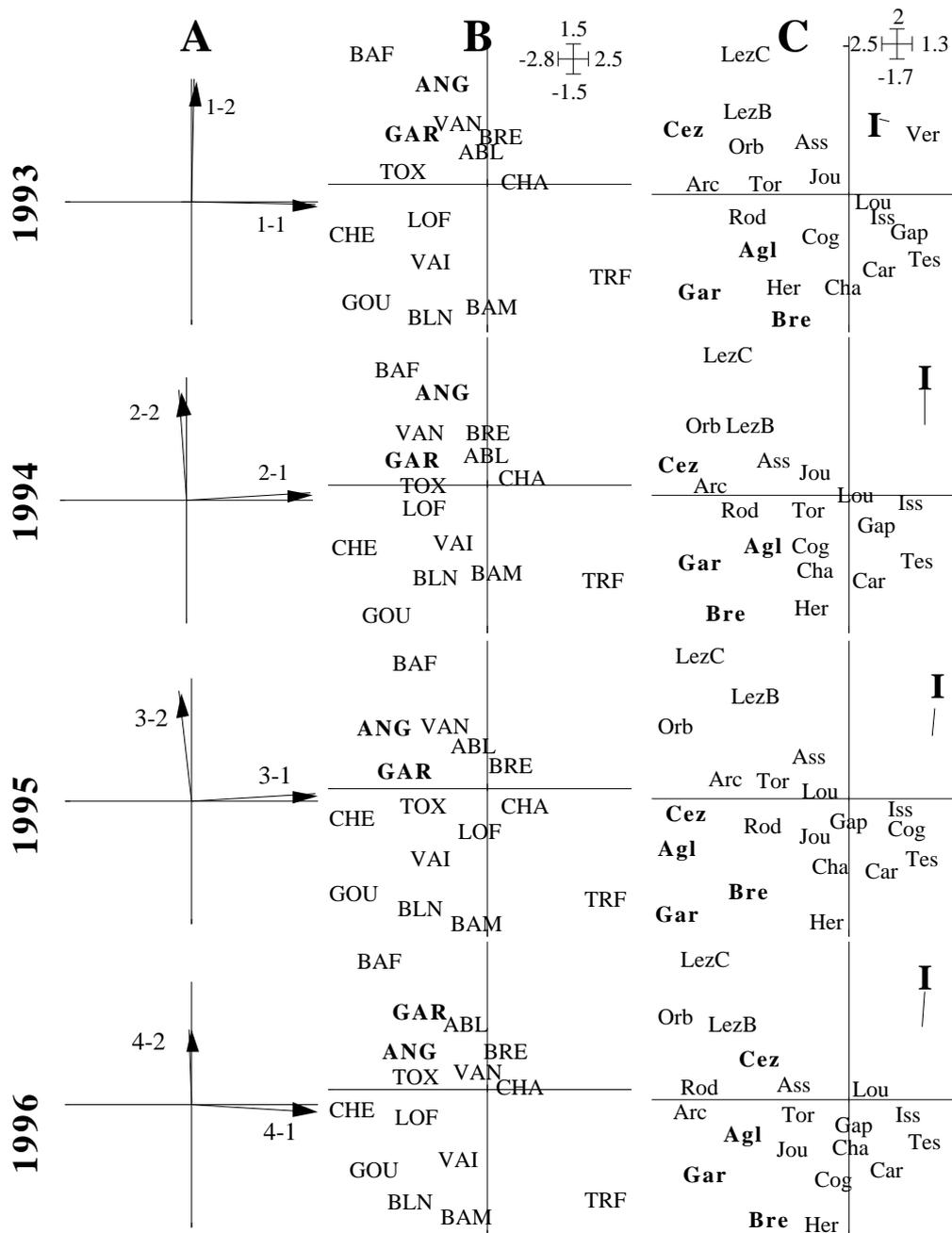


Figure 3.6 : Analyse triadique partielle : analyse de l'évolution temporelle autour de la structure compromis (plan 1-2). A - Projection des axes principaux issus des ACP séparées sur le plan 1-2 du compromis. Le premier caractère identifie le numéro du tableau, le second représente le numéro de l'axe de l'analyse séparée. B - Projection sur le plan 1-2 du compromis des coordonnées des colonnes (espèces) des ACP séparées. C - Projection sur le plan 1-2 du compromis des coordonnées des lignes (stations) des ACP séparées, I correspond aux stations à truite identifiées par le compromis (cf. figure 3.5A).

On note également une stabilité importante dans la position des stations entre 1993 et 1996. Suivant les années, certaines stations semblent tout de même changer de position. C'est par exemple le cas, en 1995, de l'Agly (Agl) et du Gardon de St Jean (Gar). On observe cette année-là sur ces stations une augmentation significative de la biomasse du chevaine, du goujon, du barbeau méridional, du blageon et du gardon si bien que, par rapport

aux autres années, la biomasse totale fait plus que doubler sur l'Agly et triple sur le Gardon de Saint Jean. Ces augmentations pourraient être liées au régime hydrologique, avec des débits plus faibles en 1995. Ces fortes valeurs de biomasse font que ces deux stations sont mieux représentées dans le plan cette année là. Par rapport à l'image de référence fournie par le compromis il y a peu de différence. Ceci confirme les informations données par les valeurs élevées des indices typologiques (tableau 3.2) qui montrent que 1995 est l'année qui participe le plus à la construction du compromis (poids α_k le plus important) et qui de plus est bien représentée par celui-ci (fort Cos^2). 1995 semble être par contre une année atypique par rapport à l'image de référence pour la station située sur la Cèze (Cez). On constate en effet une augmentation des proportions des petites espèces : goujon, loche franche, vairon et blageon. Des travaux destinés à canaliser le débit pour faciliter la pratique du canoë ont entraîné une régression des faciès lotiques, des profondeurs moyennes et rendu inaccessibles les principales caches. Ces modifications de l'habitat ont entraîné une réduction du nombre d'adultes notamment pour le barbeau fluviatile, le chevaine, le toxostome et le gardon et, par suite, une diminution de la biomasse globale d'où une moins bonne représentation dans le plan de cette station. Mais les crues d'automne ont rendu à la station sa morphologie initiale et le peuplement observé en 1996 est de nouveau proche de celui de 1993 et 1994. Enfin, la position de la Bresque (Bre), dont le peuplement est un peu atypique (dominance du chevaine et présence simultanée du barbeau méridional, du blageon, du goujon et de la truite), évolue suivant les années. Se situant plutôt avec les stations à cyprinidés en 1993 et 1994, sa position évolue vers les stations à peuplements mixtes à partir de 1995. Ceci peut s'expliquer par la diminution du chevaine suite au déplacement vers l'aval en 1995 de l'exutoire de la station d'épuration de Salernes. L'importance de cette espèce les années précédentes semble, en effet, être liée aux rejets.

Les figure 3.7B et 3.7C (plan 3-4) mettent également en évidence une stabilité importante de la répartition des espèces et des stations entre 1993 et 1996. Cependant, on observe, par rapport à l'image fournie par le compromis (figure 3.4C), une évolution de la position de la truite et du chevaine. En 1993, la truite est située du côté positif de l'axe 3 alors qu'elle est positionnée du côté négatif les trois années suivantes. Il ne semble pas y avoir d'explication écologique à cette évolution mais nous pouvons supposer que ceci pourrait être lié au fait que l'année 1993 est la moins bien représentée dans le compromis (tableau 3.2 : valeurs de α_k et de Cos^2 les plus faibles). De plus, la mauvaise représentation de cette espèce dans le plan relativise l'importance des variations de sa position dans le plan.

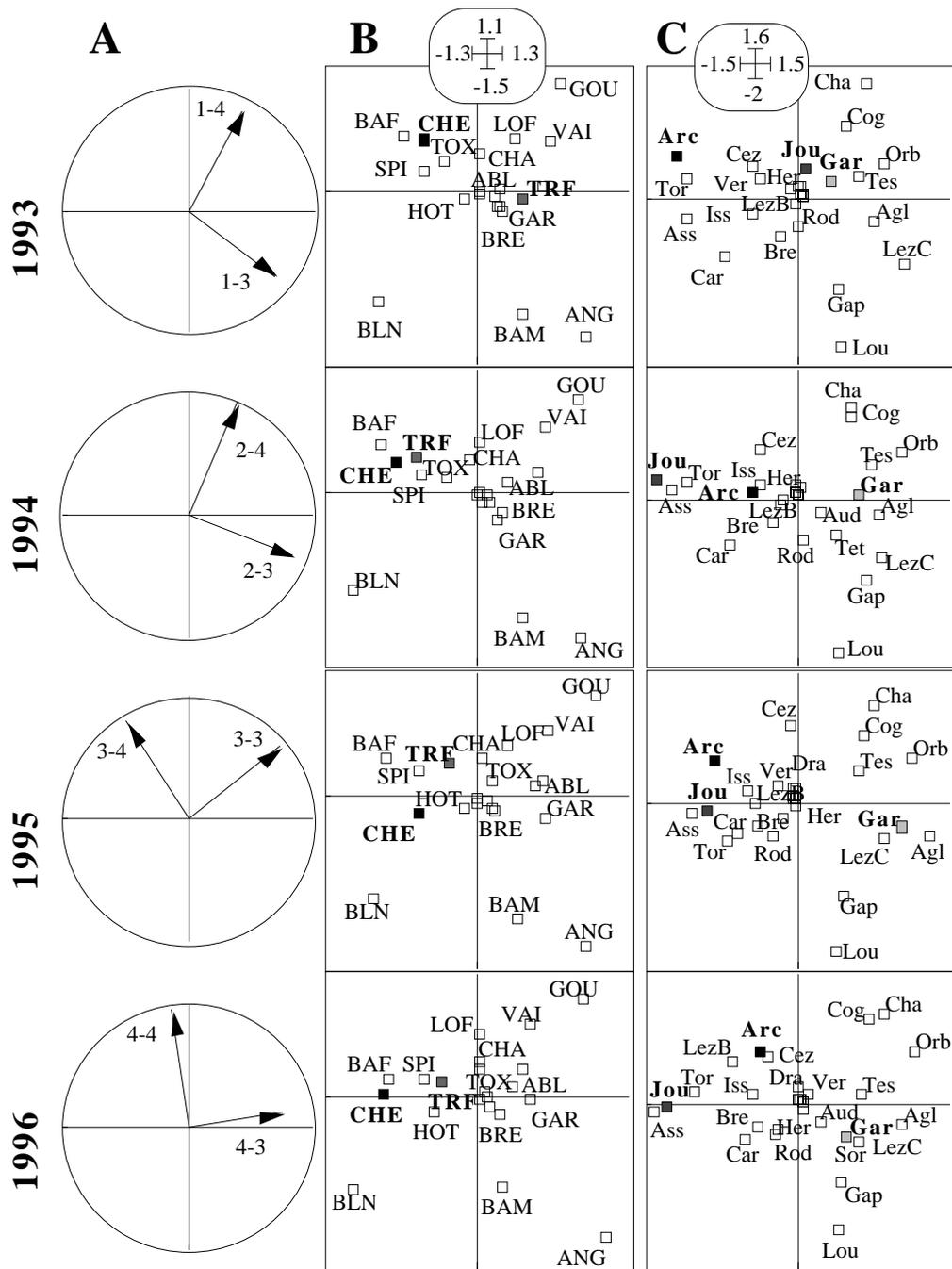


Figure 3.7 : Analyse triadique partielle : analyse de l'évolution temporelle autour de la structure compromise (plan 3-4). A - Projection des axes principaux issus des ACP séparées sur le plan 3-4 du compromis. Le premier caractère identifie le numéro du tableau, le second représente le numéro de l'axe de l'analyse séparée. B - Projection sur le plan 3-4 du compromis des coordonnées des colonnes (espèces) des ACP séparées. C - Projection sur le plan 3-4 du compromis des coordonnées des lignes (stations) des ACP séparées.

L'analyse de l'évolution de la position des stations sur le plan 3-4 montre aussi des changements d'une année sur l'autre. Le Réal de Jouques (Jou) a en 1993 une position très différente de celle du compromis et des années suivantes. La présence cette année là de l'association d'espèces loche franche-vaïron explique sa position du côté positif de l'axe 3. Cette association ne se retrouvant pas les années suivantes (seule la loche franche est capturée

à nouveau en 1996), la station évolue vers le côté négatif de l'axe 3. Les fluctuations de la position de cette station dans le plan peuvent s'expliquer par les variations d'une année sur l'autre de sa richesse spécifique (oscillant entre 4 et 8, cf. Annexe 2) et de la structure de son peuplement en fonction des influences anthropiques (déversements, présence d'une station d'épuration en amont) et du régime hydrologique (crues). La position du Gardon de Saint Jean (Gar) fluctue également d'une année à l'autre, celle de 1995 étant la plus proche de celle observée dans l'analyse du compromis. Alors qu'en 1993 l'anguille est absente du peuplement, sa présence les années suivantes peut expliquer en partie le déplacement de la position de la station sur le plan 3-4. Concernant l'Arc, la position observée durant l'été 1994 est la plus éloignée du compromis. Cette variation traduit l'influence des crues de janvier et février 1994 qui ont réduit le peuplement en place et modifié la proportion des différentes espèces. En 1995, le peuplement observé initialement se reconstitue partiellement mais reste limité par la modification des habitats. La position de l'Arc se rapproche alors de celle du compromis.

Ainsi, l'analyse triadique partielle permet de montrer qu'il existe pour les peuplements faunistiques des régions Languedoc-Roussillon et Provinces-Alpes-Côte d'Azur une structure spatiale espèces-stations (structure compromis) qui est stable sur les quatre années étudiées.

3.4. AFC de Foucart sur les quatre tableaux faunistiques

L'analyse triadique partielle, utilisée ci-dessus pour identifier une structure spatiale de référence fonctionne avec une logique d'ACP. L'accent est donc mis sur les variations d'abondance des espèces qui peuvent être liées à des perturbations locales (pollution, hydrologie...). En choisissant une stratégie d'AFC, dont le double centrage élimine les variations d'abondance (Dolédec et Chessel, 1991), on élimine les effets de ces perturbations. Du fait de la symétrie inhérente à la méthode, on s'intéresse à la fois aux profils de répartition des espèces entre les stations et symétriquement, aux profils de répartition des stations entre les espèces.

L'AFC de Foucart sur les quatre tableaux-dates faunistiques calcule un tableau compromis moyen qui s'analyse comme une AFC classique (figure 3.8). La distribution des espèces dans le plan 1-2 du compromis de l'AFC de Foucart (figure 3.8B) rappelle celle des schémas classiques de zonation (Huet, 1954 ; Illies et Botosaneanu, 1963) ou de typologie (Verneaux, 1973, 1981). On y retrouve successivement la zone à truite (truite, chabot), la zone à ombre, celle à barbeau puis celle à brème. Toutefois, par rapport à ce schéma on note des nuances remarquables.

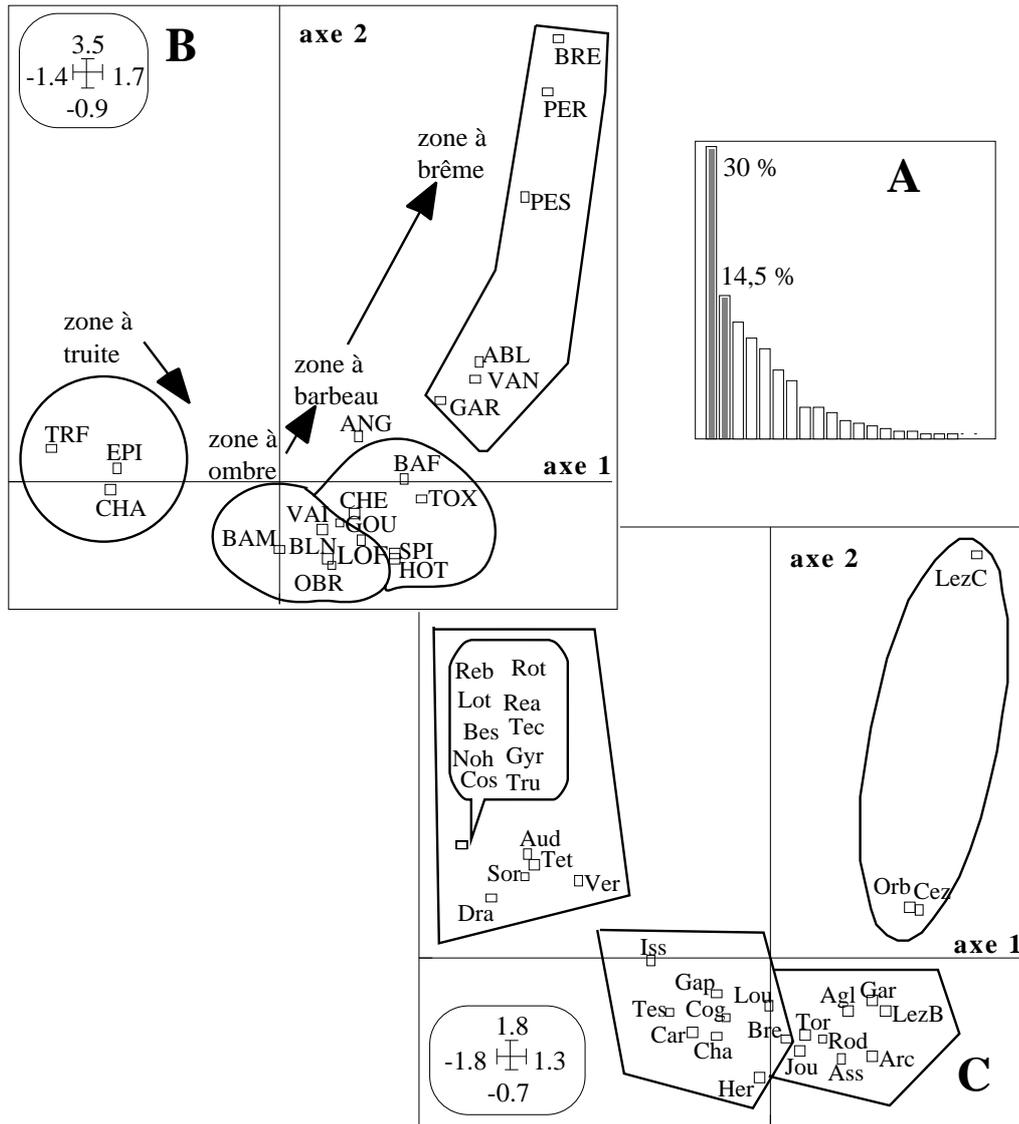


Figure 3.8 : AFC de Foucart : analyse de la structure compromis. A - Histogramme des valeurs propres. B - Projection des espèces sur le plan 1-2 du compromis. C - Projection des stations sur le plan 1-2 du compromis.

Par rapport à la typologie de Verneaux, on observe que la truite est la première espèce à apparaître dans la zonation piscicole. L'importance moindre du chabot est liée à son absence d'un certain nombre de têtes de bassins dans lesquels seule la truite est présente (notamment ceux des Pyrénées Orientales, certains côtiers est...). On ne peut pas tirer de conclusion sur la position de l'épinoche au côté de la truite. Il s'agit en effet d'une espèce rare, présentes uniquement sur deux stations du bassin des Sorgues, qui colonise généralement des milieux marginaux (petits ruisseaux ou fossés en bordure de cours d'eau, zones peu profondes pourvues de végétation aquatique) indépendamment de tout *preferendum* au sein du *continuum* amont-aval. Le barbeau méridional, conformément à la classification établie par Huet (1954), se trouve avec les espèces de la zone à ombre (vairon, blageon, ombre), ce qui se justifie par leur préférence commune pour les eaux vives. Ajoutons ici que la dénomination

de zone à ombre n'est d'ailleurs pas la plus adaptée aux régions concernées étant donné la faible occurrence de cette espèce. Or, le blageon, plus répandu, est considéré comme l'espèce indicatrice remplaçant l'ombre dans les rivières du Sud (Leger, 1937). Le terme de "zone à blageon" nous semble donc plus approprié. Située entre la zone à barbeau et la zone à brème, l'anguille est légèrement isolée. Du fait de sa présence dans des stations aux peuplements différents et de son fort caractère migrateur, il est difficile de la rattacher à une zone précise ou de lui attribuer un *preferendum* typologique. La loche franche, connue comme espèce d'accompagnement de la truite, se positionne ici à la limite de la zone à ombre et de la zone à barbeau. Ceci correspond à sa présence dans des cours d'eau à la richesse spécifique relativement élevée dans lesquels la truite est faiblement représentée alors que le chevine, le goujon ou le barbeau le sont fortement. L'association de la vandoise avec les espèces de la zone à brème n'est pas significative. Elle reflète la très faible occurrence de cette espèce, capturée uniquement sur 4 stations et le faible nombre de stations à cyprinidés d'eaux calmes (zone à brème) prises en compte dans l'analyse.

Le plan des stations (figure 3.8C) montre des regroupements très proches de ceux que nous avons identifiés avec l'analyse triadique partielle : les stations de la zone à truite *sensu stricto*, celles de la zone à ombre que nous avons qualifiées de stations à peuplement mixte et celles de la zone à barbeau que nous avons appelées stations à cyprinidés. Trois stations se distinguent nettement : le Lez à Castelnau (LezC), l'Orbieu (Orb) et la Cèze (Cez). Ces deux dernières, situées à la limite de la zone à barbeau et de la zone à brème ont un peuplement caractérisé par la présence simultanée de l'ablette et de la vandoise. Le Lez à Castelnau est la seule station échantillonnée dans laquelle se trouve les trois espèces "repères" (brème, perche et perche soleil), ce qui explique la position extrême de cette station dans le plan.

La projection en individus supplémentaires des lignes et des colonnes de chacun des tableaux initiaux dans le plan du compromis (figure 3.9A et 3.9B) montre une certaine stabilité de la structure identifiée par le compromis.

L'évolution des positions des espèces rares (épinouche, vandoise) est peu significative, puisqu'essentiellement liée à leurs fluctuations d'occurrence suivant les années. Les positions de certaines stations situées dans la zone à truite (figure 3.9B) semblent évoluer selon les années mais cependant elles ne quittent pas cette zone. Il s'agit des stations où une faible proportion d'espèces d'accompagnement sont présentes. Leurs variations d'abondance se traduisent par une légère modification de la position des stations dans le plan compromis. La limite entre la zone à ombre et celle à barbeau n'étant pas bien définie, les stations correspondant à cette localisation charnière peuvent passer d'une zone à l'autre mais globalement les variations d'une année sur l'autre ne semblent pas significatives.

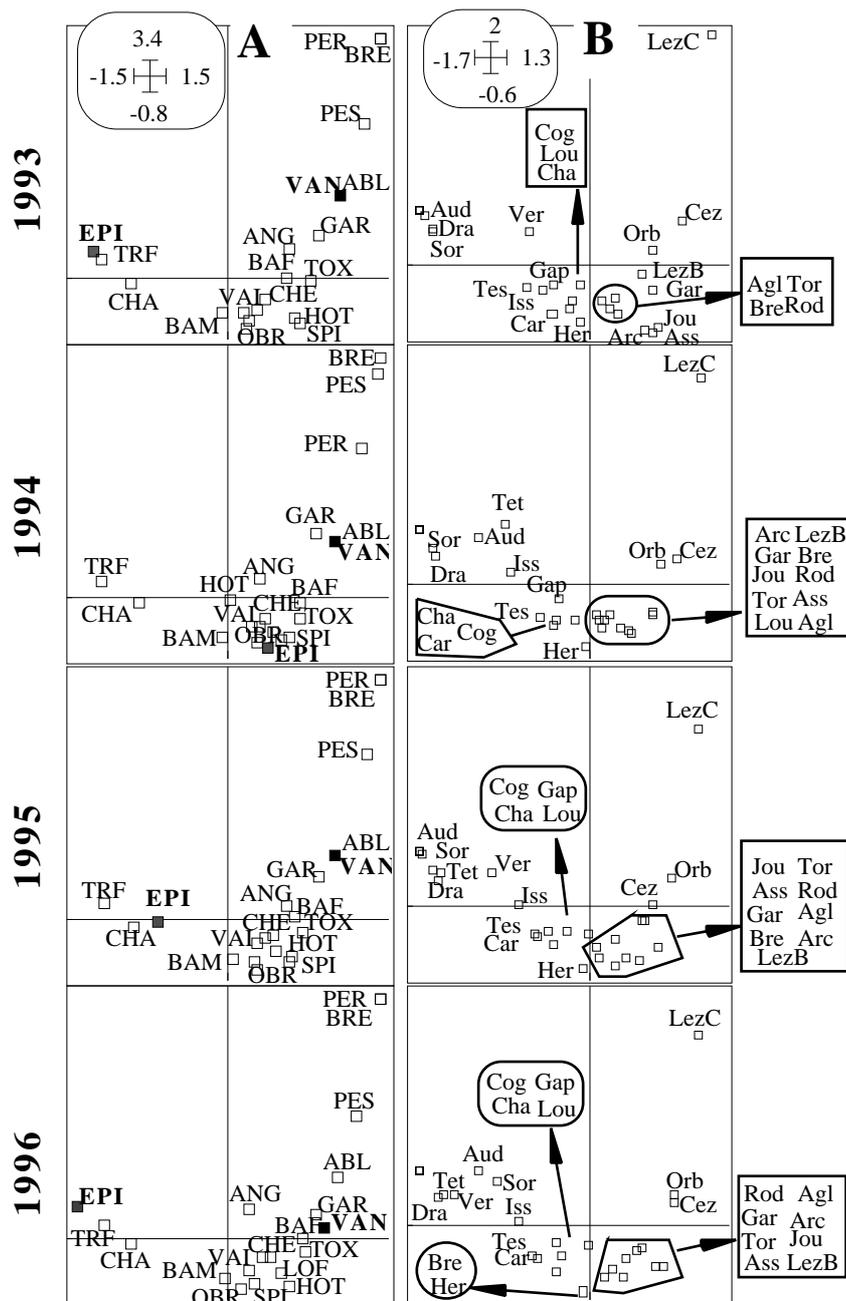


Figure 3.9 : AFC de Foucart : analyse de l'évolution temporelle autour de la structure compromis. A - Projection des colonnes (espèces) de chaque tableau (année) sur le plan 1-2 de la structure compromis. B - Projection des lignes (stations) de chaque tableau (date) sur le plan 1-2 de la structure compromis. Les codes des stations situées dans la zone à truite (voir figure 3.8) et qui ne bougent pas d'une année sur l'autre ne figurent pas sur ces plans .

3.5. Conclusion

Deux méthodes d'analyses multitableaux, utilisées ici pour étudier les peuplements piscicoles des régions Languedoc-Roussillon et Provence-Alpes-Côte d'Azur à partir des données issues du Réseau Hydrobiologique et Piscicole, ont permis d'identifier une structure spatiale espèces-stations commune à toutes les années.

Dans un premier temps, l'analyse triadique partielle met en évidence d'une part une opposition entre des stations à truite ou à peuplement mixte et des stations à cyprinidés d'eau vive. D'autre part un double effet "région" conditionne cette typologie spatiale : une régionalisation Est-Ouest qui s'explique pour une large part par les distributions géographiques du blageon et du spiralin et une régionalisation Nord-Sud isolant les cours d'eau côtiers de la région méditerranéenne qui est liée à la présence de deux espèces inféodées à cette région, l'anguille et le barbeau méridional. Même si l'étude de l'évolution temporelle autour de cette structure moyenne montre une forte stabilité de la structure spatiale espèces-stations entre 1993 et 1996, des fluctuations ponctuelles ont pu être observées. Elles sont généralement dues à des perturbations d'origine anthropique ou climatiques avec notamment de fortes crues ou des étiages sévères.

Dans un second temps, l'AFC moyenne de Foucart identifie par le compromis une distribution des espèces sur un *continuum* amont-aval proche de celle des schémas classiques de zonation (Huet, 1954 ; Illies et Botosaneanu, 1963) ou de typologie (Verneaux, 1973, 1981). Néanmoins, des différences existent par rapport à ces schémas. Elles s'expliquent principalement par l'existence de stations situées dans les têtes de bassin dans lesquelles on ne trouve que de la truite, par la présence du barbeau méridional et par la biomasse importante de l'anguille dans certains cours d'eau. De plus, cette structure identifiée par le compromis se révèle également stable sur la période d'étude.

La mise en oeuvre de ces deux méthodes nous permet d'obtenir des informations complémentaires et détaillées sur les structures spatiales espèces-stations et sur leur stabilité temporelle. A la différence de l'analyse triadique partielle qui met en évidence un fort effet région, l'AFC moyenne de Foucart permet d'identifier une distribution des espèces sur un *continuum* amont-aval indépendamment des effets régionaux. De plus, l'analyse triadique partielle, fondée sur la logique de l'ACP, prend en compte les fluctuations d'abondance et souligne donc les perturbations éventuelles subies par le milieu. L'AFC de Foucart, fondée sur la logique de l'AFC, met en évidence des associations d'espèces indépendamment de leur abondance. Elle valorise donc le rôle des espèces rares.

Ainsi, aux deux questions posées initialement, à savoir : (1) peut-on mettre en évidence une structure spatiale ? (2) Cette structure est elle stable temporellement ? Nous répondons par l'affirmative. Cette stabilité temporelle de la structure spatiale souligne l'existence d'une structuration typologique des peuplements piscicoles des régions Languedoc-Roussillon et Provenances-Alpes-Côte d'Azur qui incluent la région méditerranéenne. Il faut cependant souligner que dans la présente étude tous les types de peuplements ne sont pas représentés (absence des zones potamiques). Dans la continuité de ce travail et pour aller plus loin dans l'étude de l'écologie des communautés, il conviendrait de prendre également en compte des descripteurs environnementaux des stations échantillonnées comme l'altitude, la distance à la source, la pente, la qualité physico-chimique de l'eau... A partir de l'étude des relations entre

la structure spatiale basée sur le peuplement piscicole des stations et celle basée sur les paramètres du milieu, une co-structure entre relevés faunistiques et relevés mésologiques pourrait alors être mise en évidence.

Chapitre 4. Stabilité spatiale de la structure temporelle et instabilité des espèces de macrophytes en végétation aquatique

4.1. Présentation générale

4.1.1. Contexte de l'étude

4.1.1.1. Origine des données

Les données analysées dans cette partie ont déjà été traitées par D. Chessel et G. Bornette dans la documentation thématique du logiciel ADE-4 pour illustrer l'analyse d'un cube de données par les méthodes multitableaux (<ftp://pbil.univ-lyon1.fr/pub/mac/ADE/ADE4/DocThemPDF/Thema5A.pdf>). Mais ces données ont été publiées initialement pour une partie dans Bornette *et al.* (1994a) dans le cadre général de l'étude des anciens bras du Rhône et dans Henry et Amoros (1996) dans le cadre d'une opération de restauration écologique. Le peuplement de macrophytes aquatiques est utilisé ici comme descripteur du fonctionnement et de l'évolution (au sens de Bournaud et Amoros, 1984) des anciens bras abandonnés par le fleuve, grâce à la valeur indicatrice de certaines espèces vis-à-vis des conditions du milieu. L'intérêt majeur des macrophytes réside ici dans leur capacité à réagir à plus ou moins long terme (à l'échelle de la saison jusqu'à celle de l'année voir des dizaines d'années), à la fois aux variations de concentration en éléments nutritifs dans l'eau (comme résultante des processus de fonctionnement autogènes et des apports extérieurs), et aux modifications des conditions hydrodynamiques dans le fleuve et ses annexes (ensemble des facteurs allogènes) (Amoros et Wade, 1988). L'évolution du peuplement de végétaux macrophytes décrit l'évolution de l'écosystème considéré qui acquiert successivement au cours du temps des propriétés particulières, différentes de celles caractérisant l'état précédent. On appelle succession écologique dans les anciens bras de fleuve (appelés lônes dans le bassin du Rhône), le cas particulier d'évolution du peuplement qui correspond à la maturation plus ou moins rapide de ces écosystèmes, d'un stade aquatique jeune (oligotrophe) vers un stade aquatique plus riche en nutriments (eutrophe), jusqu'à éventuellement un stade terrestre ultime.

4.1.1.2. Problématique

L'évolution temporelle de la végétation aquatique dans les anciens bras de fleuve est le résultat de plusieurs mécanismes qui se superposent et interfèrent suivant les échelles spatio-temporelles considérées. Elle possède dans les régions tempérées une composante saisonnière qui est due essentiellement aux variations de température et d'ensoleillement. Elle peut aussi

montrer des différences interannuelles qui sont la résultante de ces évolutions saisonnières et d'événements imprévisibles (perturbations) qui induisent des modifications plus ou moins chaotiques du peuplement (fluctuations). D'autre part, l'évolution temporelle du peuplement en une station donnée d'une lône peut être sensiblement différente de celle constatée à une autre station du même écosystème, reflétant ainsi l'hétérogénéité spatiale de cette évolution. C'est en fait la résultante de ces différentes évolutions spatiales et temporelles qui détermine l'évolution globale constatée à l'échelle de la lône sur plusieurs années, sorte d'évolution moyenne prenant en compte les conditions propres à chaque station.

Le cadre général des articles cités d'où sont issues les données (Bornette *et al.*, 1994a et Henry et Amoros, 1996) est l'évolution spatio-temporelle de la végétation des anciens bras du Rhône en fonction de leur fonctionnement interne propre (décomposition de matière organique, recyclage des éléments nutritifs) et des divers facteurs hydrodynamiques externes. Les auteurs se focalisent particulièrement sur les processus de succession écologique qui transforment à long terme ces milieux aquatiques à forte valeur écologique en milieux terrestres (Müller et Meng, 1990 ; Ward, 1992). Naturellement, la dynamique fluviale, par érosion latérale, permet le remplacement des écosystèmes aquatiques atterris par la création de nouveaux écosystèmes jeunes (Bravard *et al.*, 1986). Or, les aménagements hydrauliques du fleuve (endiguement, canalisation...), en stabilisant son cours naturel empêchent ce renouvellement (Henry et Amoros, 1995) .

Dans les deux articles cités, on teste à l'occasion de deux expériences de manipulations d'écosystèmes, la possibilité de ralentir, voire de stopper la succession ayant lieu naturellement dans les anciens bras du fleuve, à partir du moment où ils sont déconnectés du cours principal. Plus précisément, les auteurs s'intéressent au rôle des apports souterrains dans la dynamique de la végétation aquatique caractérisant ces anciens chenaux fluviaux. L'hypothèse avancée est que l'augmentation des apports souterrains dans une lône devrait y ralentir la succession écologique responsable de son évolution vers l'eutrophisation et à terme de son atterrissement. Pour tester cette hypothèse, Bornette *et al.* (1994a) ont profité de la construction d'une usine hydroélectrique sur le fleuve puis d'un seuil sur le Rhône court-circuité, supposés augmenter le niveau de la nappe alluviale et le débit des apports souterrains dans les lônes situées en amont du seuil. Par ailleurs, Henry et Amoros (1996) ont mis au point une opération de restauration écologique destinée à rétablir le régime des apports souterrains en vue de modifier les processus de succession.

4.1.2. Présentation des données

Des relevés de végétation aquatique ont été effectués en différents transects le long de deux lônes situées dans la même zone géographique. Ces lônes, déconnectées du cours principal du fleuve à la même époque, conservent donc des conditions hydrodynamiques comparables. Selon Bornette *et al.* (1994a), ce sont les deux lônes qui possèdent les statuts

trophiques et les stades de succession les plus proches dans ce secteur au début de l'expérience. La lône de Rossillon est située en amont du seuil et elle est donc soumise aux effets d'élévation de la nappe alluviale ; celle du Mortier est située en aval de la construction et sert de référence, elle est reliée à la rivière Gland qui se jette elle même dans le canal de restitution (cf. figure 4.1).

Pour valider l'effet d'une manipulation sur un écosystème, il faut à la fois : (1) que les caractéristiques de cet écosystème soit différentes avant et après le traitement, (2) mais aussi que ces modifications soient différentes de l'évolution naturelle de cet écosystème (Henry et Amoros, 1995). C'est pourquoi l'utilisation d'un écosystème témoin est ici primordial. Ainsi, la solution pour tester l'effet des apports souterrains sur la succession dans les lônes consiste à comparer l'état "avant-après" manipulation, mais surtout la dynamique temporelle expérimentale de la lône de Rossillon à la dynamique temporelle naturelle de la lône du Mortier servant de référence. Cet écosystème témoin représente l'évolution naturelle qu'aurait suivi le peuplement de macrophytes aquatiques en l'absence de manipulation.

Afin de prendre en compte l'hétérogénéité spatiale propre à chaque lône, 12 et 19 transects ont été prospectés respectivement dans les lônes de Rossillon (manipulée) et du Mortier (témoin). Nous disposons au total de 8 années d'échantillonnages pour chaque transect ; les cinq premières font référence à Bornette *et al.* (1994a) et les trois dernières à Henry et Amoros (1996). L'année 1981 correspond à la situation initiale avant la construction de l'usine hydroélectrique et de ses aménagements. 1985 correspond à la situation juste après les travaux et la mise en service de l'usine. Le suivi après ces travaux s'est fait en 1986, 1987 et 1989. La restauration de la lône de Rossillon a eu lieu en 1992 et ses effets ont été suivi en 1993 et 1994.

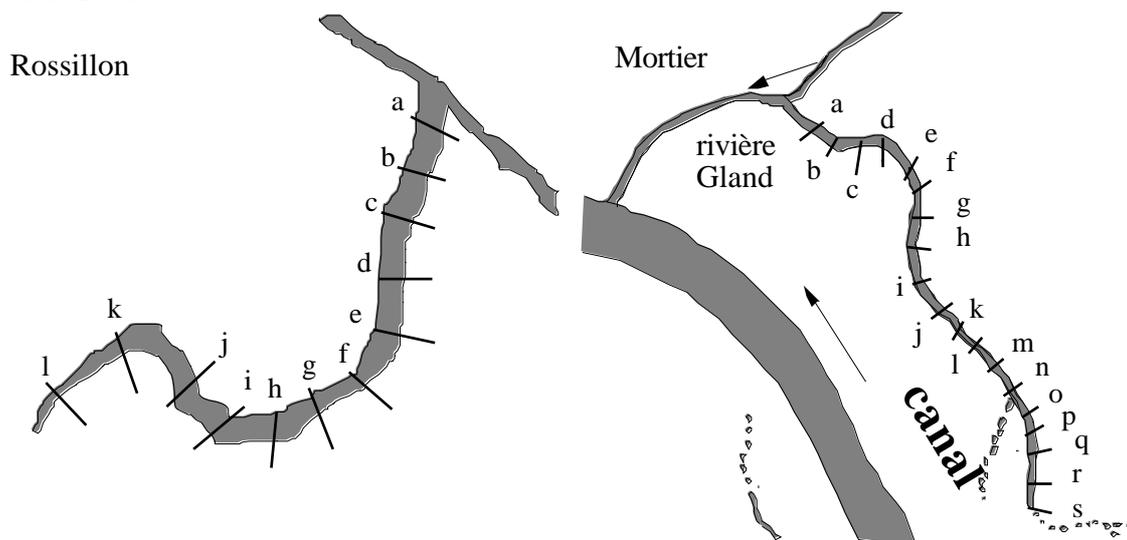


Figure 4.1 : Transects échantillonnés le long de la lône de Rossillon (à gauche) et du Mortier (à droite).

A chaque date et sur chaque transect, un double indice d'abondance-répartition variant de 1 à 5 (indice de Braun-Blanquet (1932)) est associé à chaque taxon observé.

4.1.3. Objectifs

Comme les auteurs cités, notre objectif est de mettre en évidence l'effet des apports souterrains sur la succession écologique dans les lônes, dans le cadre des deux manipulations de ces écosystèmes (construction d'une usine hydroélectrique et restauration par décapage de sédiments). Pour cela, nous étudierons d'abord la dynamique temporelle de chacune des lônes pour identifier d'éventuelles modifications du peuplement. Ensuite, nous comparerons les deux dynamiques temporelles afin de déterminer si les processus de succession vers l'eutrophisation ont été ralenti dans la lône de Rossillon alors qu'ils sont censés se poursuivre selon la même tendance dans celle du Mortier.

Pour comparer les dynamiques temporelles des deux lônes nous rechercherons la structure temporelle "moyenne" de chacune d'elles et nous étudierons la variation spatiale de celle-ci à l'intérieur de chaque lône. Ainsi, nous chercherons à répondre aux questions suivantes : Peut-on identifier une structure temporelle moyenne commune à tous les transects valable à l'échelle de la lône ? Quel sont les transects qui rendent le mieux compte de cette structure temporelle moyenne de la lône ? Dans quelle mesure cette structure temporelle moyenne varie-t-elle d'un transect à l'autre, c'est-à-dire à l'intérieur de la lône ? Quelle est la signification écologique de cette structure et de ses variations ?

4.1.4. Méthode d'analyse

Afin de pouvoir comparer nos résultats avec ceux décrits dans les articles, nous resterons dans la même logique d'analyse des correspondances (AFC). Du fait du double centrage multiplicatif lié à cette analyse (Noy-Meir, 1973), ce choix conduit à éliminer en partie les effets liées aux variations d'abondance, tant entre espèces qu'entre relevés.

Alors que les auteurs ont utilisé des analyses de correspondances de type inter- et intra-classes, nous utiliserons ici les méthodes multitableaux parfaitement adaptées à l'étude de la variabilité autour d'une structure temporelle moyenne. Pour identifier cette dernière, nous considérerons un tableau par transect. Il s'agit de tableaux d'abondance-répartition croisant les dates en colonnes (les objets communs) et les espèces en lignes (qui peuvent varier d'une année à l'autre). Les méthodes multitableaux, en coordonnant simultanément tous les tableaux-transects, identifient un tableau "moyen" (dit de synthèse ou de référence) qui donne une typologie temporelle moyenne induite par la végétation présente dans les transects.

Une fois une structure moyenne temporelle identifiée et analysée, notre objectif est d'en étudier la variabilité spatiale, c'est-à-dire d'analyser les écarts entre cette typologie de référence et celle induite séparément par chaque tableau-transect, avec l'aide des positions des espèces de chaque tableau. Pour cela, nous devons donc voir quelles sont les relations entre la structure temporelle de chaque transect et cette structure moyenne. Parmi les méthodes à notre disposition (STATIS, ACOM, AFMULT), nous choisissons donc l'Analyse de Co-

Inertie Multiple (ACOM) pour sa représentation conjointe des colonnes-dates de chacun des tableaux-transects qui est la plus satisfaisante (cf. chapitre 2).

4.2. Analyses séparées de chacune des lônes

La liste des espèces retenue ainsi que leurs abréviations se trouvent en annexe 2.

4.2.1. Analyse de la lône du Mortier

Sur l'ensemble des dates et des transects échantillonnés, 46 espèces de macrophytes ont été identifiées mais nous n'en avons conservé par la suite que 31 après élimination des espèces rares (fréquence minimum sur l'ensemble des transects et des années = 3). La distribution spatio-temporelle de ces espèces est représentée sur la figure 4.2.

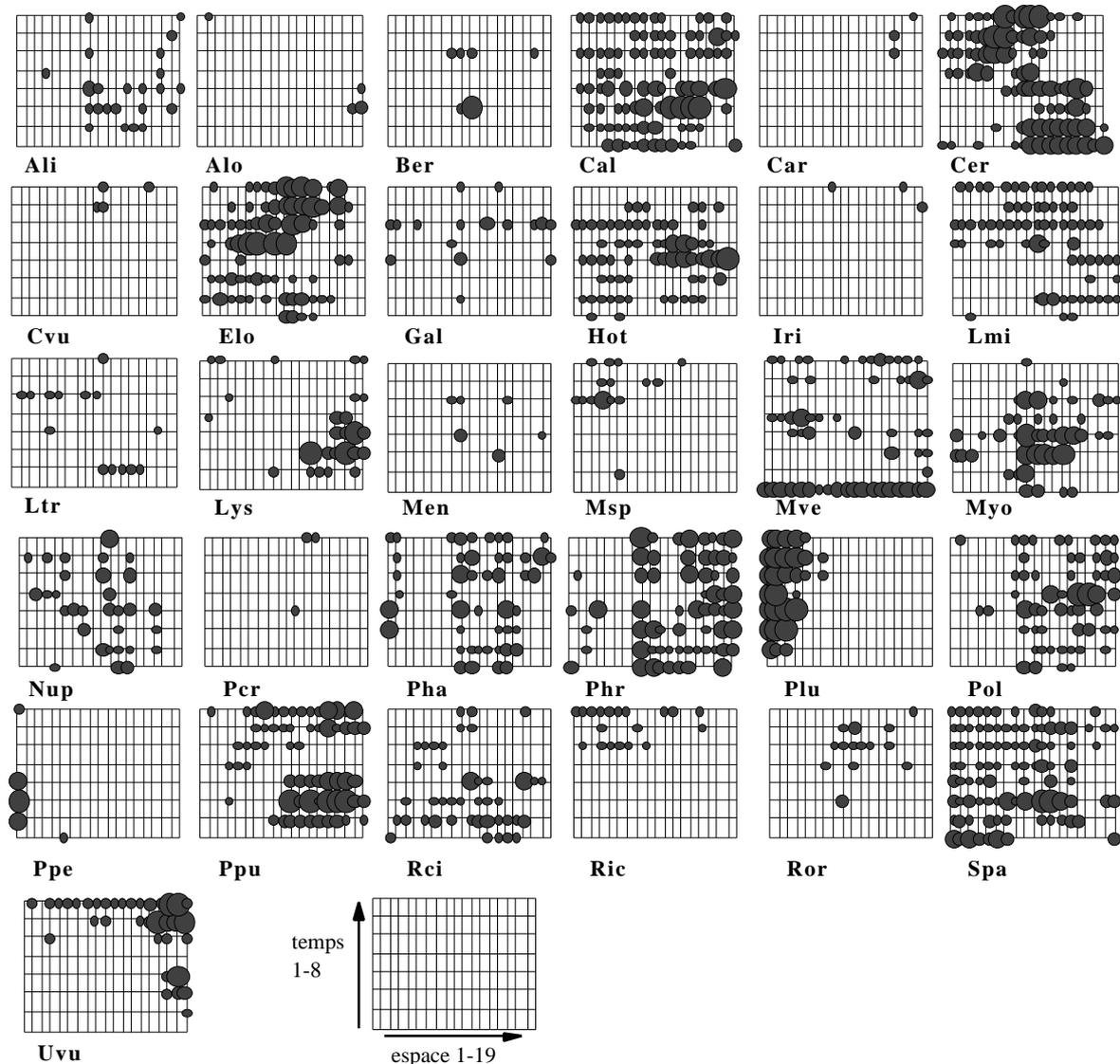


Figure 4.2 : Représentation de la distribution spatio-temporelle des 31 espèces retenues pour la lône du Mortier. La taille du cercle est proportionnelle à la valeur de l'indice d'abondance-répartition de Braun-Blanquet (1932) associé à l'espèce à chaque date et sur chaque transect.

4.2.1.1. AFC séparées de chacun des tableaux (espèces x dates)

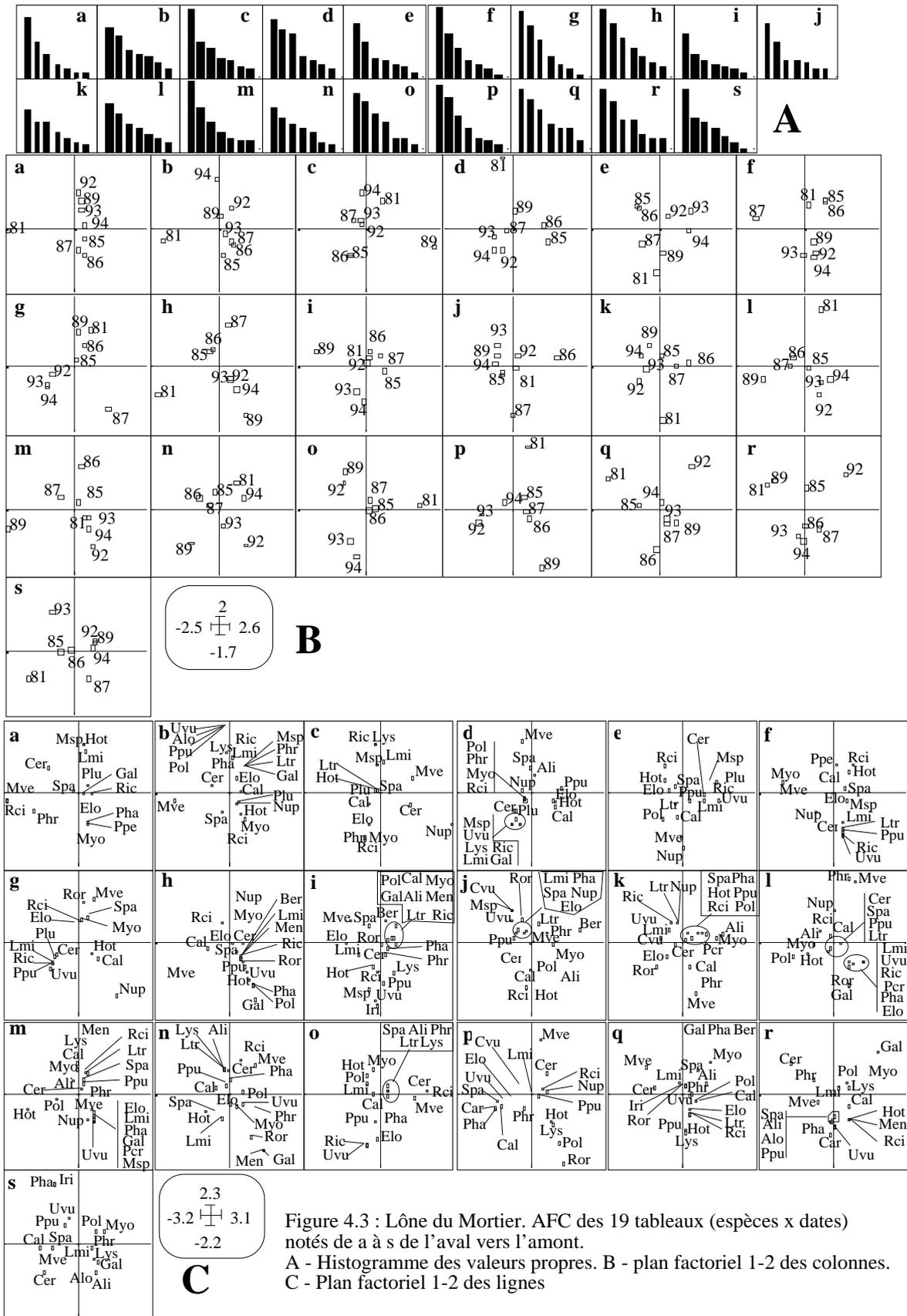


Figure 4.3 : Lône du Mortier. AFC des 19 tableaux (espèces x dates) notés de a à s de l'aval vers l'amont.
 A - Histogramme des valeurs propres. B - plan factoriel 1-2 des colonnes.
 C - Plan factoriel 1-2 des lignes

Ces analyses sont les AFC des 19 tableaux correspondant aux 19 transects avec une pondération commune des colonnes-dates et une pondération des lignes-espèces dont la somme vaut 1 par tableau.

Les histogrammes des valeurs propres (figure 4.3A) montrent que tous les tableaux sont assez bien structurés (entre 1 et 3 valeurs propres prépondérantes). Les plans factoriels 1-2 des colonnes-dates (figure 4.3B) ou des lignes-espèces (figure 4.3C) sont difficilement comparables du fait d'une part du sens aléatoire des axes et d'autre part de l'hétérogénéité des tableaux (le nombre de lignes et donc d'espèces étant différent d'un tableau à l'autre). De plus, les plans factoriels des espèces se lisent particulièrement mal sur notre représentation du fait du nombre important de points à faire figurer pour chacun d'eux. Néanmoins, on peut remarquer que l'année 1981 se distingue des autres dans 9 transects et que les années 1992, 1993 et 1994 se regroupent dans 13 transects. Sur l'ensemble des transects, on observe l'importance de l'espèce *Myriophyllum verticillatum* (Mve) dans la définition des axes en relation avec son abondance importante en 1981 (cf. figure 4.2).

4.2.1.2. L'Analyse de Co-Inertie Multiple (ACOM)

Identification d'une structure temporelle de référence

A la différence de STATIS, l'ACOM ne possède pas de décomposition en valeurs propres. Aussi, avant de démarrer l'analyse, on prévoit le nombre d'axes à conserver à partir des analyses séparées, sachant qu'en pratique le nombre maximum d'axes pouvant être retenu est celui fixé par l'analyse séparée qui en définit le plus. D'après les histogrammes des valeurs propres des analyses séparées (figure 4.3A), le nombre d'axes prépondérant varie entre 1 et 3, nous décidons donc de choisir deux variables auxiliaires dans la construction du tableau de référence.

Le plan factoriel défini par les 2 premières variables auxiliaires montre une structure temporelle moyenne caractérisée par plusieurs changements permettant de séparer 4 périodes (figure 4.4) :

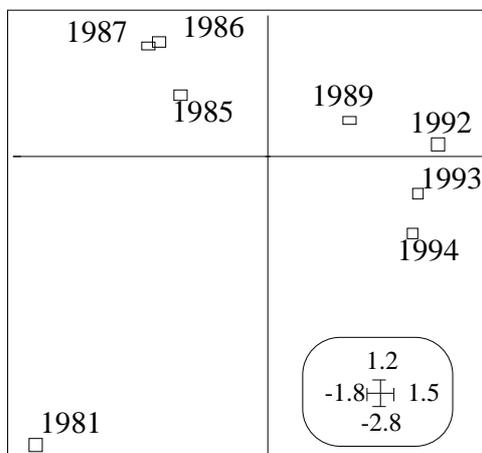


Figure 4.4 : ACOM lône du Mortier. Plan factoriel de référence défini par les deux premières variables auxiliaires

L'année 1981 s'oppose selon la deuxième composante aux années 1985, 1986 et 1987 qui sont regroupées et selon la première composante aux années 1992, 1993 et 1994. L'année 1989 semble s'individualiser entre les deux périodes 85-86-87 et 92-93-94. La troisième variable auxiliaire (non représentée ici) confirme effectivement cet isolement par rapport aux autres périodes.

Signification de la structure temporelle de référence : étude des relations avec les structures de chacun des transects

Comme nous l'avons présenté dans le chapitre 2, différents indices numériques et plusieurs représentations graphiques permettent de se rendre compte de la relation existant entre chacun des tableaux-transects et le tableau de référence construit par l'ACOM.

- Aides à l'interprétation numériques :

Les valeurs de ces paramètres numériques, associés aux axes 1 et 2 de l'ACOM sont présentés en annexe 3. Pour chaque tableau, on y trouve les valeurs de l'inertie projetée sur les axes 1 et 2 d'inertie (Iner) ainsi que l'inertie précédente cumulée sur le plan 1-2 (Iner+), l'inertie projetée sur les axes 1 et 2 de co-inertie (Var), et de même, l'inertie précédente cumulée sur le plan 1-2 de co-inertie (Var+). A partir de ces valeurs on en déduit le pourcentage d'inertie projetée sur le plan 1-2 de co-inertie (Var+/Iner+). Sont calculées également les carrés de covariance entre les coordonnées des colonnes des sous-tableaux sur les axes de co-inertie et les variables auxiliaires de même rang (Sca. Pro. 2) et les carrés de corrélation correspondants (Cos^2). Ce sont les valeurs de covariance qui sont maximisées par l'ACOM. La somme des carrés de covariance fournit ainsi la quantité optimisée sur l'ensemble des deux rangs retenus (Sca.Pro.2+), elle fournit donc un autre indice d'adéquation de chacun des tableaux-transects avec le tableau de référence. Les carrés de corrélation ne se cumulent pas sur l'ensemble des axes retenus, ils constituent aussi un indice d'adéquation mais axe par axe.

Les pourcentages d'inertie projetées sur le plan 1-2 de co-inertie (% Iner proj) sont très satisfaisants pour la plupart des transects (entre 83 et 96 % d'inerte projetée) à l'exception des transects c en aval, f, i, j et m dans les zones intermédiaires et r en amont pour lesquels le pourcentage d'inertie projeté est moins élevé (entre 59 % pour le transect m et 68,7 % pour le transect j). On aboutit aux mêmes observations à partir des valeurs des carrés de covariance : elles sont les plus élevées pour les transects a, b, d, g, h, o, p et q (entre 0,770 et 1,102) et les moins élevées pour les transects c, i, j, m, n et r (entre 0,304 et 0,598). Les carrés de corrélations sont stables et très élevés selon la première composante (entre 0,825 et 0,959) sauf pour les transects i, j, m et r pour lesquels les valeurs de cos^2 baissent légèrement (entre 0,714 et 0,796). Selon la deuxième composante, les cos^2 sont un peu moins stables et moins élevés, en particulier pour les transects c (0,773), e (0,703), g (0,747), m (0,618), n (0,756) et s (0,780).

- Aides à l'interprétation graphiques :

La figure 4.5 représente la projection des axes d'inertie des analyses séparées dans les plans 1-2 de co-inertie ; elle complète les indications fournies par les pourcentages d'inertie projetées sur les axes de co-inertie. Par simple rotation on peut superposer les plans 1-2 des analyses séparées aux plans 1-2 de co-inertie, et plus les extrémités des flèches sont proches du cercle de rayon unité, meilleure est la ressemblance entre les deux systèmes d'axes. A une rotation près, le plan 1-2 d'inertie des transects a, b, d, e, h, k, l, n, p et q se superposent aux plans 1-2 de co-inertie. Pour les transects o et g, seul l'axe 1 se superpose à l'axe 1 de co-inertie tandis que pour les transects f et m, c'est l'axe 2 qui se superpose à l'axe 1 de co-inertie.

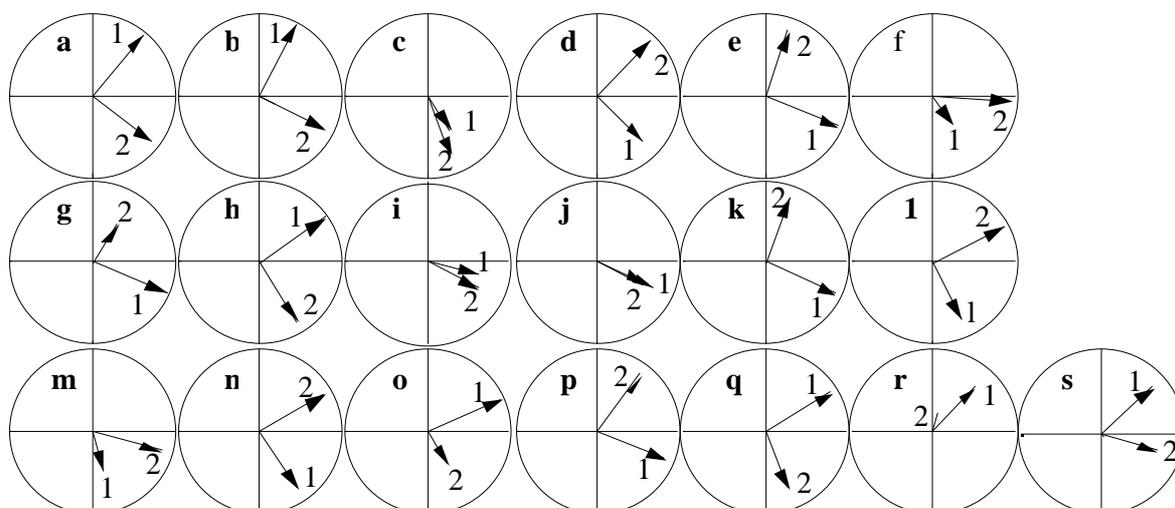


Figure 4.5 : ACOM de la lône du Mortier. Projections des axes d'inertie dans les plans 1-2 de co-inertie de chaque sous-tableau.

Les valeurs de covariance permettent d'obtenir une représentation des tableaux (figure 4.6) à partir de laquelle nous pouvons visualiser les résultats obtenus pour les valeurs des Sca.Pro.2+ : on vérifie que ce sont les transects h puis p, q, a, b, d, g, o et l qui ont les covariances les plus fortes.

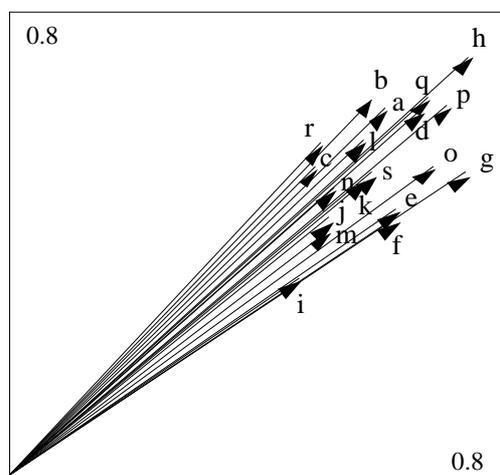


Figure 4.6 : ACOM lône du Mortier. Représentation des tableaux-transects par les valeurs de la covariance entre les coordonnées des colonnes des sous-tableaux sur les axes de co-inertie et les variables auxiliaires de même rang

Enfin, une dernière représentation permet de juger de la ressemblance entre chacun des tableaux et le tableau de référence : on projette les colonnes-dates de chacun des tableaux dans le plan factoriel défini par les deux premières variables auxiliaires (figure 4.7). On y observe la part de la corrélation dans la co-inertie entre chaque tableau et le tableau de référence (la longueur des flèches est inversement proportionnelle à la corrélation entre les deux coordonnées), cette représentation permet de compléter les informations fournies par les \cos^2 . Globalement cette corrélation est très bonne pour la majorité des transects. On peut cependant faire quelques remarques. Ainsi, l'année 1989 est celle qui apparaît comme la plus variable par rapport à l'image de référence : elle ne se distingue pas de la période 1992-93-94 dans les transects c (variation selon la deuxième composante) et i (variation selon la première composante), au contraire elle se différencie encore plus de ses années dans les transects e, g, m (variation selon la deuxième composante) et r (variation selon la première composante). Dans les transects e, j, m et n, l'année 1981 est moins isolée des autres années.

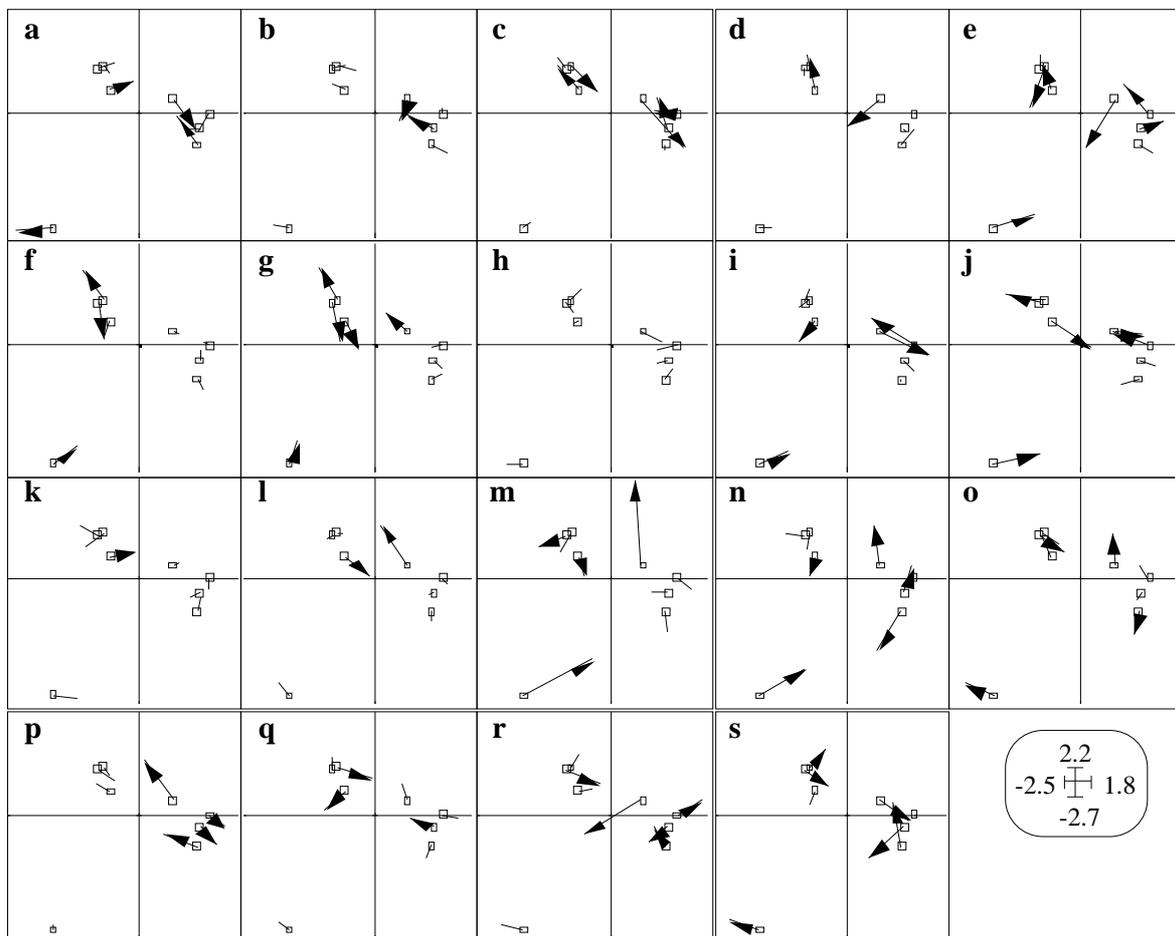


Figure 4.7 : ACOM de la lône du Mortier. Projections des colonnes-dates de chaque sous-tableau dans le plan factoriel défini par les deux premières variables auxiliaires (les points marquent les coordonnées des colonnes du tableau de référence, les flèches les coordonnées des projections des colonnes des 19 tableaux).

La structure temporelle de référence étant identifiée et sa stabilité spatiale étudiée, nous devons maintenant nous intéresser à la signification écologique de cette structure temporelle en cherchant quelles en sont les espèces responsables.

Signification écologique de la structure temporelle de référence et de sa variation spatiale : représentations des espèces

La figure 4.8 représente les projections des lignes (espèces-transects) sur le plan de référence. Elle montre le rôle des espèces de chaque transect dans l'analyse de co-inertie multiple. Pour plus de lisibilité nous avons choisi de faire une représentation multifenêtrée par espèce plutôt que par transect. Dans ce dernier cas, on aurait eu une fenêtre pour chaque transect avec toutes les espèces présentes dans celui-ci, ce qui aurait abouti, comme nous l'avons remarqué dans les analyses séparées (figure 4.3C), à des cartes factorielles très chargées difficilement interprétables.

Cette figure se lit en parallèle avec la figure 4.4 montrant la typologie temporelle de référence. Les lettres renvoient aux différents transects et le point correspondant représente la position spatiale de l'espèce considérée. Par exemple on observe que l'espèce (Car) est présente dans les transects p et r au cours de la dernière période (1992, 1993 et 1994). On analyse ainsi l'évolution spatiale des espèces. Nous désignerons par "amont-intermédiaires" les transects situés dans la partie médiane de la lône mais plutôt vers l'amont (de i à p), et par "aval-intermédiaires" les transects situés dans la partie médiane de la lône mais plutôt vers l'aval (de e à h).

- Interprétation de la structure temporelle de référence :

L'année 1981 est caractérisée par *Myriophyllum verticillatum* (Mve) identifiée dans tous les transects à cette date là. Cette année est également marquée par d'autres espèces : *Ceratophyllum demersum* (Cer) et *Potamogeton pectinatus* (Ppe) dont les influences fortes sont surtout liées à leur présence dans un transect (r et f respectivement), *Phragmites australis* (Phr) et *Ranunculus circinatus* (Rci) présents à la fois dans les transects aval (a) ou amont-intermédiaires (k, l, n, o). La présence de ces espèces, qui sont soit caractéristiques de milieux eutrophes (Cer, Ppe) ou méso-eutrophes (Rci), soit des héliophytes pouvant signifier une tendance vers l'atterrissement (Phr), semble révéler le stade de succession avancé de la lône en 1981. Néanmoins, la présence de Mve indique plutôt un fort potentiel d'apports souterrains.

La deuxième période, 1985-86-87, est principalement caractérisée par des héliophytes :

- dans les zones aval ou intermédiaires *Myosotis scorpioides* (Myo), *Alisma plantago aquatica* (Ali), et dans une moindre mesure *Phalaris arundinacea* (Pha), *Phragmites australis* (Phr), et *Polygonum hydropiper* (Pol) ;
- et dans les zones surtout amont et intermédiaires-amont *Ranunculus circinatus* (Rci).

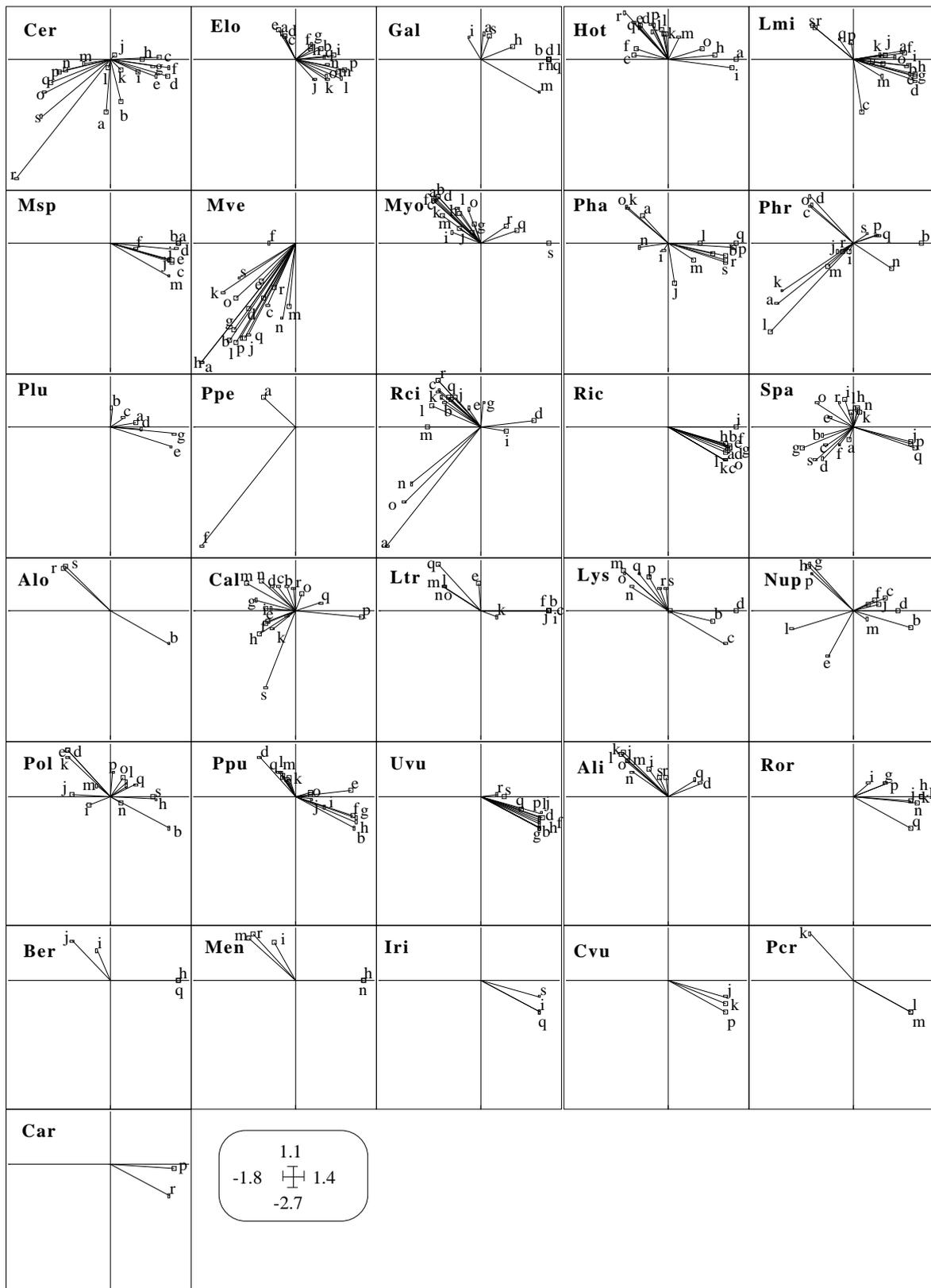


Figure 4.8 : ACOM de la lône du Mortier. Projection des lignes-espèces de chaque sous-tableau dans le plan factoriel défini par les deux premières variables auxiliaires. La représentation est multifenêtrée par espèce au lieu d'être multifenêtrée par transect. Les lettres renvoient aux différents transects.

Les hydrophytes présentes durant ces années sont des espèces indicatrices de milieux mésotrophes à eutrophes (*Hottonia palustris* (Hot)) (Wiegand, 1978 ; Bornette *et al.*, 1994b) ; *Callitriche platycarpa* (Cal), *Lemna minor* (Lmi), *Lemna trisulca* (Ltr)) (Kohler, 1975 ; Cernohous et Husak, 1986), identifiées plutôt dans les stations amont ou amont-intermédiaires mais *Callitriche platycarpa* et *Hottonia palustris* se trouvent également dans des stations aval ou aval-intermédiaires.

L'année 1989 est caractérisée par des hélophytes strictes comme *Rorippa amphibia* (Ror) et *Polygonum hydropiper* (Pol), et des hydrophytes de milieu à caractère mésotrophe ou eutrophe comme *Potamogeton pusillus* (Ppu), *Lemna minor* (Lmi) et *Hottonia palustris* (Hot). Toutes ces espèces sont présentes dans les transects intermédiaires (Ror, Lmi), intermédiaires-amont (Hot et Pol) ou aval-intermédiaires (Ppu en e).

Un groupe d'espèces composé d'hélophytes (*Rorippa amphibia* (Ror) et *Galium palustre* (Gal)), et d'hydrophytes de milieu essentiellement à caractère mésotrophe ou eutrophe (*Myriophyllum spicatum* (Msp), *Potamogeton pusillus* (Ppu) et *Utricularia vulgaris* (Uvu)), est inféodé presque exclusivement à la dernière période 1992-93-94. Certaines de ces espèces caractérisent plutôt les transects amont et amont-intermédiaires (Ror et Uvu), et d'autres plutôt les transects aval et aval-intermédiaires (Msp et Ric).

- Evolution spatio-temporelle des espèces :

A l'intérieur de la lône, nous avons vu que la structure temporelle moyenne varie légèrement selon les transects. A cette évolution spatiale correspond une évolution spatio-temporelle de nombreuses espèces.

Beaucoup suivent un schéma d'évolution d'amont vers l'aval : *Ceratophyllum demersum* (Cer) est inféodé aux transects amont puis intermédiaires-amont durant les deux premières périodes et passe successivement vers les transects aval-intermédiaires puis aval au cours des deux dernières périodes ; *Lemna minor* (Lmi), caractéristique de la deuxième période (1985-86-87) en amont passe progressivement dans les transects intermédiaires puis aval les années suivantes. *Lysimachia nummularia* (Lys) et *Lemna trisulca* (Ltr) ont des évolutions spatio-temporelles semblables.

D'autres espèces semblent au contraire passer de l'aval vers l'amont : c'est le cas d'*Elodea canadensis* (Elo) qui apparaît surtout dans la deuxième période dans les transects aval et aval-intermédiaires puis évolue vers l'amont au cours des années suivantes. De façon moins marquée, *Myosotis scorpioides* (Myo), localisée dans les transects intermédiaires puis aval-intermédiaires durant les deux premières périodes se retrouve aussi en amont au cours de la dernière période.

Les espèces *Callitriche platycarpa* (Cal) et *Sparganium emersum* (Spa), présentes indifféremment en amont et en aval quelque soit l'année, sont soit caractéristiques de la lône globalement soit complètement ubiquistes.

Enfin, des espèces comme *Phragmites australis* (Phr) et *Phalaris arundinacea* (Pha) ont la particularité d'être absentes des stations intermédiaires-aval mais de se trouver suivant les dates dans des transects aval et amont-intermédiaires différents.

Par ailleurs, on note la présence de trois espèces particulièrement indicatrices d'apports souterrains : *Mentha aquatica* (Men), *Berula erecta* (Ber) et *Chara vulgaris* (Cvu) (Kohler *et al.*, 1974 ; Carbiener *et al.*, 1988, 1990), toutes les trois étant également susceptibles d'être présentes dans des milieux oligotrophes. Ces espèces apparaissent à la fois dans les périodes 1985-86-87 et 1992-93-94 dans des transects intermédiaires ou amont bien particuliers (respectivement dans i, j, m et r puis dans h, q, n et p).

Conclusion

A l'échelle de la lône une structure temporelle moyenne a été identifiée, elle met en évidence 4 périodes : l'année 1981, les années 1985-86-87, l'année 1989 et les années 1992-93-94. A l'intérieur de la lône, les transects a, b et d (aval), g, h, k, l et o (zones intermédiaires) et p et q (amont) ont une structure temporelle très proche de celle du tableau de référence (pourcentage d'inertie projetée élevé, fortes valeurs de carré de covariance et forte valeurs de Cos^2 sur les deux composantes), alors que les transects i, j et m en particulier expriment une structure temporelle différente. L'année 1989 constitue l'élément de structure le plus variable exprimé essentiellement dans les transects c, e, i et m (pas d'optimisation de l'inertie projetée, plus faibles valeurs des carrés de covariance et moins bons cos^2). De façon moins marquée, la position de l'année 1981 varie également dans les transects e, j, m et n. Mais globalement, malgré ces variations, la structure temporelle de la lône est relativement stable dans l'espace.

Cette structure temporelle moyenne identifiée sur l'ensemble de la lône se caractérise par une évolution à la fois spatiale et temporelle du peuplement de macrophytes qui s'explique par un phénomène de succession écologique. Ce dernier s'exprime :

- d'une part, par la disparition de certaines espèces comme *Myriophyllum verticillatum* présente en 1981, remplacée par d'autres espèces comme *Alisma plantago-aquatica*, *Myosotis scorpioides*, *Lysimachia nummularia* en 1985-86-87, *Roripa amphibia* en 1989, *Riccia fluitans* et *Myriophyllum spicatum* en 1992-93-94 ;
- d'autre part, par une évolution spatiale, plus ou moins orientée, du peuplement mixte d'hélophytes et d'hydrophytes caractéristiques de milieux méso-eutrophes dont la composition et la position dans la lône varient simultanément suivant les transects et dans le temps. Par exemple, *Ceratophyllum demersum* et *Lemna minor* se déplacent d'amont en aval, *Elodea canadensis* de l'aval vers les transects amont-intermédiaires, *Lemna trisulca* des transects intermédiaires vers l'aval.

Néanmoins, en marge de ce peuplement à caractère eutrophe, des espèces caractéristiques d'apports souterrains (*Berula erecta*, *Chara vulgaris* et *Mentha aquatica*), et de conditions oligotrophes à mésotrophes (*Berula erecta* et *Chara vulgaris*), apparaissent de

façon très localisée. Ceci pourrait révéler un potentiel d'apports souterrains en liaison avec une élévation ponctuelle des niveaux du Rhône et/ou de la nappe.

4.2.2. Analyse de la lône de Rossillon

Dans cette partie, nous adopterons la même démarche que pour l'étude de la lône du Mortier.

Après élimination des espèces rares (fréquence minimum sur l'ensemble des transects et des années = 3), 29 espèces de macrophytes sur 46 identifiées au total seront conservées par la suite. La distribution spatio-temporelle de ces espèces est représentée sur la figure 4.9.

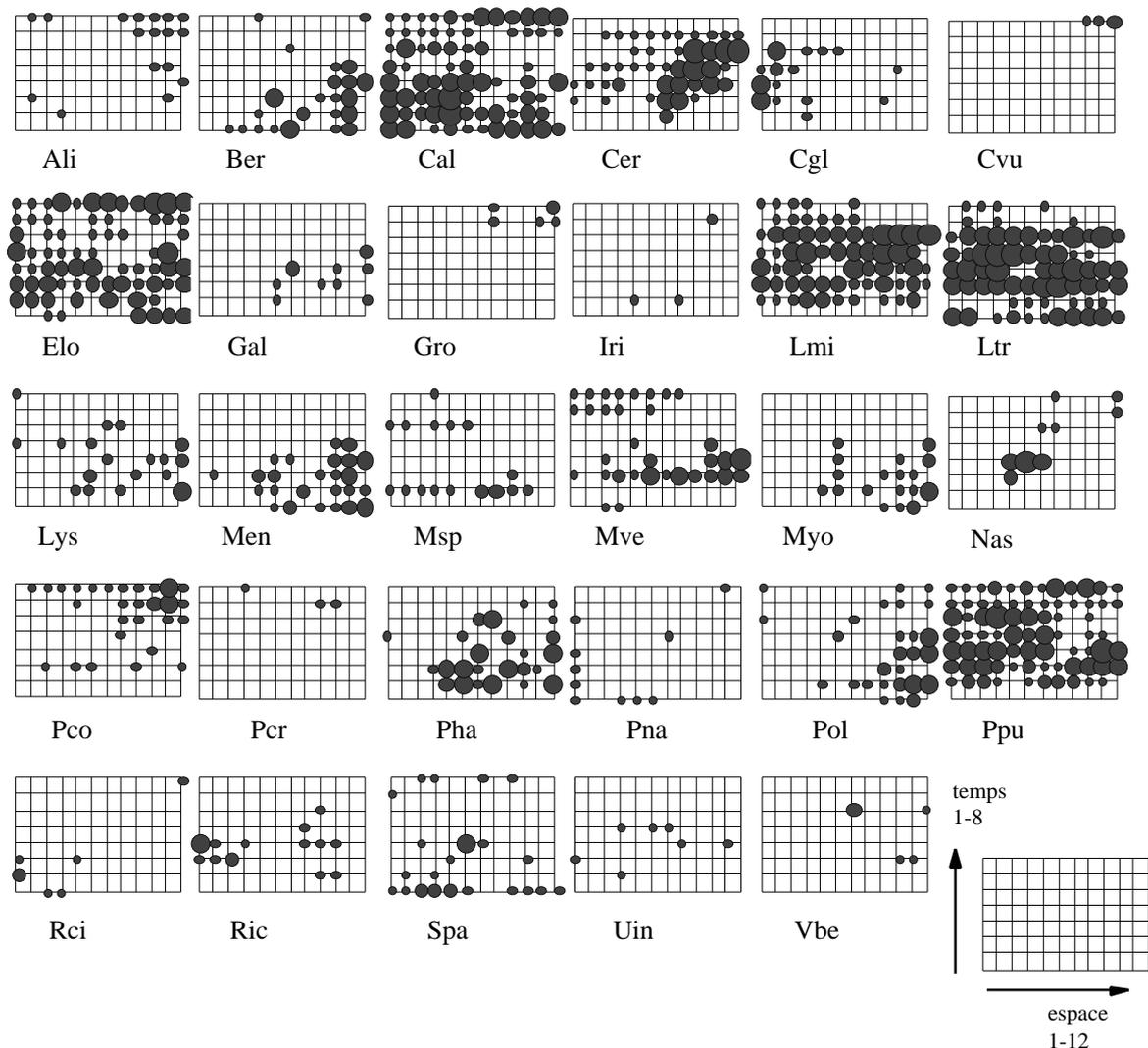


Figure 4.9 : Représentation de la distribution spatio-temporelle des 29 espèces retenues pour la lône de Rossillon. La taille du cercle est proportionnelle à la valeur de l'indice d'abondance-répartition de Braun-Blanquet (1932) associée à l'espèce à chaque date et sur chaque transect.

4.2.2.1. AFC séparées de chacun des tableaux (espèces x dates)

Il s'agit des AFC des 12 tableaux correspondant aux 12 transects (figure 4.10).

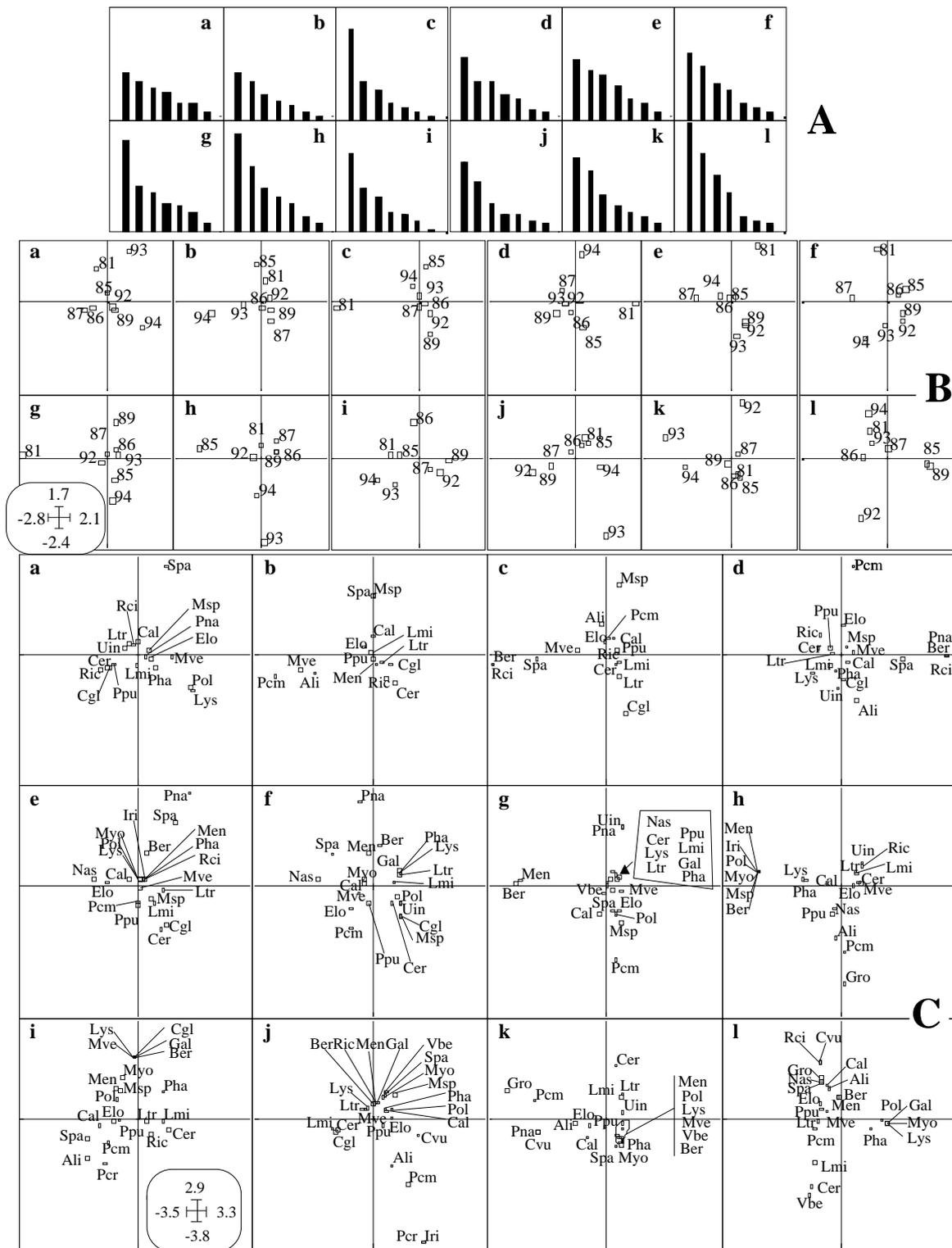


Figure 4.10 : Lône de Rossillon. AFC des 12 tableaux-transects (espèces x dates) notés de a à l de l'aval vers l'amont . A - Histogramme des valeurs propres. B - plan factoriel 1-2 des colonnes. C - Plan factoriel 1-2 des lignes

Les histogrammes des valeurs propres (figure 4.10A) sont moyennement bien structurés, on distingue entre 1 et 3 valeurs propres prépondérantes. Sur les plans factoriels 1-2 des colonnes-dates (figure 4.10B), on observe que l'année 1981 est séparée des autres

dates dans les transects c, d, e, f et g. Les années 1993 ou 1994 semblent également se démarquer dans la majorité des transects. Sur les plans factoriels des lignes-espèces (figure 10C), certaines espèces semblent se distinguer dans plusieurs transects : il s'agit de (Spa), (Msp), (Cgl), (Pcm), (Mve), (Ali), (Ber), (Pna), (Iri)... Mais là encore, les cartes factorielles apparaissent désorganisées et une comparaison directe est impossible. Pour coordonner ces 12 analyses, nous allons utiliser ici aussi l'ACOM.

4.2.2.2. L'Analyse de Co-Inertie Multiple (ACOM)

Identification d'une structure temporelle de référence

D'après les histogrammes des valeurs propres des analyses séparées (figure 10A), le nombre d'axes prépondérants varie entre 1 et 3, et dans 6 cas sur 12, 2 axes seraient retenus. Nous choisissons donc deux variables auxiliaires dans la construction du tableau de référence (figure 4.11).

La structure temporelle moyenne générée par le plan de référence prend la forme d'une trajectoire évolutive relativement continue. Néanmoins, on relève une légère déviation par rapport à cette trajectoire rectiligne en 1986, mais surtout un changement de direction radical en 1992. En partant du quart inférieur droit du plan factoriel et en se dirigeant vers le côté négatif de la première variable auxiliaire, les années 1981, 1985, 1986 et 1987 se positionnent de façon régulière sur cette trajectoire temporelle, avec une distance plus importante entre 1981 et 1985 qu'entre 1985 et 1986, ce qui est logique compte tenu de l'absence de quatre années de données. Par contre, la faible distance entre les années 1989 et 1992 (alors que trois années seulement les séparent) souligne leur similarité. A partir de 1992, la trajectoire repart alors vers le quart supérieur droit du plan où 1993 se situe plus proche de 1994 que de 1992. L'écart important entre ces deux années successives témoigne d'un brutal changement dans les caractéristiques floristiques de la lône. De plus, la distance reste importante entre 1993 et 1994, ce qui semble suggérer une poursuite rapide de cette évolution. Finalement 1994 et 1981 se rejoignent selon la première variable auxiliaire, mais s'opposent selon la deuxième.

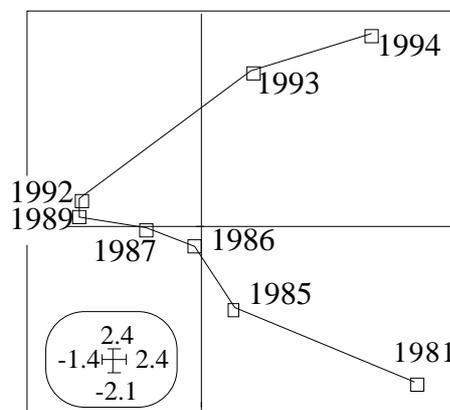


Figure 4.11 : ACOM lône du Rossillon. Plan factoriel de référence défini par les deux premières variables auxiliaires

Signification de la structure temporelle de référence : étude des relations avec les structures de chacun des transects

- Aides à l'interprétation numériques :

Les indices statistiques pour l'aide à l'interprétation se trouvent en annexe 4. Les valeurs des pourcentages d'inertie projetée sur le plan 1-2 de co-inertie sont élevées pour tous les transects et varient entre 70 % et 97 %. Les transects h et l sont ceux pour lesquels les valeurs sont les moins élevées avec respectivement 62 % et 70 % d'inertie projetée alors que les transects d et i ont les pourcentages les plus élevés (97 % et 96 %). Les valeurs des carrés des covariances entre les coordonnées des colonnes des sous-tableaux sur les axes de co-inertie et les variables auxiliaires de même rang (Sca.Pro.2+) sont élevées pour les transects h, l, i et k (respectivement 0.657, 0.717, 0.670 et 0.658) et plus faibles pour les transects aval a et b (avec des valeurs égales à 0.377 et 0.419). Les carrés de corrélation (Cos^2) sont stables et élevés selon la première composante pour les tous les transects (entre 0.806 et 0.956). Les trois transects amont (j, k et l) ont les valeurs de Cos^2 les moins élevées (respectivement, 0.783, 0.768 et 0.772) alors que les transects e, h et i ont les plus fortes (respectivement 0.956, 0.919 et 0.926). Selon la deuxième composante, les valeurs de Cos^2 sont également élevées (entre 0.745 et 0.962), elles baissent légèrement pour les transects c, g et h (respectivement 0.783, 0.745 et 0.793) et elle sont les plus fortes pour a, b, e et f (0.931, 0.931, 0.953, 0.962).

- Aides à l'interprétation graphiques :

La figure 4.12 représente les projections des axes d'inertie des analyses séparées dans le plan 1-2 de co-inertie. Elle complète les résultats obtenus avec les pourcentages de projections des inerties des tableaux (annexe 4). Les plans 1-2 d'inertie des transects b, d, g, j et k se superposent correctement à une rotation près aux plans 1-2 de co-inertie. Seul l'axe 1 des transects c et i se superpose à l'axe 1 de co-inertie tandis que celui du transect a se superpose à l'axe 2 de co-inertie. Seul l'axe 2 des transects f et h se superposent à l'axe 2 de co-inertie tandis que celui des transects l et h se superposent plutôt à l'axe 1 de co-inertie.

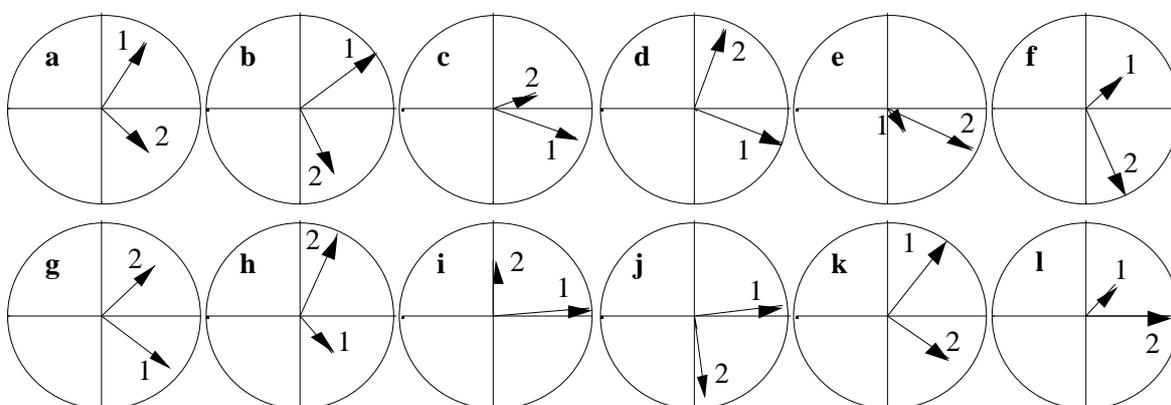


Figure 4.12 : ACOM de la lône de Rossillon. Projections des axes d'inertie dans les plans 1-2 de co-inertie de chaque sous-tableau.

La représentation des 12 sous-tableaux par les valeurs des covariances (figure 4.13) confirme les résultats fournis par l'examen des valeurs des carrés de covariance. En outre, même s'il y apparaît que les transects k, h, g, l et i ont les covariances les plus fortes, cette figure nous montre qu'il n'y a pas de différences majeures entre les tableaux du point de vue du critère optimisé.

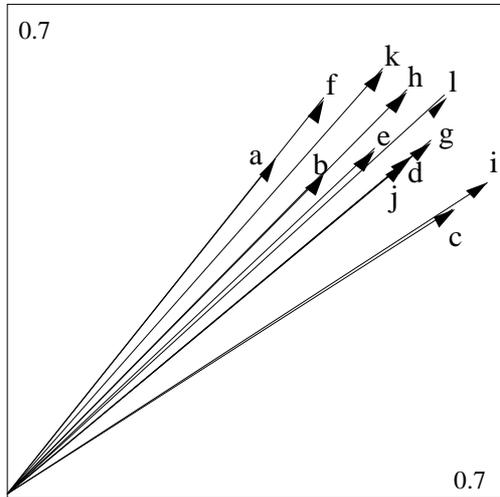


Figure 4.13 : ACOM de la lône de Rossillon. Représentation des tableaux-transects par les valeurs de la covariance entre les coordonnées des colonnes des sous-tableaux sur les axes de co-inertie et les variables auxiliaires de même rang

Enfin, la projection des colonnes-dates de chacun des tableaux dans le plan factoriel défini par les deux premières variables auxiliaires (figure 4.14) montre la part de la corrélation dans la co-inertie entre chaque tableau et le tableau de référence (la longueur des flèches est inversement proportionnelle à la corrélation entre les deux coordonnées). Globalement, les corrélations sont relativement bonnes, en particulier pour les transects e et f. Cependant, des écarts apparaissent sans pour autant contredire la structure de référence. Ces écarts correspondent parfois à la variation importante d'une date dans un transect (1993 dans le transect a particulièrement), ou à de faibles variations de plusieurs dates comme c'est le cas dans beaucoup de transects. On observe ainsi que l'écart entre les années 1981 et 1985 se resserre légèrement dans les transects a et b et de façon plus nette dans h, i, j et k (variation essentiellement selon la première composante). A l'inverse, cet écart s'agrandit dans les transects c, g et l. On observe également des variations pour l'année 1993 qui, soit se rapproche de l'axe 1 dans les transects a et b, soit s'en éloigne au contraire dans les transects h, i, j et k (variation essentiellement selon la deuxième composante) ou encore se rapproche plutôt de 1992 dans les transects c, d, f et g. Alors que l'écart important entre 1992 et 1993 est une des informations essentielles donnée par la typologie de référence, le rapprochement de ces deux années constatée précédemment, constitue la variation la plus remarquable par rapport à la trajectoire de référence. En revanche, les positions des années 1985, 1986, 1987 et 1994 restent très stables sur l'ensemble des transects.

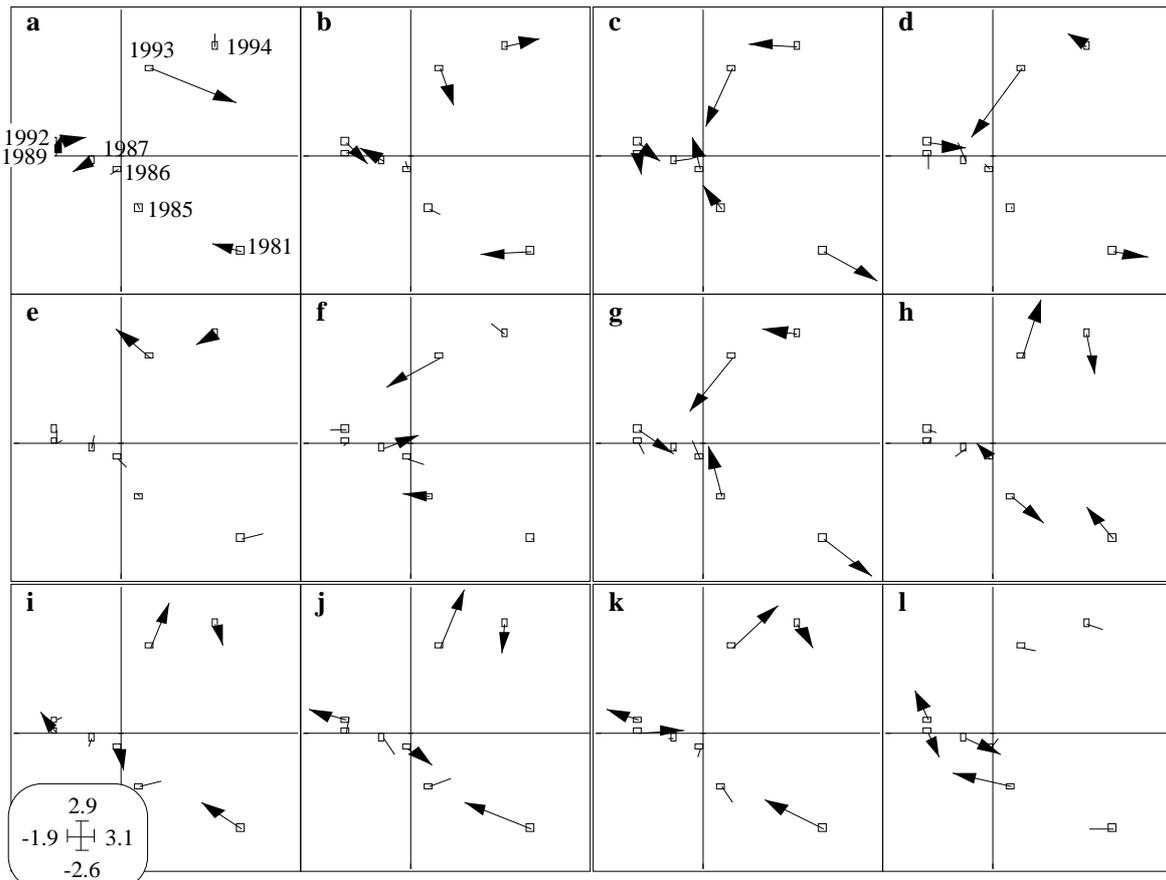


Figure 4.14 : ACOM de la lône de Rossillon. Projections des colonnes-dates de chaque sous-tableau dans le plan factoriel défini par les deux premières variables auxiliaires (les points marquent les coordonnées des colonnes du tableau de référence, les flèches les coordonnées des projections des colonnes des 12 tableaux-transects).

Globalement, la structure temporelle de référence mise en évidence par l'analyse se reproduit de façon relativement stable d'un transect à l'autre même si aucun des transects ne la reconstitue de façon totalement optimisée (c'est à dire que l'inertie projetée sur les axes de co-inertie, la covariance entre les coordonnées et les variables auxiliaires de même rang (Sca.Pro.2+) et les corrélations correspondantes (Cos^2) selon les deux composantes ne sont pas maximisées simultanément). En effet, seuls les transects d et i ont à la fois un pourcentage de projection d'inertie élevé, des valeurs de covariance élevées et d'assez bonnes valeurs de Cos^2 . Pour les transects e, f, h et l, l'analyse a maximisé la covariance ainsi que la corrélation mais par contre, comme le montre les pourcentages de projection de l'inertie et les représentations des axes d'inertie sur les axes de co-inertie, elle n'a pas optimisé l'inertie de ces tableaux. Pour les transects a et b bien que les pourcentages d'inertie projetée soient élevés ainsi que les valeurs de Cos^2 , les valeurs de covariance sont en revanche plus faibles (cf. figure 4.13).

Les représentations des espèces vont nous permettre d'interpréter maintenant la signification écologique de la structure temporelle de référence.

Signification écologique de la structure temporelle de référence et de sa variation spatiale : représentations des espèces

La figure 4.15 représente la projection des lignes-espèces de chaque tableau-transect dans le plan de référence. Elle montre le rôle des espèces de chaque tableau dans l'analyse de co-inertie multiple.

Pour expliquer la structure temporelle de référence, on s'intéressera d'abord aux espèces présentes particulièrement à certaines dates tout en étant abondantes. Puis on analysera plus précisément les variations spatio-temporelles des autres espèces.

- Interprétation de la structure temporelle de référence (figures 4.11 et 4.15) :

L'année 1981 peut être principalement caractérisée par la présence de *Berula erecta* (Ber) et *Mentha aquatica* (Men) ainsi que *Sparganium emersum* (Spa) qui sont surtout présentes dans les stations aval et intermédiaires, même si *Sparganium emersum* est présente aussi en amont (transect k). Ces espèces sont particulièrement indicatrices d'apports souterrains et susceptibles d'être présentes dans des milieux à caractère oligotrophe à mésotrophe *Berula erecta* (Kohler *et al.*, 1974 ; Carbiener *et al.*, 1990) et *Sparganium emersum* (Ortscheit, 1985 ; Schmider et Ottow, 1985). On note également la présence de *Myosotis scorpioides* (Myo) (hélrophyte) essentiellement en amont.

On retrouve *Berula erecta* et *Mentha aquatica* ainsi que *Myosotis scorpioides* au cours des années 1985, 1986 et 1987 sans pouvoir les localiser précisément à une de ces dates. L'hélrophyte *Polygonum hydropiper* (Pol) (Bornette *et al.*, 1994a) semble très caractéristique de ces années. De la même manière, *Myriophyllum spicatum* (Msp), *Lemna trisulca* (Ltr), *Phalaris arundinacea* (Pha), *Galium palustre* (Gal) et *Lysimachia nummularia* (Lys) prennent de plus en plus d'importance dans le peuplement durant ces trois années. Or, ces espèces sont soit des hydrophytes caractéristiques de milieux eutrophes (Msp et Ltr), soit des hélrophytes (Pha, Gal et Lys), ce qui semble suggérer une évolution de la lône vers un degré de trophie supérieur. De plus, on peut situer en 1986 l'apparition d'une algue Characée (*Chara globularis* (Cgl)) dont la particularité est d'indiquer des apports souterrains plutôt eutrophes (Corillion, 1975 ; Krause, 1981).

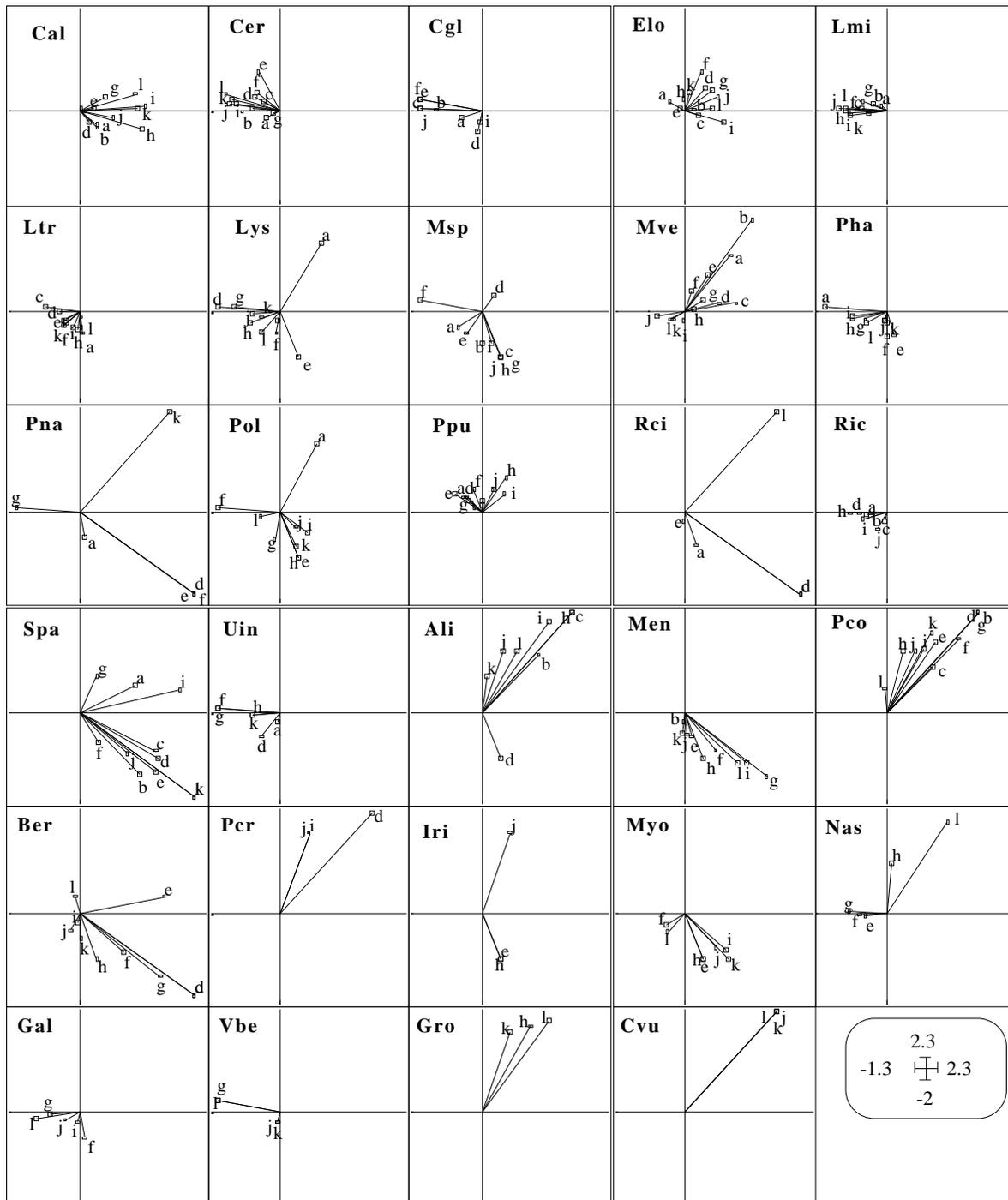


Figure 4.15 : ACOM de la lône de Rossillon. Projection des lignes-espèces de chaque sous-tableau dans le plan factoriel défini par les deux premières variables auxiliaires. La représentation est multifenêtrée par espèce au lieu être multifenêtrée par transect. Les lettres renvoient aux différents transects.

Les années 1989 et 1992 sont particulièrement caractérisées par *Ceratophyllum demersum* (Cer) et *Lemna minor* (Lmi) qui sont plus abondantes dans les transects amont, ainsi que par *Chara globularis* (Cgl) qui s'étend à la fois en amont et en aval. Les espèces identifiées dès 1985 sont toujours présentes et ressortent dans l'analyse plus spécialement sur un ou deux transects, c'est le cas de Lys (transects d et g), Msp (f), Pha (a), Gal (l) et Pol (f).

D'autres espèces, comme *Veronica beccabunga* (Vbe), *Utricularia intermedia* (Uin) et *Riccia fluitans* (Ric), apparues plus tardivement, prennent davantage d'importance dans le peuplement. L'importance des hydrophytes à caractère eutrophe (Cer et Lmi) (Kohler, 1975 ; Cernohous et Husak, 1986 ; Haslam *et al.*, 1986), et le maintien massif des héliophytes (Lys, Pha, Gal, Pol), révèlent l'aboutissement de la lône vers un fort degré d'eutrophisation et d'atterrissement (Bornette *et al.*, 1994b).

La séparation brutale des années 1993 et 1994 par rapport à 1992 s'explique principalement par la présence d'*Alisma plantago aquatica* (Ali), *Potamogeton compressus* (Pco), *Potamogeton crispus* (Pcr), *Groenlandia densa* (Gro), *Chara vulgaris* (Cvu), *Nasturtium officinale* (Nas) et *Myriophyllum verticillatum* (Mve). La plupart de ces espèces montre l'existence d'apports souterrains depuis 1993 (Cvu, Gro, Mve, Pco et Nas). Certaines reflètent des conditions plutôt eutrophes (Pco, Pcr et Nas) (Carbiener *et al.*, 1988), d'autres des conditions plutôt mésotrophes (Gro) (Kohler *et al.*, 1974 ; Ortscheit, 1985 ; Schmider et Ottow, 1985), ou oligo-mésotrophes (Cvu) (Kohler *et al.*, 1974 ; Krause, 1981). Il pourrait sembler contradictoire de trouver simultanément des espèces caractéristiques de conditions très différentes. Ce n'est pas le cas : en 1993, les espèces typiques de milieux eutrophes (Pco, Pcr et Nas) ou mésotrophes (Gro) sont situées en amont ou dans les transects intermédiaires alors qu'en 1994 elles se déplacent nettement en aval. A cette date, les espèces à caractère oligo-mésotrophe (Gro et Cvu) se trouvent en amont.

Enfin, des espèces sont clairement communes à 1981 et 1994. On trouve dans ce cas *Callitriche platycarpa* (Cal), *Ranunculus circinatus* (Rci), *Potamogeton natans* (Pna), *Sparganium emersum* (Spa) et *Berula erecta* (Ber). De plus, *Callitriche platycarpa* est également commune aux années 1985 et 1993. Cette information met en évidence la similarité qui existe entre ces deux années du point de vue de leur peuplement malgré le temps qui les sépare. Tout se passe comme s'il y avait eu en 1992, une inversion de la dynamique temporelle et un retour à un état proche de l'état initial.

- Evolution spatio-temporelle des espèces (figure 4.15) :

Le peuplement de macrophytes de la lône de Rossillon présente des variations spatio-temporelles très caractéristiques. On peut en effet pour un certain nombre d'espèces suivre les déplacements successifs d'un transect à l'autre et même d'une zone à l'autre (par exemple d'amont en aval) au cours du temps. On peut différencier plusieurs modèles d'évolution spatio-temporelle. Deux espèces, *Potamogeton natans* (Pna) et *Ranunculus circinatus* (Rci), évoluent le long de la lône sur l'ensemble de la trajectoire temporelle : on les trouve en aval en 1981, dans un transect intermédiaire en 1989 ou 1992 puis en amont en 1993-1994. De même, *Berula erecta* passe successivement de l'aval vers l'amont entre 1981 et 1987 puis se retrouve en aval en 1994.

A l'inverse, certaines espèces ont une évolution spatiale rapide entre 1993 et 1994. Il s'agit de *Potamogeton compressus* (Pco), *Potamogeton crispus* (Pcr) et *Alisma plantago aquatica* (Ali) qui passent d'amont en aval, ou de *Groenlandia densa* (Gro) qui se déplace vers les transects les plus amont. De même, *Utricularia intermedia* (Uin) passe dans un faible laps de temps de l'aval en 1986, en amont en 1987, avant de revenir dans les transects intermédiaires.

Enfin, *Iris pseudacorus* (Iri), *Nasturtium officinale* (Nas) et *Galium palustre* (Gal) ont une faible évolution spatiale sur une plus longue période. Elles passent de la zone intermédiaire à la zone amont entre 1985 et 1993 pour Iri, entre 1987 et 1994 pour Nas et entre 1985 et 1989 pour Gal.

Conclusion

La structure temporelle de référence mise en évidence montre une évolution relativement continue de 1981 à 1994, interrompue par deux points critiques : une légère déviation en 1986 et surtout une inversion de la trajectoire en 1992 suivie d'une évolution accélérée jusqu'en 1994. Globalement, cette structure temporelle se reproduit de façon relativement stable d'un transect à l'autre même si, comme nous l'avons analysé à l'aide des diverses aides à l'interprétations fournies par l'analyse, aucun des transects ne la reconstitue de façon totalement optimisée.

L'évolution du peuplement de macrophytes entre 1981 et 1992 se traduit par un processus de succession qui est caractérisé par le chevauchement puis le remplacement progressif des espèces les unes par les autres au cours du temps. Pour certaines d'entre elles cette évolution temporelle se superpose à une évolution spatiale dans la lône. Cette succession correspond au passage d'un peuplement caractéristique de milieux oligo-mésotrophes en 1981 et 1985 (*Berula erecta*, *Potamogeton natans*, *Myosotis scorpioides* ou *Mentha aquatica*), à un peuplement à caractère nettement eutrophe en 1989 qui se stabilise jusqu'en 1992 (*Ceratophyllum demersum*, *Lemna minor*, *Lemna trisulca*, *Polygonum hydropiper*, *Myriophyllum spicatum*). L'année 1986 est une année charnière puisqu'elle conserve des espèces caractéristiques des années précédentes (*Berula erecta*, *Mentha aquatica* et *Myosotis scorpioides*) alors que se développent des espèces qui marquent un début d'eutrophisation (*Myriophyllum spicatum*, *Polygonum hydropiper*, *Lemna trisulca*). L'apparition à cette date de *Chara globularis*, indicatrice d'apports souterrains eutrophes, suggère une modification de la qualité et/ou de la quantité de ces apports.

En 1993, après restauration, le peuplement subit de profondes modifications qui se traduisent par une régression des espèces à caractère eutrophe au profit des espèces à caractère oligo-mésotrophe ou mésotrophe dont la majorité indiquent un renouveau des apports souterrains (*Berula erecta*, *Groenlandia densa*, *Chara vulgaris*, *Myriophyllum verticillatum*). Il semble qu'entre 1993 et 1994 le peuplement évolue rapidement comme le montrent particulièrement les espèces *Alisma plantago aquatica* et *Potamogeton compressus*

qui se déplacent d'amont en aval. La présence de ces dernières pourrait suggérer une tendance à l'eutrophisation débutant dans la zone aval.

4.3. Discussion : comparaison de l'évolution temporelle dans les deux lônes en liaison avec les manipulations effectuées

4.3.1. Comparaison des structures temporelles moyennes

L'analyse des deux trajectoires temporelles moyennes (figure 4.4 et 4.11) indique incontestablement que l'évolution du peuplement de macrophytes dans les deux lônes sur dix années suit des modèles différents. La lône de référence (Mortier) évolue selon trois phases successives individualisant quatre stades de maturité différents du peuplement de macrophytes. La lône qui a subi des manipulations du régime des apports souterrains (Rossillon) montre une évolution temporelle relativement continue, marquée cependant par deux phases de changements que l'on peut situer en 1986 et 1992, la deuxième étant nettement plus importante puisqu'elle se caractérise par une inversion radicale du sens de la trajectoire d'évolution temporelle. Ces modifications correspondant aux dates d'intervention sur la lône de Rossillon elle-même (restauration en 1992), ou sur ses conditions hydrodynamiques environnantes (élévation du niveau de la nappe après la construction de l'usine hydroélectrique et de ses aménagements en 1985), il semble donc que l'on puisse dire, comme Bornette *et al.* (1994a) et Henry et Amoros (1996), qu'il y a eu un effet positif de l'augmentation des apports souterrains sur la dynamique de succession dans ce type d'écosystème. Il paraît donc possible, pour répondre à l'hypothèse initiale, de ralentir ou de stopper, voire même d'inverser ces processus de succession dans les anciens chenaux fluviaux grâce à des opérations de manipulation d'écosystèmes.

Cependant, si la différence est très nette entre 1992 et 1993 suite à l'opération de restauration dans la lône de Rossillon alors qu'elle n'est pas perceptible dans la lône du Mortier, il n'en est pas de même en ce qui concerne les années 1986 et 1987 suite à la construction de l'usine hydroélectrique et du seuil sur le Rhône court-circuité. On observe en effet pour l'écosystème témoin qu'à l'intérieur de la période 1985-86-87, qui se distingue de l'année 1989, les années 1986 et 1987 sont groupées et se détachent de 1985. Dans la lône manipulée, de tels changements ne se produisent vraisemblablement pas entre ces quatre années, on observe plutôt une évolution progressive. Il semble alors plus difficile de conclure sur les effets des apports souterrains censés avoir lieu dans la lône de Rossillon en lien avec la construction de l'usine hydroélectrique.

L'analyse de la variabilité spatiale à l'intérieur de la lône d'une part, et l'étude des modifications spatio-temporelles du peuplement dans chacune des lônes d'autre part, devraient apporter quelques précisions et éclaircissements sur le rôle des apports souterrains dans la dynamique de succession dans les lônes.

4.3.2. Variabilité spatiale des structures temporelles moyennes

Les structures temporelles moyennes identifiées par l'ACOM pour chacune des lônes sont valables à l'échelle de la lône. L'étude des relations entre la structure temporelle moyenne et celle donnée par chacun des transects a montré que globalement, dans chacune des lônes, les transects reproduisent correctement l'évolution temporelle moyenne. Ainsi, on peut dire que "l'image virtuelle" représentant l'évolution temporelle à l'échelle de la lône et qui a servi de base pour comparer la dynamique temporelle de chacun des écosystèmes, correspond de façon assez réaliste à la résultante (synthèse) des variations temporelles enregistrées dans chacun des transects. Nous vérifions donc que l'image temporelle synthétique créée par l'analyse est assez proche de l'évolution temporelle réelle ayant lieu dans chacune des lônes.

De façon plus précise, on peut identifier dans la lône du Mortier les transects qui rendent le mieux compte (a, b, d, g, h, k, l, o, p et q), ou à l'inverse qui s'écartent le plus (i, j, m), de la structure moyenne identifiée. Pour la lône de Rossillon il y a plus d'homogénéité entre les transects même si aucun d'eux ne reproduit de façon optimale la structure moyenne. Pour le Mortier, les années 1989 et 1981 sont celles qui varient le plus fréquemment et le plus intensément d'un transect à l'autre par rapport à la structure temporelle de référence (figure 4.7), alors que dans Rossillon, c'est la position des années 1993 et 1981 qui varie le plus (figure 4.14). Néanmoins, ces différences observées de façon ponctuelle ne contredisent pas la structure de référence.

4.3.3. Interprétation écologique des structures temporelles

4.3.3.1. Valeur de l'écosystème de référence au début de l'expérience

D'abord on peut s'interroger sur la similarité des deux écosystèmes en 1981. En effet, la lône de Rossillon possède un peuplement plutôt caractéristique de milieux oligo-mésotrophes comme l'indique la présence de *Berula erecta* et *Sparganium emersum*, alors que la lône du Mortier semble se trouver dans un stade de succession plus avancé, caractérisé par des espèces de milieux plutôt méso-eutrophes comme *Ceratophyllum demersum*, *Ranunculus circinatus* ou *Potamogeton pectinatus*. Cependant, les deux lônes ont en commun un fort potentiel d'apports souterrains révélé par la présence de *Myriophyllum verticillatum* dans le Mortier et *Berula erecta* ou *Mentha aquatica* dans Rossillon, ou encore par *Elodea canadensis* et *Callitriche platycarpa*, deux espèces communes aux deux lônes présentes dans tous les transects à toutes les dates et représentant une part importante du peuplement.

4.3.3.2. Etude des effets de l'augmentation des apports souterrains par la construction d'une usine hydroélectrique

La succession dans Rossillon entre 1981 et 1987 est régulière et se traduit par un remplacement progressif des espèces les unes par les autres, alors que les changements sont

plus brutaux dans la lône du Mortier, surtout entre 1981 et 1985. La succession dans les deux lônes correspond à une évolution vers l'eutrophisation et l'atterrissement comme l'indique l'importance croissante dans le peuplement des hélrophytes ou des hydrophytes caractéristiques de milieux mésotrophes à eutrophes (*Ceratophyllum demersum*, *Lemna minor*, *Lemna trisulca*, *Potamogeton pusillus* ou *Myriophyllum spicatum*). Pour tester les effets de la construction de l'usine hydroélectrique et l'élévation de la nappe dans le secteur, on doit s'intéresser plus particulièrement à la présence d'espèces indicatrices d'apports souterrains après 1985. On peut constater que dans les deux lônes apparaissent ou se développent des espèces indicatrices d'apports souterrains comme *Chara globularis* dans la lône de Rossillon, et *Hottonia palustris* (et dans une moindre mesure *Berula erecta* et *Mentha aquatica* dans la zone intermédiaire) dans le Mortier. Comme ces taxons indicateurs sont identifiés dans les deux lônes, on aurait plutôt tendance à conclure à une absence d'effet des manipulations de la nappe consécutif à la construction de l'usine. Néanmoins, si l'on revient aux deux trajectoires d'évolution temporelle moyenne (figures 4.4 et 4.11), on s'aperçoit qu'on peut tout de même parler d'un ralentissement du processus de succession entre 1981 et 1987 dans la lône de Rossillon par rapport au fort écart observé entre 1981 et les années suivantes dans la lône du Mortier. Ainsi, même si l'augmentation des apports souterrains dans la lône de Rossillon semble avoir ralenti la vitesse de succession dans cette lône, l'impact d'une telle manipulation reste relativement difficile à différencier de l'évolution naturelle. On peut expliquer cet écart avec les résultats attendus de plusieurs manières :

- comme Bornette *et al.* (1994a), on peut penser que les effets de l'intervention ont été masqués par des événements imprévus suite à la construction de l'usine hydroélectrique, comme l'ampleur de l'augmentation de la nappe et l'effet du canal de drainage construit par la suite dans la zone manipulée provoquant une baisse incontrôlée de la nappe ;
- il est possible également que les arrivées souterraines n'aient pas eu la qualité escomptée : en effet, l'espèce mettant le plus en évidence ces apports souterrains dans Rossillon (*Chara globularis*) est plutôt indicatrice de conditions mésotrophes. On peut alors poser la question de l'origine des arrivées souterraines qui ont été favorisées par la construction de l'usine hydroélectrique ;
- il se peut aussi que la lône de référence ait subi des modifications imprévues. Par exemple l'évolution très rapide entre 1981 et 1985 peut s'expliquer par des remontées accidentelles nettement eutrophes en provenance de la rivière Gland, consécutives à l'augmentation des niveaux du Rhône ;
- enfin, on peut aussi penser que la différence entre les deux lônes en 1981 a pu également introduire un certain biais dans l'expérience. Malheureusement il est impossible de trouver deux écosystèmes totalement identiques dans une région donnée.

4.3.3.3. Etude des effets de la restauration de la lône de Rossillon par décapage des sédiments

A partir de 1987, le processus d'eutrophisation se poursuit dans les deux lônes jusqu'en 1989. Mais ce processus est moins rapide dans Rossillon qui se stabilise entre 1989 et 1992 dans un stade de succession très avancé représenté par un peuplement composé principalement d'hydrophytes de milieux à caractère eutrophe (*Ceratophyllum demersum* et *Lemna minor*) et par la prépondérance des hélophytes. Il se poursuit davantage dans le Mortier avant de se stabiliser en 1993 et 1994 avec des caractéristiques similaires de peuplement (hélophytes et hydrophytes de milieu à caractère eutrophe), même si les espèces sont différentes. L'étude du peuplement confirme donc la similarité entre l'écosystème témoin et l'écosystème restauré avant la restauration (1992), et surtout la très nette différence d'évolution temporelle entre les deux lônes après l'intervention. En effet, le changement de trajectoire constaté dans la lône restaurée se traduit par l'apparition de nombreuses espèces reflétant le rétablissement du régime des apports souterrains et le retour à des conditions plutôt oligo-mésotrophes, alors que ce phénomène est quasiment inexistant dans la lône du Mortier (on a noté cependant la présence de *Berula erecta* et de *Mentha aquatica* de façon très ponctuelle et localisée). On peut ainsi conclure qu'il s'est effectivement produit un arrêt puis une inversion du processus de succession (succession régressive) dans la lône de Rossillon par rapport à la lône du Mortier, qui semble bien due au rétablissement des apports souterrains grâce au décapage des sédiments fins riches en matière organique et en nutriments lors de la restauration. Les résultats de cette opération de génie écologique semblent donc effectivement confirmer les hypothèses émises par Henry et Amoros (1995) avant la restauration.

4.4. Conclusion

Nous concluons sur l'intérêt de l'utilisation des méthodes multitableaux, en l'occurrence l'Analyse de Co-Inertie Multiple, pour l'analyse des données traitées ici.

L'apport de l'ACOM par rapport à une analyse simple ou à une analyse de type inter-, intra-classe est évident. En effet, comme l'aurait fait l'analyse intra-transect, l'ACOM a permis d'identifier les deux trajectoires temporelles moyennes faisant ressortir l'essentiel de l'information commune à l'ensemble des points de prélèvements dans chaque lône. Mais elle a permis en plus une étude précise de la variabilité de ces trajectoires moyennes à l'intérieur de chaque lône, et de la signification écologique de ces évolutions par l'examen des variations spatio-temporelles des espèces végétales. L'ACOM a ainsi mis en lumière la particularité de ces données en montrant qu'à une relative stabilité spatiale de la structure temporelle correspond pour chaque lône des variations spatio-temporelles importantes du peuplement de macrophytes correspondant au processus de succession écologique. Dans le cas de la lône de référence, cette structure temporelle est cependant plus variable d'un transect à l'autre. A la

structure temporelle séparant des périodes, correspond une distribution spatiale du peuplement par groupe de transects. Toutefois, cette distribution spatiale n'est pas ordonnée au cours du temps : seules quelques espèces se déplacent d'amont en aval ou inversement. Dans la lône restaurée, la structure temporelle est plus homogène d'un transect à l'autre. La distribution spatiale du peuplement suit davantage un gradient qui correspond à l'évolution chronologique. Ainsi, on a pu suivre pour de nombreuses espèces leur déplacement le long de la lône en fonction du temps.

L'ACOM nous a ensuite permis de conclure sur les effets des deux manipulations d'écosystème par comparaison des états avant et après intervention dans la lône manipulée et surtout en comparant les deux trajectoires temporelles pour déterminer si les modifications observées dans la lône manipulée sont différentes des fluctuations spatio-temporelles du peuplement, censées être non perturbées, observées dans la lône de référence. Il est ainsi apparu que les deux expériences sont globalement concluantes, même si les résultats de la restauration sont beaucoup plus tranchés que les manipulations du niveau de la nappe permises par la construction de l'usine hydroélectrique, tant du point de vue de la différence avant-après intervention, que des différences entre trajectoire de référence et trajectoire expérimentale, que du point de vue de l'interprétation par le peuplement de macrophytes. A ce propos, on peut également souligner l'intérêt du regroupement des dates (données de Bornette *et al.*, 1994a et de Henry et Amoros, 1996) effectué dans le cadre de ce travail, car il a permis de comparer l'efficacité respective des deux opérations. En revanche, ce regroupement des deux expériences est peut être aussi une autre explication de l'effacement des effets de la construction de l'usine hydroélectrique en 1985 constatés par Bornette *et al.* (1994a) devant l'efficacité de la restauration effectuée entre 1992 et 1993.

D'un point de vue méthodologique, on peut faire quelques remarques concernant l'étude de la variabilité spatiale de la trajectoire temporelle moyenne permise grâce aux diverses aides à l'interprétation, graphiques et numériques, proposées par l'ACOM. En effet, le principe de l'ACOM consiste à trouver k systèmes d'axes de co-inertie qui maximisent chacun la covariance des coordonnées des projections des colonnes-dates avec un système d'axes de référence qui sont les variables auxiliaires (cf. chapitre 2). Pour maximiser la covariance l'ACOM doit maximiser, d'une part la variance (qui dépend de l'inertie initiale de chaque tableau) donc l'inertie projetée, et d'autre part la corrélation (Chessel et Hanafi, 1997a). L'optimum est obtenu quand la variance et la corrélation sont simultanément maximisées. Cependant, dans certains cas, les rôles respectifs de l'inertie et de la corrélation dans l'analyse ne sont pas forcément équilibrés (Chessel et Hanafi, 1997b) et les deux paramètres ne sont pas simultanément maximisés. C'est justement ce que nous avons noté lors de l'étude de la lône de Rossillon (cf. 4.2.2.2.) pour la majorité des transects. De plus, nous avons noté au préalable que les histogrammes des valeurs propres des analyses séparées n'étaient pas très bien structurés. Cette remarque confirme le fait que l'ACOM ne

fonctionnera de façon optimale que si les analyses séparées sont de bonne qualité (Chessel et Hanafi, 1997b). Dans tous les cas, un examen attentif des différents paramètres numériques rentrant en compte dans l'analyse (inertie, corrélation et covariance), ainsi que des diverses représentations graphiques, est nécessaire pour une bonne interprétation des résultats.

En résumé, nous avons montré dans cette partie que l'ACOM a permis, à partir de la construction de la meilleure image possible de la structure temporelle moyenne d'un écosystème sur l'ensemble des transects étudiés, de comparer la dynamique de succession dans deux lînes en mettant en évidence la variabilité à la fois spatiale et temporelle du peuplement de macrophytes aquatiques dans les anciens bras du Rhône.

Chapitre 5. Instabilité spatiale de la structure temporelle des rendements d'une pêcherie démersale au Vanuatu (Océanie)

5.1. Présentation générale

5.1.1. Contexte de l'étude

5.1.1.1. Origine des données

Les données analysées ici ont été collectées dans le cadre d'un programme de recherche mené par l'IRD au Vanuatu, archipel situé au Nord de la Nouvelle-Calédonie (figure 5.1), depuis 1981 et intitulé "Pêche artisanale et de subsistance à Vanuatu" (Grandperrin, 1982). Elles ont été fournies par Espérance Cillaurren (IRD-HEA) qui travaille sur la pêche commerciale des poissons de profondeur dans cet archipel (Cillaurren *et al.*, sous-presse). Elle utilise dans ce contexte l'ensemble de la base de statistiques de pêche issue de ce programme et constituée de 1982 à 1991 à partir d'enquêtes journalières portant sur les sorties de pêche.

5.1.1.2. Problématique

Un des volets principaux du programme de recherche concerne l'étude de la pêche des poissons de profondeur qui vivent sur les pentes externes du récif. D'un point de vue appliqué, les objectifs recherchés sont d'évaluer les meilleures zones de pêche, d'estimer les périodes de l'année privilégiées pour la capture du poisson et de fixer un quota annuel de captures qui n'affecte pas le renouvellement du stock et qui permette ainsi à l'exploitation de perdurer. Au delà de cette recherche finalisée, il s'agit aussi de s'interroger sur le rôle structurant de l'espace dans les dynamiques respectives de l'exploitation et de la ressource. Le pays est en effet caractérisé par l'éclatement de son espace (figure 5.1), résultat d'une activité sismique intense. Des îles ou groupes d'îles apparaissent ainsi, séparés par des chenaux dont la profondeur est supérieure à 1000 m et qui sont autant de barrières à la migration des espèces démersales étudiées. L'analyse de l'historique des activités de pêche artisanale en examinant la répartition spatiale et l'évolution dans le temps de l'effort de pêche et des rendements, complétées par des mesures de taille des poissons, devraient permettre de mieux connaître la dynamique des populations, d'évaluer leur taux de renouvellement et leur aptitude à supporter une pression de pêche.

5.1.2. Objectifs

Dans ce contexte, l'objectif de ce chapitre est d'étudier l'évolution temporelle des rendements de pêche par espèce observés à l'échelle de l'archipel et à celle d'une seule île.

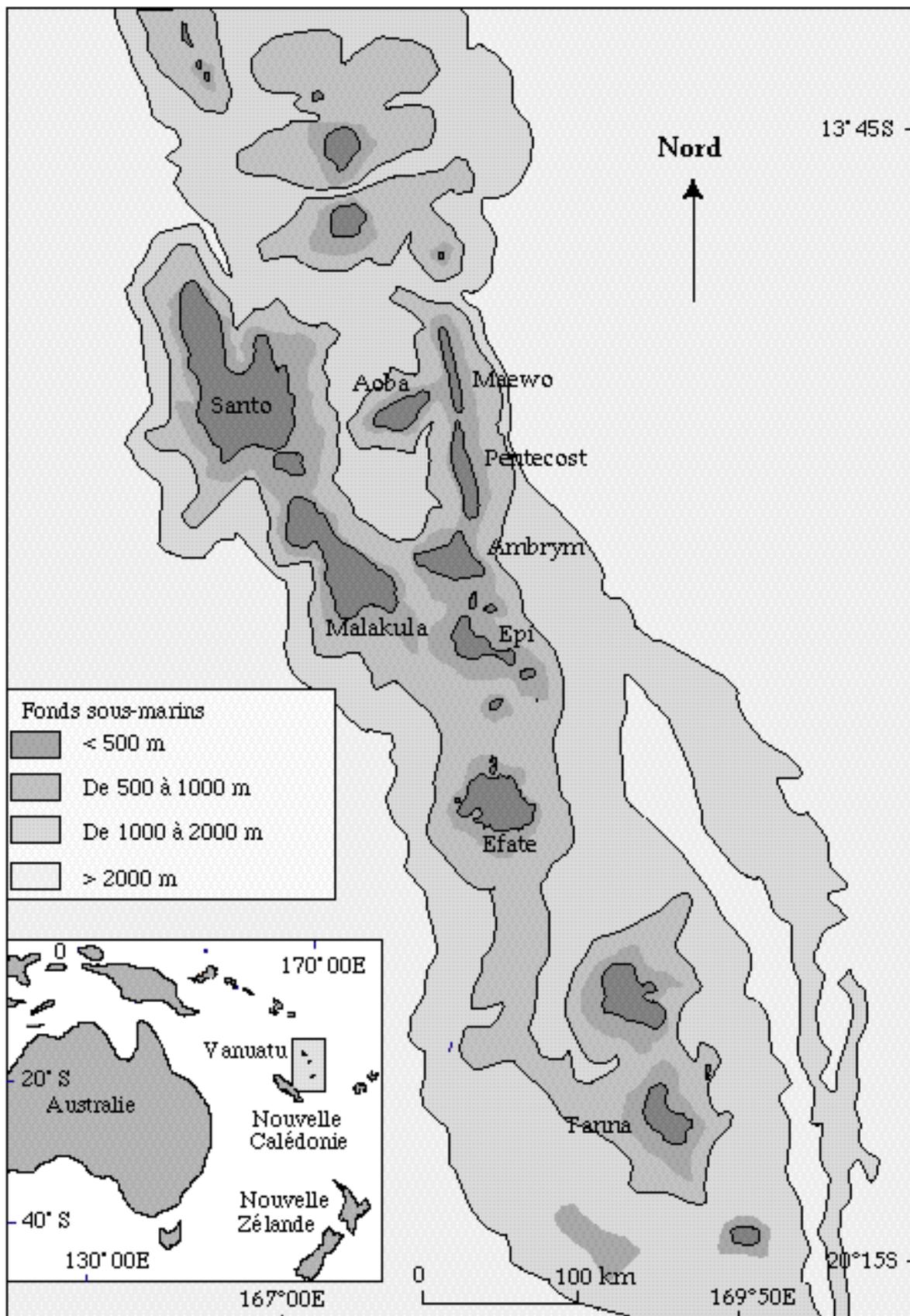


Figure 5.1 : L'archipel du Vanuatu. Situation géographique et profil bathymétrique. Localisation des différentes îles étudiées : Santo (sa), Aoba (ao), Maewo (ma), Pentecost (pe), Ambrym (am), Malekula (ml), Epi (ep), Efate (ef), Tanna (ta).

Nous chercherons ainsi à répondre aux questions suivantes :

- à l'échelle de l'archipel, existe-t-il une structure temporelle commune à l'ensemble des îles ? Cette structure est-elle identique d'une île à l'autre ?
- A l'échelle de l'île, peut-on identifier une structure temporelle commune à toutes les zones de pêches se trouvant sur cette île ? Cette structure se retrouve-t-elle d'une zone à l'autre ?

5.1.3. Présentation des données traitées dans le cadre de la présente étude

Les espèces démersales de l'archipel vivent au-dessus des pentes récifales externes, à des profondeurs variant entre 50 et 500 m. La pêche se pratique de manière très uniforme par des petites embarcations (5 à 8 m) équipées de moulinets à main sur lesquels sont montées des lignes. Exprimés en Capture Par Unité d'Effort (C.P.U.E.) en kg par jour-ligne, les rendements de pêche sont des indices d'abondance de la ressource à un moment et sur un lieu donné.

Onze espèces constituent l'essentiel des prises (Brouard et Grandperrin, 1984). Deux familles principales sont représentées : les *Lutjanidae*, avec le genre *Etelis* et le genre *Pristipomoides* et deux espèces isolées, et les *Serranidae*, avec le genre *Epinephelus*. Des études antérieures (Cillaurren *et al.*, 1998) ont montré la forte structuration de ces espèces selon la profondeur : *E. carbunculus*, *E. coruscans*, *E. radiosus* se trouvent essentiellement dans les couches profondes (inférieures à 300 m), *E. magniscuttis*, *E. morrhua*, *E. septemfasciatus* plutôt dans les couches intermédiaires (entre 200 et 300 m) et *P. filamentosus*, *P. flavipinnis*, *P. multidentis*, *L. malabaricus*, *A. rutilans* dans les couches de surface (au dessus de 200 m).

Pour l'étude à l'échelle de l'archipel, 9 îles ont été considérées (figure 1) et 22 zones ont été définies correspondant aux secteurs Est, Sud, Ouest ou Nord de ces différentes îles. Certaines îles ou zones, très rarement ou pas du tout fréquentées, ne sont pas représentées. Parmi les différentes îles, Santo est celle où la pêche est la plus développée. Aussi, elle a été choisie pour l'étude de l'évolution temporelle de la ressource à l'échelle d'une île. Huit zones ont été définies (figure 5.2) : Nord, Nord-Est, Est-Nord, Est, Est-Sud, Sud-Est, Sud, Sud-Ouest. Le reste de la partie Ouest de l'île n'étant pas du tout exploité n'est pas représenté.

Pour un certain nombre des 22 zones définies sur l'ensemble de l'archipel, l'activité de pêche n'a commencé vraiment qu'en 1983 et/ou a été très limitée en 1991. L'analyse portera donc sur la période de 1983 à 1990. De même sur Santo, l'exploitation a débuté en 1983. Par contre, elle s'est prolongée jusque en 1991.

A partir de la base de statistique de pêche, nous avons pu examiner les données mensuelles pour la période étudiée. Sur l'ensemble de l'archipel, aucune variation de la CPUE selon les mois ne s'est révélée significative (quelque soit l'espèce étudiée, $p > 0.1$, $n = 861$). Aussi, nous avons regroupé les données pour calculer une CPUE pour chaque zone, chaque espèce et chaque année.

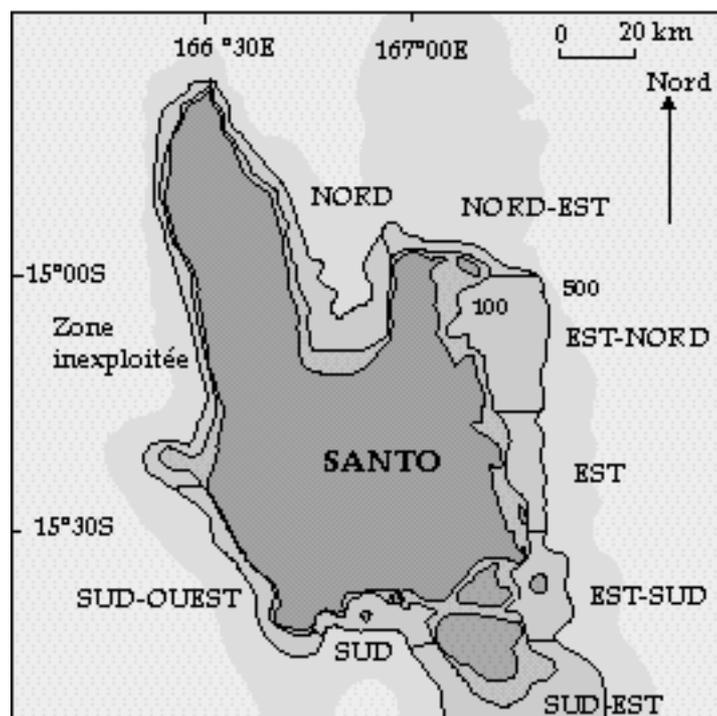


Figure : 5.2 : L'île de Santo. Localisation des différentes zones étudiées : Nord (N), Nord-Est (NE), Est-Nord (EN), Est (E), Est-Sud (ES), Sud-Est (SE), Sud (S), Sud-Ouest (SO).

5.1.4. Méthodes d'analyse

Les données de CPUE sont au préalable transformées en logarithme afin d'homogénéiser les valeurs.

Des ACP sont d'abord effectuées sur l'ensemble des données pour donner un premier aperçu de la typologie des relevés (années-zones) sur la base de leur abondance faunistique, vue ici à travers les rendements. Nous justifions le choix de l'ACP par le fait qu'il s'agit de données quantitatives récoltées dans des conditions très semblables (même type d'embarcation et d'engin de pêche) et qui sont de plus standardisées par le calcul de CPUE.

Les pourcentages de variabilités inter-classes (île, zone et année) sont ensuite calculées et des tests de permutations (Manly, 1991) permettent de valider la significativité de ces variabilités.

La méthode multitableaux STATIS est enfin utilisée pour identifier une structure temporelle commune aux différentes zones définies au niveau de l'archipel ou à celui de l'île de Santo et étudier la stabilité spatiale.

5.2. Etude de la structure temporelle de la pêcherie à l'échelle de l'archipel

5.2.1. ACP du tableau global

Le tableau de données analysé contient les CPUE annuelles de chacune des 11 espèces dans les 22 zones de 1983 à 1990. La figure 5.3 représente le contenu de ce tableau.

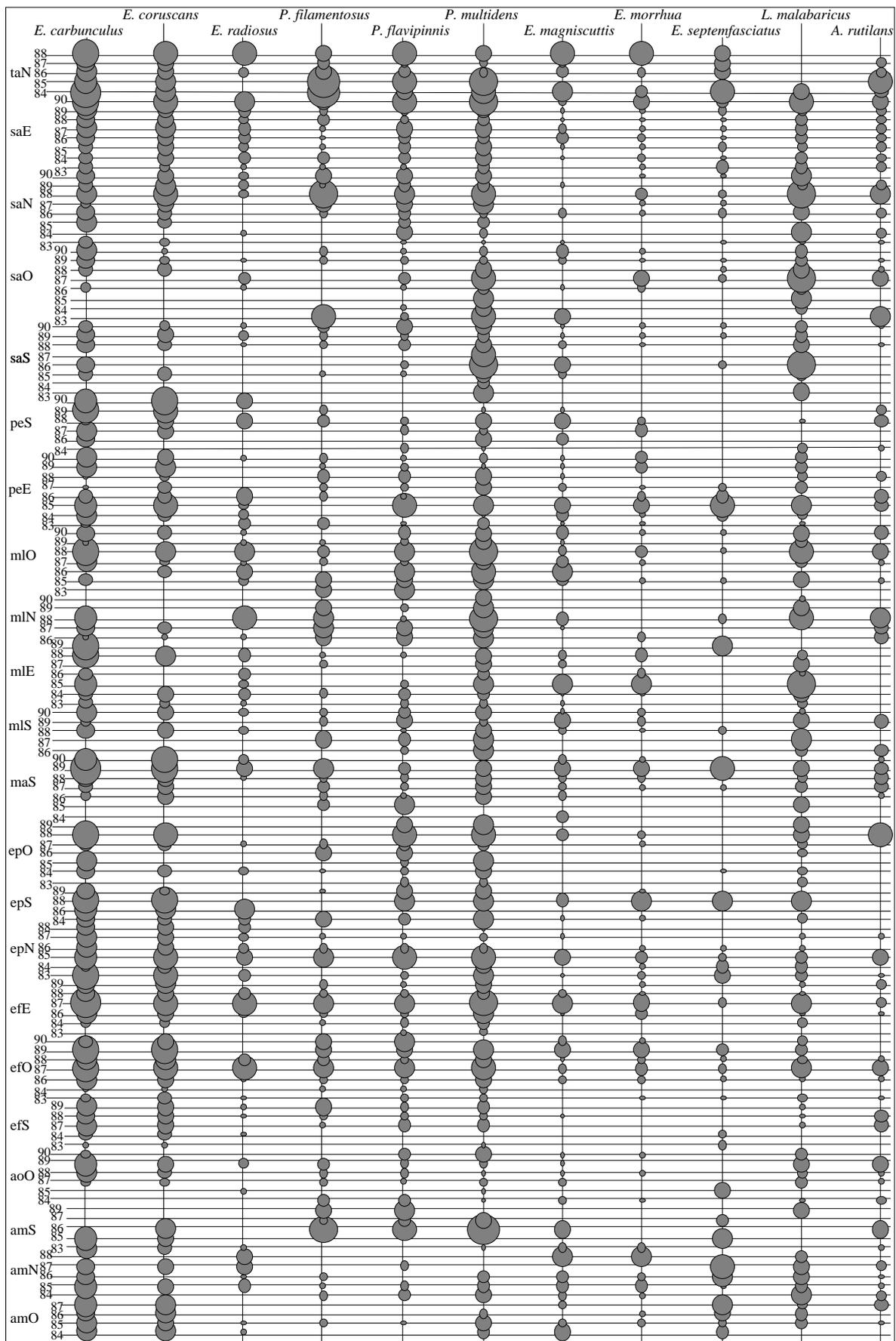


Figure 5.3 : Représentation du tableau des CPUE 137 lignes zones-années, 11 colonnes espèces (transformées $\log(x+1)$). La superficie des cercles est proportionnelle à la valeur de la CPUE.

On observe que les espèces *E. carbunculus*, *E. coruscans* et *P. multidens* ont les plus fortes CPUE. Certaines espèces ne sont pas ou peu pêchées dans certaines zones, comme par exemple *E. septemfasciatus* à Pentecost–Sud (peS), *E. morrhua* à Efate–Sud (efS) ou *L. malabaricus* à Tanna (ta). Dans une même zone, une même espèce n’est pas non plus pêchée toutes les années, par exemple, à Epi-Ouest (epO) *E. carbunculus* n’est pas pêchée en 1983, 1986 et 1989 alors qu’elle l’est les autres années.

Les résultats issus de l’ACP centrée par espèces de ce tableau global (137 lignes zones-années et 11 colonnes espèces) se trouvent sur les figures 5.4 et 5.5. Les 2 premiers axes représentant 63 % de l’inertie totale (figure 5.4A) ont été retenus pour l’interprétation. Le plan factoriel des espèces est caractéristique d’un effet taille le long de l’axe 1 (espèces situées du côté positif de l’axe), c’est-à-dire que toutes les espèces sont pêchées en fort ou faible rendement dans les mêmes zones les mêmes années. *E. Carbunculus* (Car), *E. coruscans* (Cor) ainsi que *P. multidens* (Mul), *P. filamentosus* (Fil) et *P. flavipinnis* (Fla) sont les espèces les plus abondantes. Le long de l’axe 2, les espèces s’ordonnent selon un gradient de profondeur avec les espèces de surface du côté positif de l’axe (*P. multidens*, *P. filamentosus*, *P. Malabaricus*, *P. flavipinnis*, *A. rutilans*), celles de profondeur du côté négatif (essentiellement *E. carbunculus* et *E. coruscans*), et les espèces intermédiaires entre les deux groupes précédents (*E. septemfasciatus*, *E. morrhua*, *E. magniscuttis*). *E. radiosus*, bien que fréquentant les couches profondes se trouve avec ce dernier groupe car il est capturé avec un plus faible rendement que *E. carbunculus* et *E. coruscans*.

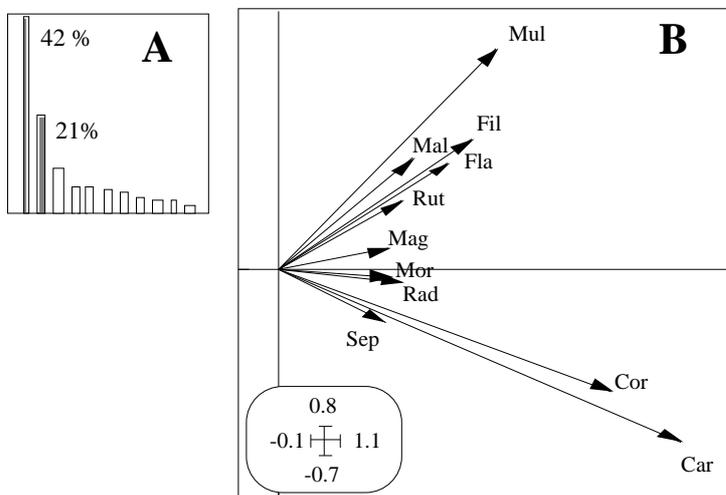


Figure 5.4 : Analyse à l’échelle de l’archipel. ACP centrée du tableau des CPUE.

A - Histogramme des valeurs propres.

B - Plan factoriel 1-2 des espèces.

Car : *E. Carbunculus*, Cor : *E. coruscans*, Rad : *E. radiosus*, Fil : *P. filamentosus*, Fla : *P. flavipinnis*, Mul : *P. multidens*, Mag : *E. magniscuttis*, Mor : *E. morrhua*, Sep : *E. septemfasciatus*, Mal : *P. Malabaricus*, Rut : *A. rutilans*.

Le plan factoriel des lignes zones-années se trouve sur la figure 5.5. Pour une meilleure visibilité nous avons effectué une représentation multifenêtrée par zone, ce qui nous permet de plus d’analyser l’évolution temporelle de la pêcherie pour chaque zone.

Selon l’axe 1, on examine l’évolution des valeurs des CPUE. De façon générale, de faibles rendements sont observés en début d’exploitation. Puis, différents types d’évolution temporelle des CPUE se distinguent. Dans certaines zones, les rendements restent faibles (Ambrym-Ouest, Ambrym-Nord, Aoba-ouest, Efate-Sud, Malekula-Sud, Santo-Sud, Santo-

Ouest). Pour d'autres, l'évolution annuelle des CPUE montre une ou des augmentations ponctuelles puis une régression des rendements (Ambrym-Sud, Efate-Ouest, Efate-Est, Epi-Sud, Epi-Ouest, Maewo-Sud, Malekula-Est, Malekula-Nord, Malekula-Ouest, Pentecost-Est, Santo-Nord). Pour Pentecost-Sud et Santo-Est, les CPUE apparaissent plus importantes en fin d'exploitation.

A Tanna-Nord et à Epi-Nord les rendements sont forts en début d'exploitation et diminuent par la suite puis semblent réaugmenter sur Tanna-Nord.

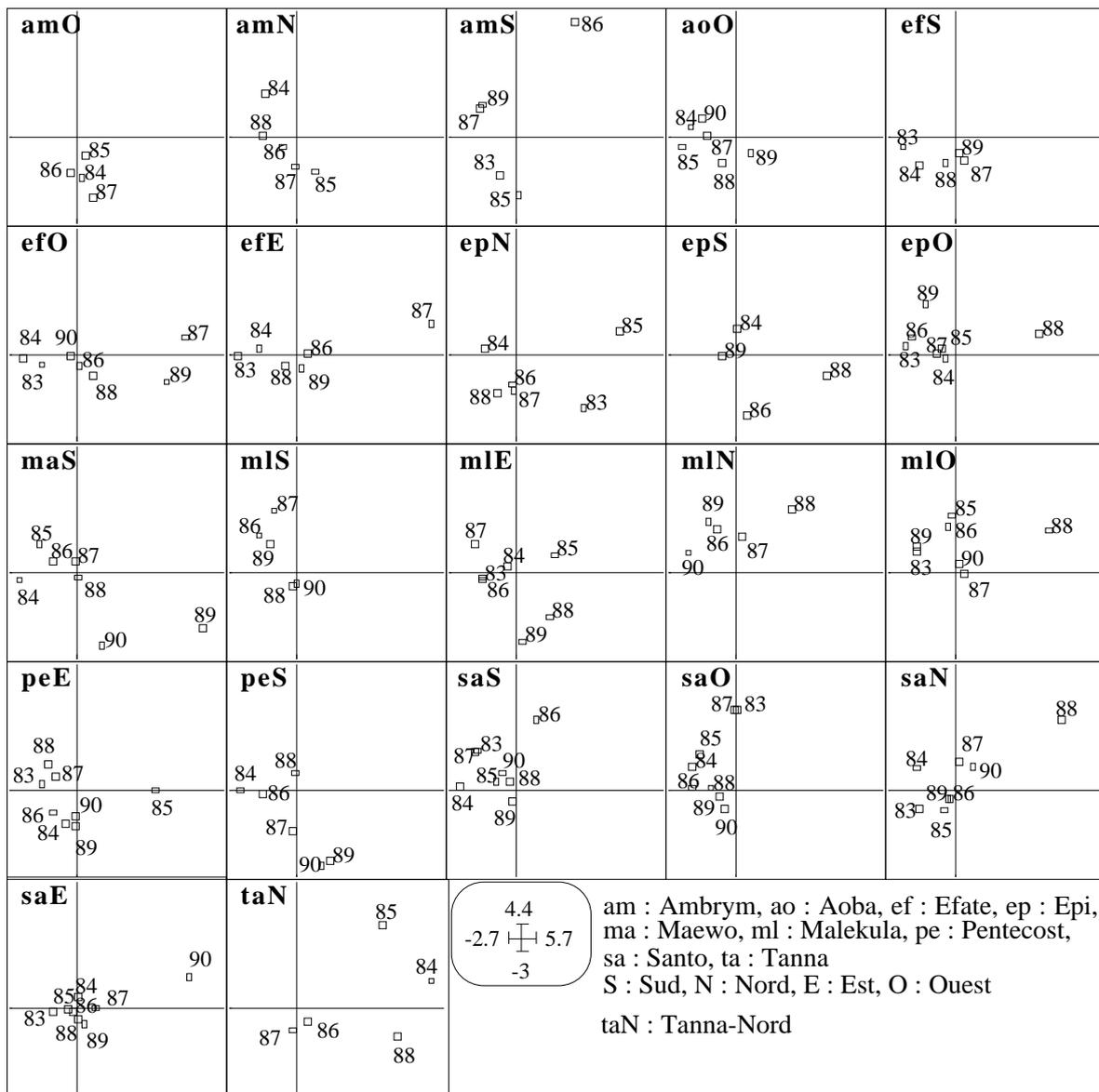


Figure 5.5 : Analyse à l'échelle de l'archipel. ACP centrée du tableau global des CPUE. Plan factoriel 1-2 des lignes. Représentation multifenêtrée par zone.

Les positions selon l'axe 2 nous renseignent sur la composition spécifique des CPUE. Celle-ci évolue selon les îles et/ou selon les zones vers une prédominance soit des espèces de profondeur (par exemple, Pentecost-Sud), soit des espèces fréquentant la couche superficielle

	amO	amN	amS	aoO	efS	efO	efE	epN	epS	epO	maS	mlS	mlE	mlN	mlO	peE	peS	saS	saO	saN	saE	taN
amO	1																					
amN	0.56	1																				
amS	0.27	0.24	1																			
aoO	0.26	0.37	0.22	1																		
efS	0.16	0.34	0.25	0.72	1																	
efO	0.11	0.21	0.29	0.57	0.75	1																
efE	0.12	0.13	0.29	0.48	0.62	0.90	1															
epN	0.15	0.26	0.54	0.53	0.76	0.87	0.82	1														
epS	0.18	0.24	0.24	0.31	0.32	0.52	0.42	0.46	1													
epO	0.16	0.24	0.25	0.58	0.77	0.66	0.60	0.72	0.49	1												
maS	0.26	0.41	0.24	0.61	0.62	0.78	0.66	0.67	0.59	0.54	1											
mlS	0.23	0.50	0.28	0.24	0.29	0.24	0.14	0.27	0.22	0.21	0.47	1										
mlE	0.33	0.47	0.29	0.49	0.37	0.42	0.48	0.42	0.39	0.41	0.55	0.47	1									
mlN	0.10	0.07	0.15	0.47	0.36	0.58	0.61	0.47	0.14	0.36	0.39	0.09	0.36	1								
mlO	0.18	0.22	0.31	0.67	0.60	0.77	0.77	0.69	0.45	0.70	0.62	0.17	0.52	0.65	1							
peE	0.22	0.28	0.30	0.37	0.45	0.62	0.56	0.62	0.85	0.70	0.66	0.22	0.45	0.24	0.58	1						
peS	0.24	0.50	0.32	0.59	0.57	0.49	0.32	0.47	0.40	0.36	0.70	0.59	0.46	0.15	0.39	0.37	1					
saS	0.18	0.15	0.20	0.35	0.23	0.36	0.45	0.34	0.41	0.39	0.33	0.23	0.52	0.44	0.50	0.45	0.25	1				
saO	0.21	0.19	0.57	0.21	0.15	0.19	0.20	0.35	0.28	0.21	0.19	0.30	0.39	0.29	0.30	0.27	0.31	0.40	1			
saN	0.13	0.15	0.50	0.41	0.55	0.73	0.65	0.69	0.37	0.47	0.45	0.22	0.31	0.50	0.60	0.40	0.24	0.36	0.41	1		
saE	0.10	0.15	0.33	0.46	0.65	0.90	0.88	0.85	0.51	0.69	0.60	0.12	0.38	0.55	0.82	0.65	0.30	0.40	0.26	0.78	1	
taN	0.15	0.34	0.47	0.29	0.47	0.55	0.59	0.63	0.38	0.38	0.47	0.21	0.35	0.39	0.46	0.42	0.18	0.30	0.38	0.61	0.56	1

Tableau 5.1 : Matrice des corrélations vectorielles inter-zones (cf. codes des zones figure 5.5).

Les valeurs de ces coefficients sont assez hétérogènes. Ainsi, toutes les zones de l'île d'Ambrym (am) sont mal corrélées avec les autres zones (RV variant entre 0.1 et 0.57). Il en est de même pour les zones Sud et Ouest de l'île de Santo (sa) pour lesquelles les RV sont compris entre 0.15 et 0.5 ou pour les zones Sud, Est et Nord de Malekula (ml). Au contraire, certaines zones sont bien corrélées avec d'autres. Ainsi, les zones d'Efate (ef) Sud, Ouest et Est sont bien corrélées entre elles et avec les zones Nord et Ouest d'Epi (ep) (RV compris entre 0.60 et 0.9) mais pas avec la zone Sud de cette île bien qu'elle soit la plus proche d'Efate (figure 5.1). La zone Ouest de Malekula est mieux corrélée que les autres zones de cette île avec les autres zones de l'archipel, par exemple avec Pentecost-Sud (peS, RV = 0.70) ou Epi-Ouest (epO), RV = 0.70).

Ces valeurs de RV montrent qu'à l'échelle de l'archipel la plupart des zones, et même des zones appartenant à une même île, sont différentes entre elles du point de vue de la structure faunistique de la pêcherie (vue ici à travers les covariances entre les CPUE annuelles de chaque espèce). Il semble également que, comme des zones géographiquement voisines peuvent ne pas être semblables, des zones éloignées sur l'archipel peuvent au contraire l'être.

La diagonalisation de cette matrice des corrélations fournit des axes principaux dont le premier, prépondérant, représente 47 % de l'inertie (figure 5.8A). La représentation des vecteurs propres de la matrice des RV fournit une image de la ressemblance entre les 22 tableaux-zones mesurées par les RV (figure 5.8B). Selon l'axe 2, un certain nombre de zones se distinguent nettement d'un groupe apparaissant plus homogène. Il s'agit de zones pour lesquelles nous avons déjà noté de faibles valeurs de coefficients RV : Ouest, Nord et Sud de l'île d'Ambrym (am), Sud et Est de Malekula (ml), Santo-Ouest, Pentecost-Sud (peS).

Les projections sur le premier axe donnent à un coefficient près les composantes du premier vecteur propre. Ces dernières fournissent les coefficients de pondération affectés à chacun des tableaux-zones (ou plus exactement à chacune des matrices de covariances entre

espèces) dans le calcul du compromis. C'est pourquoi il est important que la première valeur propre soit prépondérante pour être suffisamment représentative. Les valeurs de ces composantes sont assez irrégulières selon les zones, révélant une participation inégale des tableaux-zones à la structure compromis.

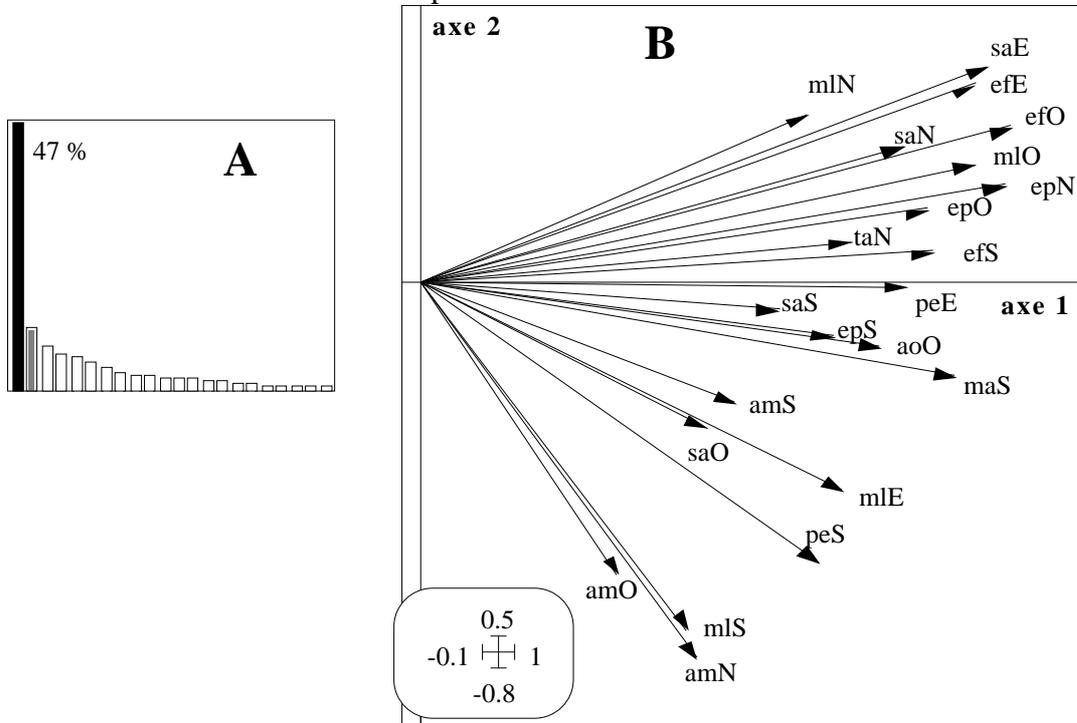


Figure 5.8 : Analyse à l'échelle de l'archipel. Interstructure de STATIS effectuée sur les 22 tableaux-zones. A – Histogramme des valeurs propres issues de la diagonalisation de la matrice des corrélations vectorielles. B – Projection des 22 tableaux-zones sur les axes 1 et 2 de l'interstructure (cf. codes des zones figure 5.5).

Analyse du compromis

La matrice compromis est ensuite diagonalisée. A partir du diagramme des valeurs propres, on retient 2 axes représentant respectivement 48,6 % et 17 % de l'inertie totale (figure 5.9A).

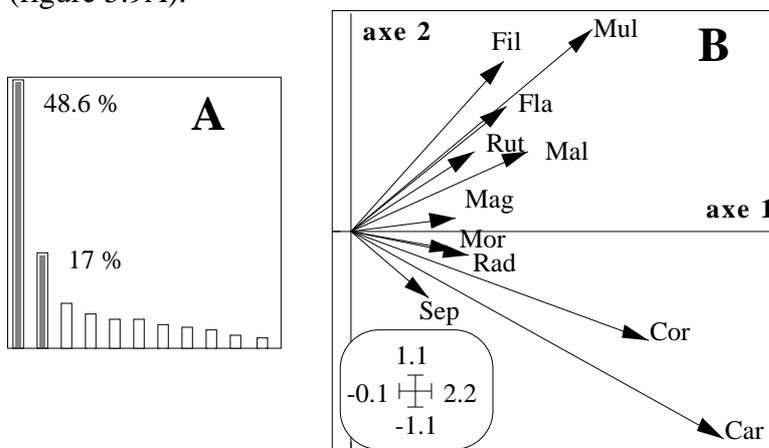


Figure 5.9 : Analyse à l'échelle de l'archipel. Analyse du compromis de STATIS effectuée sur les 22 tableaux-zones. A – Histogramme des valeurs. B - Plan factoriel 1-2 des espèces (cf. code des espèces figure 5.4).

La structure temporelle des CPUE par espèces exprimée par le plan 1-2 du compromis est très semblable à celle donnée par l'ACP globale (figure 5.4). Selon l'axe 1, on retrouve l'effet taille, c'est à dire que toutes les espèces sont pêchées avec de forts ou de faibles rendements les mêmes années. L'axe 2 nous renseigne sur la composition spécifique des captures correspondant aux espèces de profondeur, intermédiaires ou de surface. Parmi ces dernières, *P. filamentosus* (Fil) se distingue davantage que dans l'ACP.

Dans le tableau 5.2, on trouve pour chaque tableau-zone : (1) les valeurs des poids, c'est à dire les coefficients de pondération traduisant la participation de chaque tableau au compromis, (2) les carrés des normes des matrices de covariances entre espèces, c'est-à-dire la somme des carrés des valeurs propres, (NSnorm²), indiquant le degré de structure de chacune de ces matrices, et (3) le cos² entre le tableau *k* et le compromis réduit ici à ses deux premiers axes, cette valeur constitue un indice de la qualité de l'expression par un tableau de la structure du compromis.

Tableau	Nb années	Poids	NS norm ²	Cos ²
amO	4	0.09	0.006	0.038
amN	5	0.13	0.054	0.081
amS	5	0.15	0.390	0.234
aoO	6	0.22	0.016	0.375
efS	5	0.24	0.010	0.535
efO	7	0.28	0.211	0.839
efE	6	0.26	0.350	0.783
epN	6	0.28	0.140	0.814
epS	4	0.20	0.198	0.353
epO	7	0.24	0.119	0.522
maS	7	0.25	0.285	0.663
mlS	5	0.13	0.024	0.101
mlE	7	0.20	0.087	0.298
mlN	5	0.18	0.112	0.286
mlO	7	0.26	0.099	0.637
peE	8	0.23	0.057	0.507
peS	6	0.19	0.085	0.285
saS	8	0.17	0.041	0.197
saO	8	0.14	0.056	0.125
saN	8	0.23	0.139	0.559
saE	8	0.27	0.058	0.790
taN	5	0.20	0.470	0.417

Tableau 5.2 : Quelques valeurs de paramètres numériques associés à STATIS effectué sur les 22 tableaux-zones. NB années : nombre d'années durant lesquelles la zone *k* a été exploitée, Poids : poids du tableau *k* dans la construction du compromis, NSnorm² : carré de la norme du tableau *k*, Cos² : cosinus carré entre le tableau *k* et le compromis réduit à sa partie interprétée, ici suivant 2 axes (cf. codes des zones figure 5.5).

Les tableaux-zones participant le plus à la formation du compromis sont Efate-Ouest (efO), Epi-Nord (epN), Santo-Est (saE), Efate-Est (efE), Malekula-Ouest (mlO), Maewo-Sud (maS), Epi-Ouest (epO), Efate-Sud (efS), Pentecost-Est (peE), Santo-Nord (saN) et Aoba-Ouest (aoO) avec des poids compris entre 0.22 et 0.28. Ces 11 zones correspondent effectivement à celles ayant les plus fortes coordonnées sur l'axe 1 de l'interstructure (figure

5.8B). Ce sont également celles qui expriment le mieux la structure temporelle des CPUE par espèces produite par les deux premiers axes du compromis. Ainsi, les quatre premières zones ont les Cos^2 les plus élevés (entre 0.783 et 0.839), les six autres ayant des Cos^2 plus faibles (entre 0.507 et 0.663).

Les autres tableaux-zones participent moins à la formation du compromis (valeurs de poids plus faibles) et leur adéquation à la structure compromis est moins bonne ($\text{cos}^2 < 0.5$). En particulier, les tableaux correspondant aux zones Ouest et Nord d'Ambrym (amN et amO), peu structurés (NSnorm^2 égales à 0.006 et 0.054), ont une très mauvaise adéquation avec le compromis (Cos^2 égaux à 0.038 et 0.81). Le tableau correspondant à la zone Sud de cette île (amS), bien que beaucoup mieux structuré (NSnorm^2 égal à 0.390), n'est pas non plus en très bonne adéquation avec le compromis. La structure temporelle des CPUE correspondant à cette zone est donc différente de celle exprimée par le compromis.

La projection des axes factoriels des analyses séparées (ACP séparées de chaque zone) sur le premier plan du compromis (figure 5.10) fournit encore un autre moyen de juger de la contribution de chaque zone à la formation du compromis. Par simple rotation, les axes 1-2 des analyses séparées doivent se superposer aux axes 1-2 du compromis et plus les extrémités des flèches sont proches du cercle de rayon unité, meilleure est cette contribution.

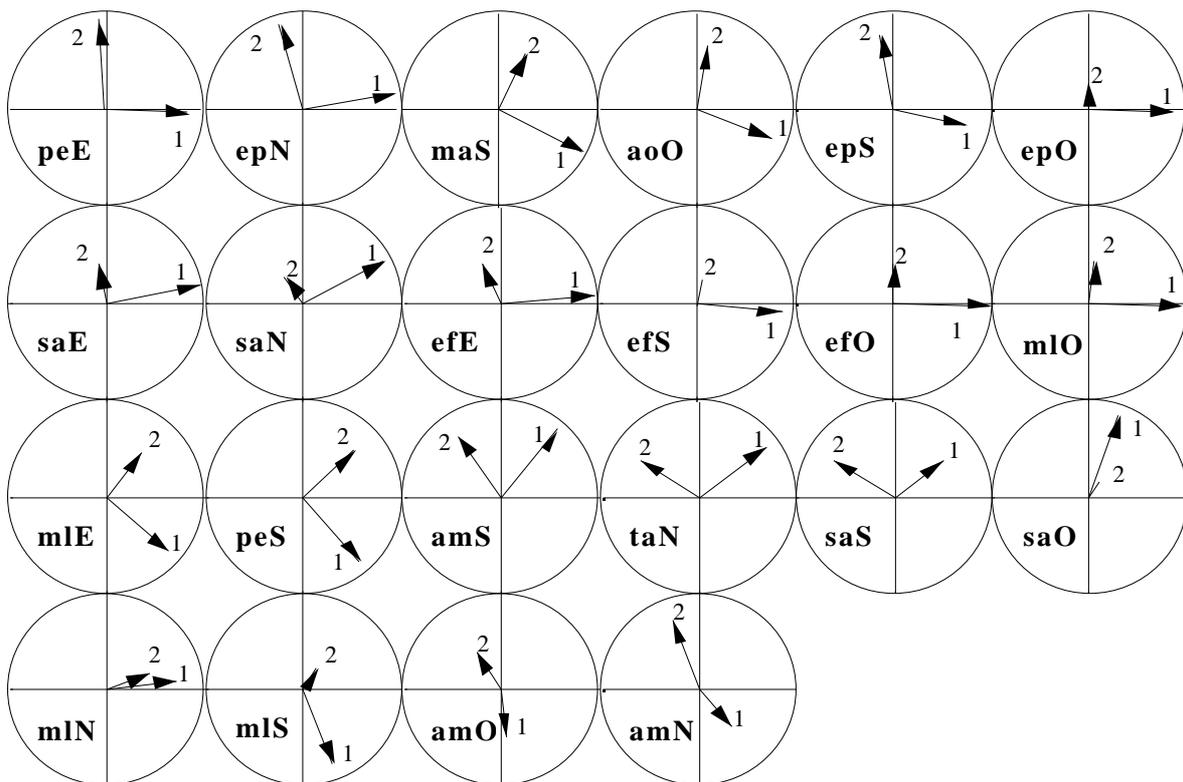


Figure 5.10 : Analyse à l'échelle de l'archipel. STATIS effectué sur les 22 tableaux-zones. Projection des deux premiers axes factoriels des ACP séparées de chaque zone (flèches numérotées 1 et 2) sur le plan 1-2 du compromis (cf. codes des zones figure 5.5).

Ainsi, seules les zones Pentecost-Est (peE), Epi-Nord (epN), Maewo-Sud (maS), Aoba-Ouest (aoO) et Epi-Sud (epS) définissent des plans 1-2 semblables au plan 1-2 du

compromis (superposition des axes par rotation et extrémités des flèches assez proches du cercle de rayon unité). En revanche, pour Epi-Ouest (epO), Santo-Est (saE), Santo-Nord (saN), Efate-Est (efE), Efate-Sud (efS), Efate-Ouest (efO) et Malekula-Ouest (mlO) seul l'axe 1 montre une bonne cohésion avec l'axe 1 du compromis. Pour les autres zones, l'adéquation au compromis semble moins bonne (extrémité des flèches loin du cercle de rayon unité ou systèmes d'axes n'ayant rien à voir avec celui du compromis), en particulier pour les zones Ambrym-Sud (amS), Tanna-Nord (taN), Santo-Sud (saS), Santo-Ouest (saO), Malekula-Nord (mlN), Malekula-Sud (mlS), Ambrym-Ouest (amO) et Ambrym-Nord (amN).

La représentation des projections des lignes-années de chacun des tableaux-zones dans le plan 1-2 du compromis est identique à celle obtenue par l'ACP du tableau global (figure 5.5). Les mêmes différents types d'évolution temporelle des CPUE selon les zones sont observés.

L'ensemble de ces résultats montre qu'il n'existe pas de structure temporelle des CPUE spécifiques commune à l'ensemble de l'archipel vu ici à travers les 22 zones. Parmi celles-ci 11 participent de façon plus importante à la construction du compromis (cf. figure 5.8 et valeurs des poids tableau 5.2). Les contributions de ces dernières aux axes 1 et 2 du compromis ainsi que la reproductibilité de la structure de celui-ci se font cependant de façon différente selon les zones. Seules Maewo-Sud, Epi-Nord, Pentecost-Est et Aoba-Ouest contribuent à la fois aux axes 1 et 2 (figure 5.10). Les deux premières, avec des normes élevées (tableau 5.2), reconstituent correctement le plan 1-2 du compromis (fort \cos^2). On retrouve donc pour ces deux zones à la fois l'effet taille et la même composition spécifique des captures selon leur position dans le gradient de profondeur. Pentecost-Est et Aoba-Ouest correspondant à des tableaux ayant des normes plus faibles (tableau 5.2), donc moins structurés, sont en moins bonne adéquation avec le plan 1-2. Pour les autres zones, l'adéquation au compromis concerne essentiellement l'axe 1 (figure 5.10). On observe donc dans ces zones des années avec de forts ou de faibles rendements de toutes les espèces mais la composition spécifique des captures est différente de celle exprimée par le compromis sur l'axe 2, c'est-à-dire que la distinction entre les captures d'espèces de fond, intermédiaires et de surface apparaît moins nettement que dans le compromis. Pour certaines, comme Efate-Est et Efate-Ouest qui sont fortement structurées et qui reproduisent avec une bonne qualité le compromis (cf. norme et \cos^2 tableau 2), seul cet effet taille est caractéristique avec des rendements pouvant être souvent élevés.

Les autres zones, participant moins à la construction du compromis reconstituent moins bien sa structure (faible \cos^2). Elles correspondent pour la plupart à des tableaux peu structurés avec des normes assez basses (tableau 5.2). Il s'agit de zones pour lesquelles on observe globalement des rendements assez faibles (Ambrym-Ouest, Ambrym-Nord, Santo-

Sud, Santo-Ouest, Malekula-Sud), même si pour Malekula-Ouest et Pentecost-Sud, les rendements semblent augmenter certaines années vers les captures d'espèces de profondeur. En revanche Ambrym-Sud, Malekula-Nord, Tanna-Nord et Epi-Sud représentent des tableaux plus structurés avec des normes plus élevés (tableau 5.2). Nous avons vu qu'Epi-Sud contribue même avec une bonne cohésion aux axes 1 et 2 du compromis. Néanmoins, leur poids dans la construction du compromis n'est pas très important et ils reproduisent sa structure de façon médiocre. L'analyse des tableaux correspondant à ces zones doit par conséquent exprimer des structures particulières différentes de celle produite par le compromis.

L'archipel du Vanuatu est donc caractérisé par une forte hétérogénéité spatiale de l'évolution annuelle des rendements spécifiques et ce, même pour différentes zones géographiquement proches ou appartenant à une même île. Pourtant, dans une île comme Santo, caractérisée par un effort de pêche plus intense, une évolution temporelle commune des rendements est plausible. C'est pourquoi nous allons considérer uniquement cette île pour étudier la stabilité zonale de la structure temporelle des CPUE par espèces.

5.3. Etude de la structure temporelle de la pêcherie à l'échelle de l'île de Santo

A la différence du découpage effectué à l'échelle de l'archipel, 8 zones ont été identifiées sur Santo (figure 5.2). Les données de CPUE sur l'exploitation de ces zones portent sur au maximum 9 années (de 1983 à 1991) dans la zone Est-Nord et au minimum 5 années dans la zone Sud-Ouest (figure 5.11). Manifestement, les espèces pêchées avec les plus forts rendements sont *E. carbunculus*, *E. coruscans*, *P. multidentis* et *L. malabaricus*. Mises à part quelques grosses prises certaines années dans la zone Est, les espèces se trouvant dans les couches de profondeur intermédiaires (entre 200 et 300 m), *E. magniscuttis*, *E. morrhua*, *E. septemfasciatus* et *A. rutilans* sont globalement moins pêchées, comme c'est d'ailleurs le cas sur l'ensemble de l'archipel (cf. figure 5.3).

5.3.1. Analyses séparées de chaque tableau-zone

Afin d'obtenir une typologie temporelle des espèces au niveau de chaque zone, des ACP sont effectuées pour chacune d'elles (figure 5.12). Les histogrammes des valeurs propres (figure 5.12A) montrent que tous les tableaux sont assez bien structurés avec 1, 2 ou 3 valeurs propres prépondérantes. Les inerties totales sont assez hétérogènes, celle de la zone Nord étant la plus forte ($I=0.31$) et celles des zones Est-Nord et Sud étant les plus faibles ($I=0.1$). Les plans factoriels 1-2 des colonnes-espèces (figure 5.12B) et des lignes-dates (figure 5.12 C) montrent la typologie temporelle des espèces et l'évolution annuelle des CPUE correspondantes.

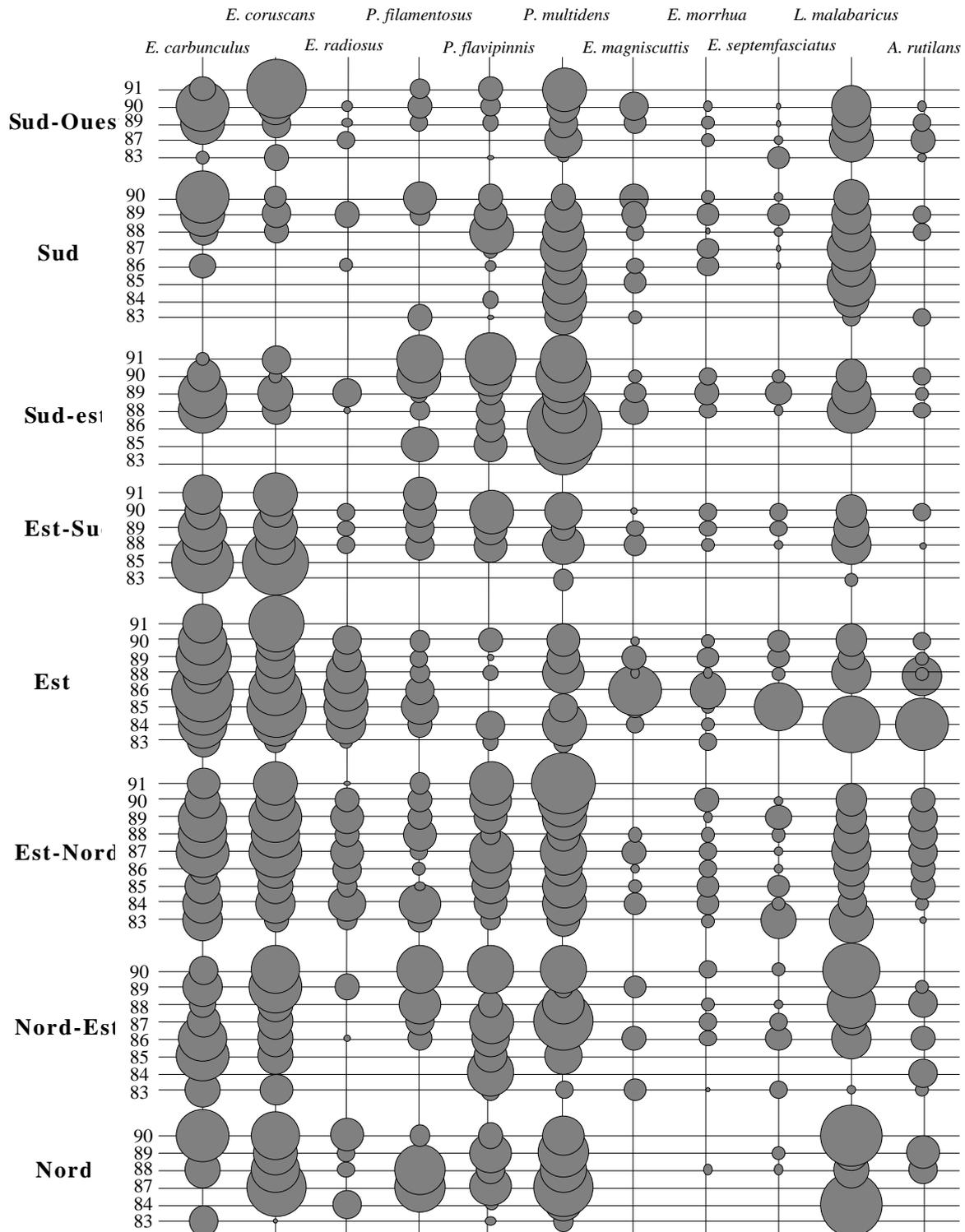


Figure 5.11 : Analyse à l'échelle de Santo : représentation des 8 tableaux-zones des CPUE après transformation $\log(x+1)$. La superficie des cercles est proportionnelle à la valeur de la CPUE.

Bien que ces plans factoriels soient difficilement comparables directement du fait, d'une part, du sens aléatoire des axes et d'autre part, de l'hétérogénéité des tableaux (le nombre d'années étant différent d'un tableau à l'autre), plusieurs remarques peuvent être faites :

- pour la plupart des zones, de faibles rendements sont observés en début d'exploitation (1983, 1984),
- dans les zones Nord-Est, Est-Nord et Est-Sud, les captures d'espèces de fond (*E. carbunculus* (car) et *E. coruscans* (cor) essentiellement), et de surface (*P. filamentosus* (fil), *P. flavipinnis* (fla), *L. malabaricus* (mal) et *P. multidens* (mul)) se distinguent dans l'évolution annuelle,

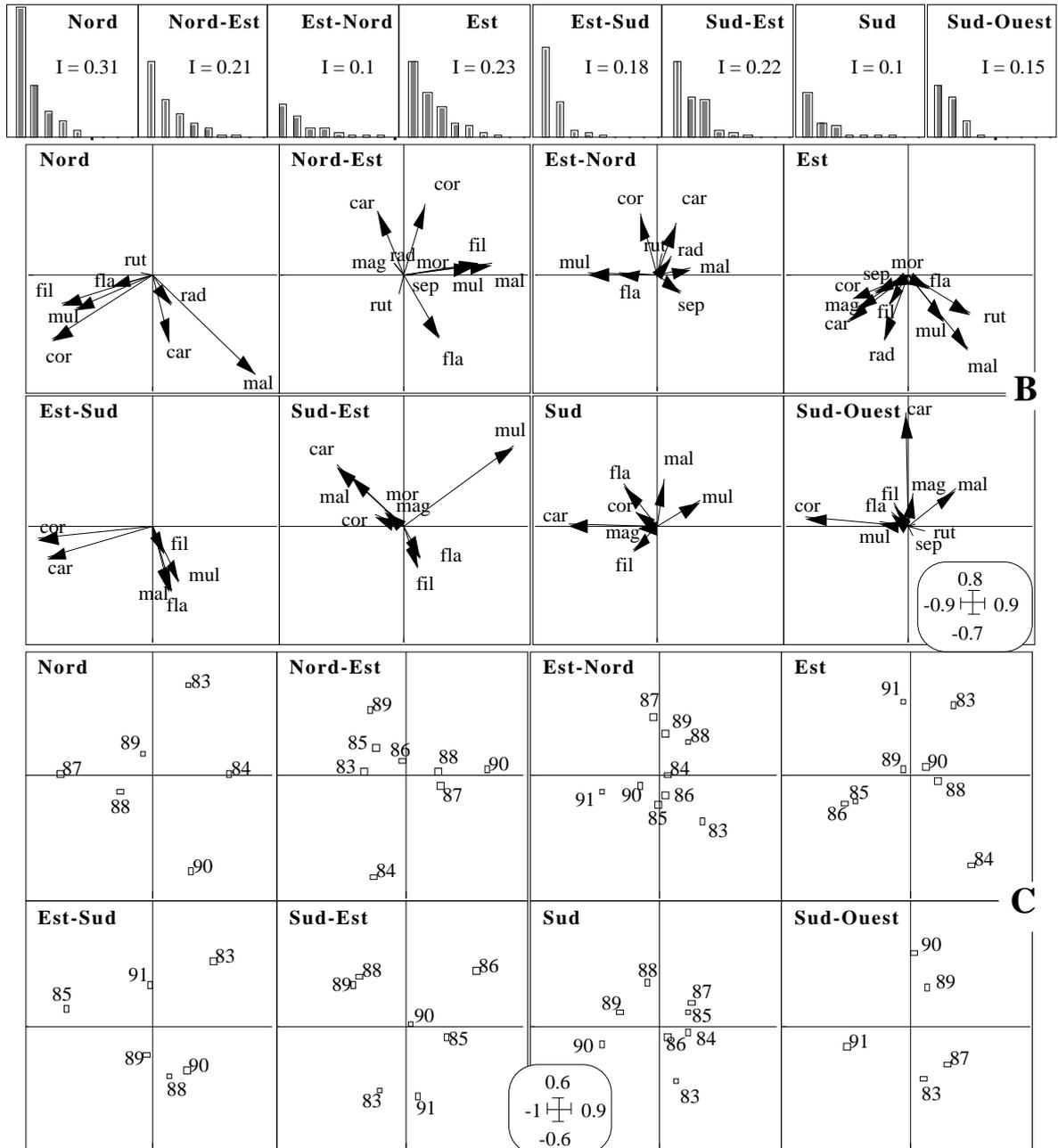


Figure 5.12 : Analyse à l'échelle de l'île de Santo : ACP centrée de chaque tableau-zone des CPUE (X lignes-année, 11 colonnes-espèces). A - Histogramme des valeurs propres et indication des valeurs de l'inertie totale (I). B - Plan factoriel 1-2 des espèces (cf. codes figure 4). C - Plan factoriel 1-2 des années.

- au contraire, dans les autres zones, il ne semble pas que cette distinction entre les captures d'espèces de fond et de surface existe. Mais certaines espèces semblent tout de même plus pêchées que d'autres certaines années (par exemple *L. malabaricus* avec *P. multidentis* et *A. rutilans* en 1984 dans l'Est).

Ainsi, s'il existe des éléments communs entre ces analyses, il semble aussi que chacune ait ses particularités. Un test de permutation, effectué à partir de l'ACP centrée inter-zones du tableau global (57 lignes zones-années, 11 colonnes espèces), représentant 26 % de l'inertie totale, révèle effectivement l'existence de variations significatives dans la composition spécifique des captures entre les différentes zones (figure 5.13).

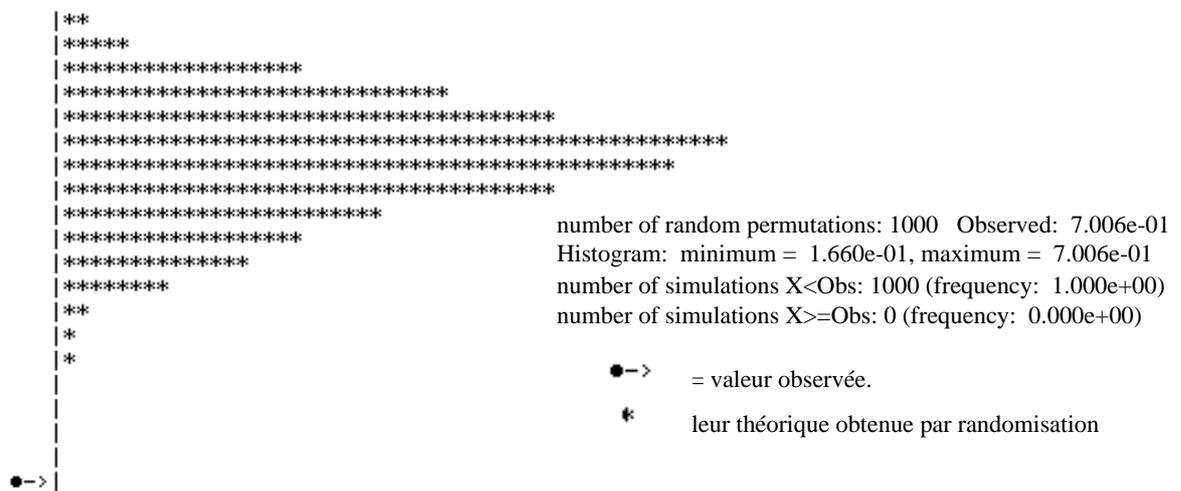


Figure 5.13 : Analyse à l'échelle de Santo. Test de permutations sur l'ACP inter-zones.

Compte tenu de l'existence de cet effet zone sur les CPUE spécifiques, l'étude de l'évolution temporelle de ces dernières à l'échelle de l'île de Santo nécessite la mise en œuvre d'une méthode permettant l'analyse simultanée et coordonnée des différents tableaux-zones. Pour cela, nous allons utiliser la méthode multitableaux STATIS afin d'identifier une structure temporelle des CPUE spécifiques commune aux différentes zones et d'apprécier la stabilité spatiale de cette structure.

5.3.2. Recherche d'une structure temporelle des CPUE commune aux différentes zones de l'île de Santo

Interstructure

Comme c'était le cas pour l'étude à l'échelle de l'archipel, les différentes zones ne sont pas exploitées toutes les années et donc les tableaux-zones n'ont pas les mêmes dimensions (figure 5.11). Les valeurs des coefficients de corrélation vectorielle (RV) entre les 8 matrices

de covariance entre espèces se trouvent tableau 5.3. Exceptées les zones Nord et Sud-Ouest d'une part, et Est-Nord et Sud-Est d'autre part, qui apparaissent assez bien corrélées (RV égaux respectivement à 0.69 et 0.67), les autres valeurs varient entre 0.29 et 0.59. Ces valeurs peu élevées montrent que les différentes zones de l'île ne sont pas très semblables du point de vue de la structure faunistique de la pêche (vue ici à travers les covariances entre les CPUE annuelles de chaque espèce). Mais leur relative homogénéité laisse supposer l'existence d'une structure commune à toutes ces zones, même si cette dernière n'est pas prépondérante.

	N	NE	EN	E	ES	SE	S	SO
N	1							
NE	0.38	1						
EN	0.59	0.41	1					
E	0.30	0.45	0.29	1				
ES	0.30	0.52	0.45	0.49	1			
SE	0.46	0.51	0.67	0.28	0.42	1		
S	0.30	0.30	0.43	0.44	0.52	0.53	1	
SO	0.69	0.38	0.55	0.48	0.55	0.38	0.51	1

N : Nord
 NE : Nord-Est
 EN : Est-Nord
 E : Est
 ES : Est-Sud
 SE : Sud-Est
 S : Sud
 SO : Sud-Ouest

Tableau 5.3 : Analyse à l'échelle de Santo : matrice des corrélations vectorielles inter-zones

La représentation des vecteurs propres issus de la diagonalisation de cette matrice des corrélations vectorielles donne une image de la ressemblance entre les tableaux-zones (figure 5.14B). Les positions, obtenues par projection sur le premier axe dominant (figure 5.14A), sont assez homogènes (figure 5.14B), ce qui révèle une participation équivalente de chaque tableau à la définition du compromis. Par contre, les positions selon l'axe 2 sont assez hétérogènes. Deux groupes se distinguent avec une opposition plus marquée entre les zones Nord et Est-Nord, et les zones Est et Est-Sud. Si elle permet de faire apparaître ainsi des regroupements ou des isollements de zones, la méthode ne permet pas en revanche d'interpréter ces particularités.

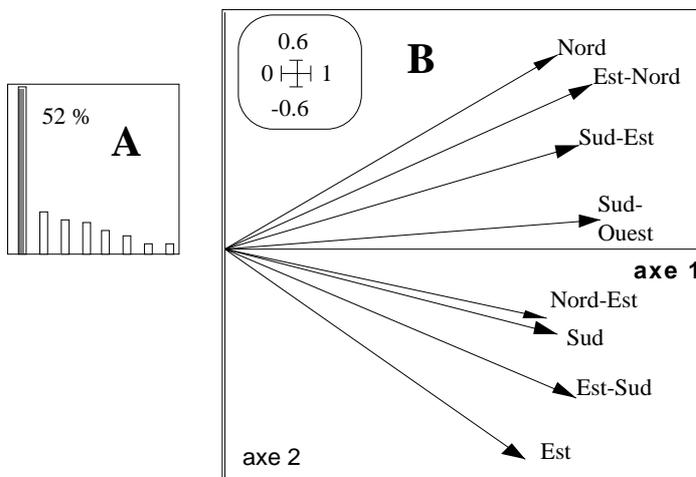


Figure 5.14 : Analyse à l'échelle de Santo. Interstructure de STATIS effectuée sur les 8 tableaux-zones. A – Histogramme des valeurs propres issues de la diagonalisation de la matrice des corrélations vectorielles. B – Projection des 8 tableaux-zones sur les axes 1 et 2 de l'interstructure.

Analyse du compromis

L'analyse du compromis fournit une image de la typologie temporelle des espèces commune aux 8 zones de l'île. Cette typologie exprime les relations entre les espèces, basées sur les covariances entre les valeurs de CPUE annuelles de chacune d'elles.

Le diagramme des valeurs propres issu de la diagonalisation de la matrice compromis montre clairement 3 axes prédominants (figure 5.15A) représentant respectivement 28.8 %, 24.1 % et 19.7 % de l'inertie totale.

L'axe 1 est caractérisé principalement par les espèces de profondeur *E. carbunculus* et *E. coruscans* tandis que les espèces de surface, dont *P. multidens* essentiellement, définissent l'axe 2 (figure 15B). *L. malabaricus* s'oppose selon cet axe à *P. multidens*, *P. flavipinnis* et *P. filamentosus*. Les espèces de profondeur se séparent également suivant ce deuxième axe, *E. carbunculus* s'associant à *L. malabaricus*, et *E. coruscans* aux 3 autres. Enfin, *P. multidens* et *L. malabaricus*, opposées selon le deuxième axe, sont associées selon l'axe 3 qu'elles caractérisent (figure 5.15C).

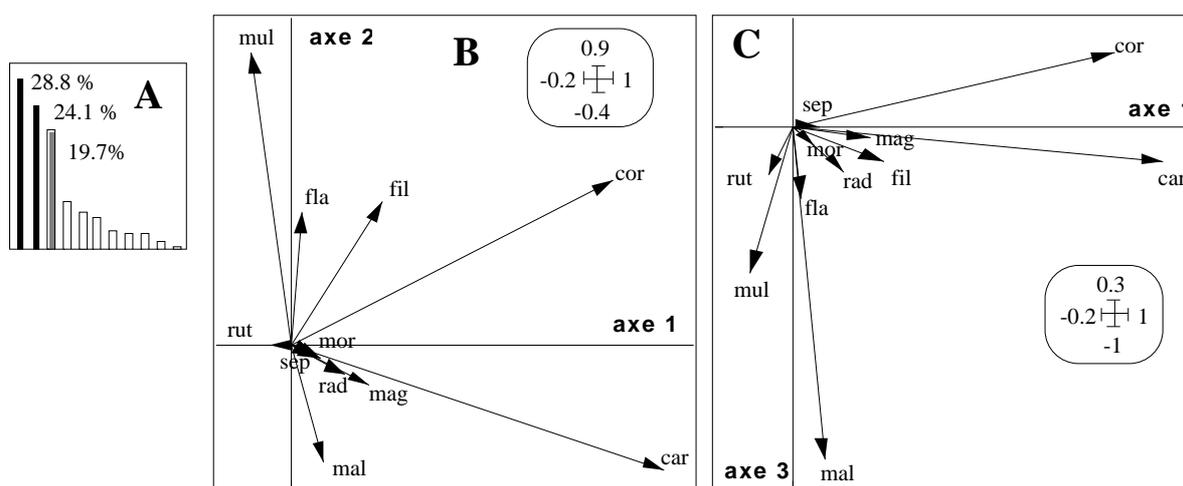


Figure 5.15 : Analyse à l'échelle de Santo. Analyse du compromis de STATIS effectué sur les 8 tableaux-zones. A – Histogramme des valeurs. B - Plan factoriel 1-2 des espèces. C – Plan factoriel 1-3 des espèces (cf. code des espèces figure 5.4).

Comme nous l'avons vu dans l'étape d'interstructure, les valeurs des poids affectés à chacun des tableaux (ou plus exactement à chacune des matrices de covariance entre espèces) dans la construction du compromis montrent que tous participent de façon assez similaire (tableau 5.4). La zone Est correspond à celui qui y participe le moins (poids=0.31), tandis que la zone Sud-Ouest correspond à celui qui y participe le plus (poids=0.39).

Les valeurs de \cos^2 ne sont pas très élevées mais assez homogènes (Tableau 5.4). On retrouve les zones Sud-Ouest et Est qui correspondent aux analyses reconstituant respectivement le mieux ($\cos^2=0.629$), et le moins bien ($\cos^2=0.350$) la structure compromis.

Tableau	Nb années	Poids	NS norm ²	Cos ²
Nord	6	0.34	0.039	0.562
Nord-Est	8	0.33	0.014	0.420
Est-Nord	9	0.38	0.003	0.469
Est	8	0.31	0.016	0.350
Est-Sud	6	0.36	0.017	0.530
Sud-Est	7	0.36	0.016	0.450
Sud	8	0.34	0.004	0.356
Sud-Ouest	5	0.39	0.008	0.629

Tableau 5.4 : Quelques valeurs de paramètres numériques associées à STATIS effectué sur les 8 tableaux-zones de l'île de Santo. NB années : nombre d'années durant lesquelles la zone k a été exploitée, Poids : poids des tableaux dans la construction du compromis, NSnorm² : carré de la norme du tableau k, Cos² : cosinus carré entre le tableau k et le compromis réduit à sa partie interprétée, ici suivant 3 axes.

La projection des 2 premiers axes factoriels des ACP séparées de chaque tableau-zone sur les plans 1-2 (figure 5.16A) et 1-3 (figure 5.16B) du compromis permet d'étudier plus précisément la contribution axe par axe de chaque tableau à la construction de celui-ci. Seul l'axe 1 des zones Est-Sud et Sud ont une bonne adéquation avec l'axe 1 du compromis. Pour les zones Nord, Est-Nord et Nord-Est ce sont les axes 2 qui contribuent à la construction du premier axe du compromis. Les axes 1 des zones Nord, Est-Nord et Sud-Est contribuent en revanche à la formation de l'axe 2 tandis que l'axe 1 de la zone Nord-Est ainsi que les axes 2 des zones Est et Est-Sud montrent une bonne cohésion avec l'axe 3 du compromis.

Si on regarde globalement les plans 1-2 et non axe par axe, il apparaît que celui de la zone Sud-Ouest semble le plus en adéquation avec le plan 1-2 du compromis (superposition des axes par rotation et extrémité des flèches proche du cercle), ceux de la zone Est, Est-Sud et Sud montrant une bonne cohésion avec le plan 1-3.

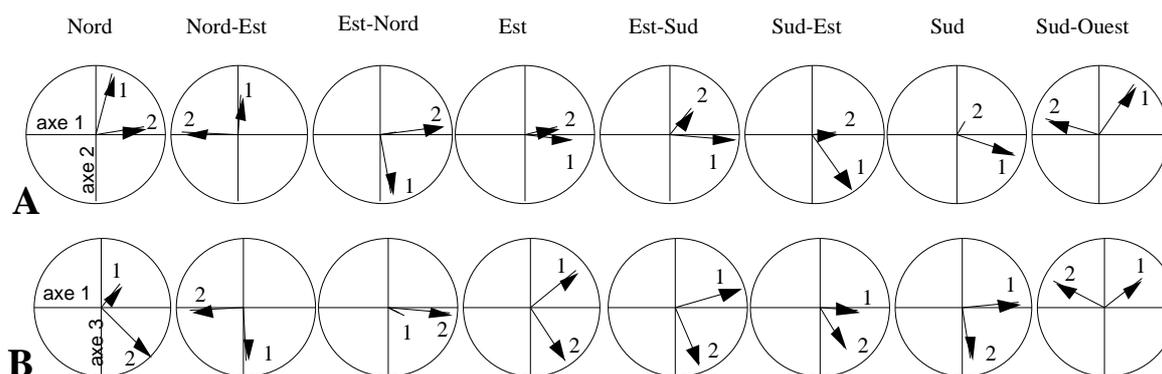


Figure 5.16 : Analyse à l'échelle de Santo. STATIS effectué sur les 8 tableaux-zones. Projection des deux premiers axes factoriels des ACP séparées de chaque zone (flèches numérotées 1 et 2) : A - sur le plan 1-2 du compromis, B - sur le plan 1-3 du compromis.

L'ensemble de ces résultats montre que tous les tableaux participent à la formation du compromis, mais aucun d'eux ne reconstitue parfaitement la structure exprimée sur les 3 premiers axes. Chaque tableau contient donc autre chose que cette structure commune.

La représentation des projections des lignes années de chaque tableau-zone dans les plans 1-2 et 1-3 du compromis se trouve sur les figures 5.17A et 5.17B. Contrairement aux cartes factorielles des lignes des analyses séparées (figure 5.12), celles-ci sont directement comparables. Elles s'interprètent en se référant à la typologie commune des espèces (figure 5.15B et 5.15C).

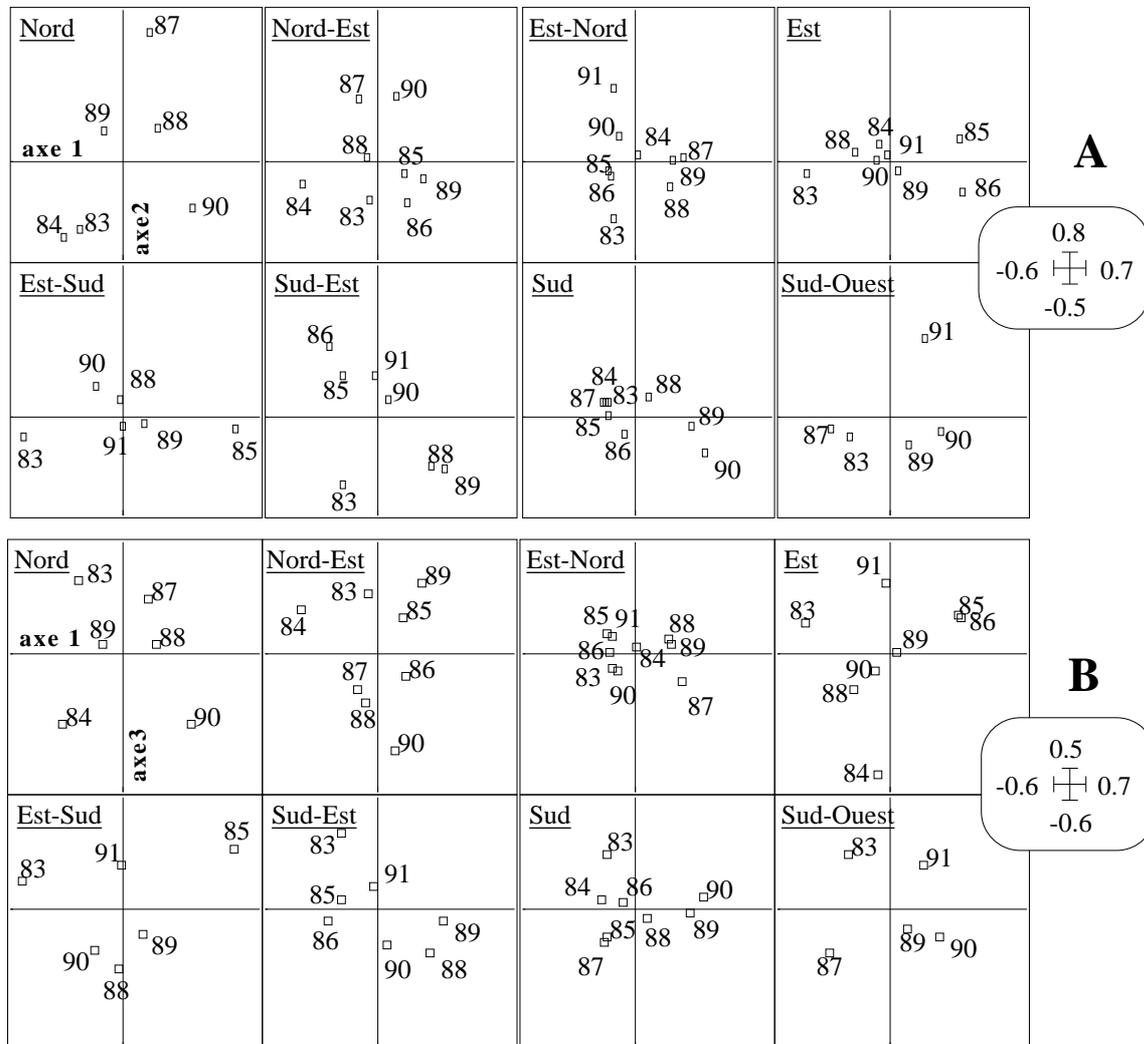


Figure 5.17 : Analyse à l'échelle de Santo. STATIS effectué sur les 8 tableaux-zones. Projection des lignes-années de chaque tableau-zone dans les plans 1-2 (A) et 1-3 (B) du compromis.

Comme nous l'avons noté sur les analyses séparées, on observe globalement de plus faibles rendements en début d'exploitation (années 1983 et/ou 1984 du côté négatif de l'axe 1). Puis, le développement temporel de la pêche est variable d'une zone à l'autre. Néanmoins, on peut distinguer plusieurs schémas d'évolution :

- dans les zones Nord, Est, Sud, Sud-Est et Sud-Ouest, on observe une évolution des captures d'espèces de surface vers des captures d'espèces de fond. Parmi les espèces de surface, *L. malabaricus* est particulièrement pêchée en 1984 dans le Nord et dans l'Est, en 1985 dans le Sud et en 1987 dans le Sud et le Sud-Ouest. En plus des espèces de fond, des captures importantes d'espèce de surface peuvent continuer à se produire, par exemple *L.*

malabaricus dans le Nord en 1990 ou *P. multidentis* en 1991 dans le Sud-Ouest. Dans la zone Sud-Est, il semble même qu'à partir de 1990, les espèces de surface remplacent à nouveau les espèces de fond ;

- Dans les zones Nord-Est et Est-Sud, on observe plutôt une augmentation des captures d'espèces de surface par rapport à celles de fond en fin d'exploitation. Dans le Nord-Est, cette augmentation concerne surtout *P. multidentis* avec *P. flavipinnis* en 1987 et *L. malabaricus* en 1990. Néanmoins, dans cette zone, de forts rendements d'espèces de fond, et particulièrement de *E. coruscans*, sont obtenus en 1989 et 1990 ;

- Dans la zone Est-Nord, on observe de faibles rendements aussi bien d'espèces de fond que de surface de 1983 à 1986, puis les espèces de fond semblent augmenter jusqu'en 1989. Puis, à nouveau les espèces de surface sont capturées avec de forts rendements sans cependant concerner *L. malabaricus*.

L'évolution temporelle de la pêcherie ne s'est donc pas produite de façon homogène sur l'île de Santo. Cependant, il existe une structure commune à toutes les zones de l'île liée à la composition spécifique globale des prises avec des captures plus importantes des espèces de surface *E. carbunculus* et *E. coruscans*, et/ou des espèces de fond *P. multidentis*, *P. flavipinnis*, *P. filamentosus* et *L. malabaricus*, cette dernière pouvant parfois se distinguer des autres. Les espèces intermédiaires (*E. septemfasciatus*, *E. morrhua*, *E. magniscuttis*) ainsi que *E. radiosus* sont globalement pêchées avec de plus faibles rendements. Néanmoins, l'évolution de la pêcherie vers des captures de tel ou tel type d'espèces est variable d'une zone à l'autre, chacune montrant des particularités qui lui sont propres.

5.4. Conclusion

Les analyses effectuées à l'échelle de l'archipel et à celle de l'île de Santo ont montré que l'évolution temporelle de la pêcherie n'est pas homogène dans l'espace.

A l'échelle de l'archipel, cette hétérogénéité apparaît déjà dans l'analyse du tableau global regroupant l'ensemble des données portant sur les 22 zones exploitées. L'existence de variation inter-zones significative justifie cependant l'utilisation de méthodes plus élaborées, et en particulier la méthode STATIS pour l'identification d'une structure temporelle commune à ces 22 zones. La typologie temporelle des espèces exprimée par le compromis ainsi que la projection des lignes-années dans le plan compromis sont très semblables aux cartes factorielles obtenues par l'ACP globale. Ainsi, la structure annuelle des rendements spécifiques se caractérise par des faibles ou des forts rendements de toutes les espèces les mêmes années et par une composition spécifique des captures correspondant à des prises d'espèces de profondeur, de surface ou de couches intermédiaires. Les typologies des années correspondant à cette typologie des espèces montrent différents types d'évolution selon les zones. Néanmoins, la méthode STATIS a révélé de plus, d'une part des participations très

différentes de chaque tableau-zone à la construction du compromis (étape d'interstructure), et d'autre part des reconstitutions de cette structure par chaque tableau zone de qualité très variable et parfois très médiocre. Ces résultats nous amènent à la conclusion qu'il n'existe pas de structure temporelle commune à l'ensemble de l'archipel découpé ici en 22 zones. Par contre, les informations apportées par STATIS nous indiquent l'originalité de certaines zones et on peut penser que la suppression de ces dernières modifierait les résultats.

A l'échelle de Santo, des analyses séparées ont été au préalable mises en œuvre pour donner un premier aperçu des structures annuelles dans chacune des 8 zones étudiées (notons que pour l'étude à l'échelle de l'archipel, il aurait été trop fastidieux d'effectuer 22 analyses séparées, c'est pourquoi nous nous en sommes tenus à l'analyse globale avec une représentation multifenêtrée par zone pour visualiser les évolutions annuelles). L'intérêt d'une méthode permettant de coordonner toutes ces analyses apparaît alors évident. A la différence de l'étude à l'échelle de l'archipel, la méthode STATIS a révélé des participations homogènes de chaque zone à la construction du compromis. La structure exprimée par celui-ci montre une structure temporelle également liée à la composition spécifique des captures. Si aucun des tableaux ne reconstitue parfaitement cette structure, l'adéquation au compromis est en revanche de qualité similaire pour toutes les zones. Il existe donc à l'échelle de Santo une structure temporelle commune des CPUE par espèces même si chaque zone de pêche a ses caractéristiques propres avec des évolutions annuelles particulières.

Chapitre 6. Dynamique spatio-temporelle des peuplements de poissons de l'estuaire hyperhalin du Sine-Saloum (Sénégal) : relations avec les variables de milieu

6.1. Présentation générale

6.1.1. Contexte de l'étude

6.1.1.1. Origine des données

Cette étude sur les peuplements de poissons de l'estuaire hyperhalin du Sine-Saloum (Sénégal) s'inscrit dans le cadre d'un programme de recherche pluridisciplinaire mené conjointement par le Centre de Recherches Océanographiques de Dakar-Thiaroye (CRODT) et l'IRD avec la collaboration du laboratoire d'Hydrobiologie Marine et Continentale de l'université Montpellier II. Elle s'intègre dans une stratégie plus globale dont l'objectif est la compréhension du fonctionnement des milieux estuariens et lagunaires (MEL) de l'Afrique de l'Ouest. Papa Samba Diouf est l'auteur d'une thèse soutenue en 1996 concernant le volet "ressources" (biologie et écologie des poissons et des crevettes) de ce programme. En se focalisant sur les peuplements de poissons, les objectifs de cette thèse étaient "de contribuer à la connaissance de l'organisation et du fonctionnement des écosystèmes et plus particulièrement de préciser quels sont les facteurs biotiques ou abiotiques qui régissent la nature et la structure des peuplements, la répartition et l'abondance des espèces, leur cycle de reproduction".

6.1.1.2. Problématique

Les milieux estuariens et lagunaires sont caractérisés par une forte hétérogénéité spatiale et une grande variabilité temporelle de la distribution des paramètres de l'environnement (Day et Yanez-Arancibia, 1985 ; Day *et al.*, 1989 ; Wootton, 1992). Ceci explique la primauté accordée au rôle fonctionnel des variations temporelles et de l'hétérogénéité spatiale de l'environnement dans la structuration de ces écosystèmes et de leurs peuplements. A la complexité due aux variations des facteurs physiques s'ajoute celle liée au grand nombre d'interfaces que présentent les estuaires avec l'océan, l'eau douce, les écosystèmes terrestres, l'atmosphère et les sédiments. Cette multiplicité des interfaces entraîne une augmentation des sources probables de colonisation par les espèces et de la productivité du milieu (Diouf, 1996). Dans ce contexte de forte complexité structurale et fonctionnelle des MEL, la stabilité de l'organisation des peuplements est soumise, d'une part à la mobilité des espèces qui affecte le degré d'organisation des biocénoses, et d'autre part, à la plasticité éco-

physiologique des espèces sédentaires qui leur permet de supporter les variations mésologiques et favorise la stabilité. A l'échelle saisonnière, la résultante de ces deux processus aux effets antagonistes va généralement dans le sens d'une instabilité (Baran, 1995). D'une année à l'autre, le caractère cyclique des facteurs climatologiques, hydrologiques et hydrochimiques qui déterminent soit directement soit indirectement l'organisation des peuplements par le jeu de la compétition interspécifique (Guiral, 1992) favorise une certaine stabilité.

Parmi les facteurs structurants des peuplements de poissons les plus fréquemment retenus, la turbidité, la salinité et la température semblent être les principaux (Mc Lusky, 1993 ; Diouf, 1996 pour revue). Or, depuis environ quatre décennies, une augmentation considérable de la salinité, consécutive au déficit pluviométrique qui affecte le Sénégal, est observée dans l'estuaire du Sine-Saloum. En termes d'exploitation des ressources, le problème est de déterminer l'incidence de l'hyperhalinité sur les ressources halieutiques. D'un point de vue écologique, l'objectif visé par P.S. Diouf était de vérifier si malgré l'accroissement de salinité, "l'estuaire remplit toujours ses fonctions habituelles (nourricerie, zone de reproduction pour certaines espèces, dépendance estuarienne, enrichissement du milieu côtier adjacent)". Il est apparu à l'issue de son travail, basé sur un échantillonnage s'étalant sur un peu plus de deux années, que "toutes les fonctions écologiques de l'estuaire sont encore convenablement assurées".

6.1.2. Objectifs

Avec une autre approche que celle adoptée par Diouf, nous nous focaliserons sur les relations entre les facteurs de l'environnement et le peuplement de poissons au cours d'un cycle saisonnier. Nous nous limiterons en effet à une année d'étude, soit six campagnes bimestrielles effectuées au cours de l'année 1992. Dans ce contexte, nous chercherons à répondre aux questions suivantes : pour chaque groupe de variables, environnementales et faunistiques, existe-t-il une structure spatiale ? une structure temporelle ? Quel est le lien entre la structure spatio-temporelle du peuplement et celle des principaux paramètres environnementaux ? Plus précisément, existe-t-il entre ces deux groupes de variables une co-structure temporelle ? Est-elle stable dans l'espace ? De façon symétrique, existe-t-il une co-structure spatiale ? Est-elle stable dans le temps ?

6.1.3. Présentation de l'estuaire du Sine-Saloum et des données traitées dans le cadre de la présente étude

Situé au nord des estuaires de la Gambie et de la Casamance, le complexe estuarien du Sine-Saloum est constitué de trois "bras de mer" : le Saloum au nord et nord-est, le Diomboss au centre et le Bandiala au sud (figure 6.1). Ces trois hydrosystèmes sont interconnectés par de grands chenaux de marée qui créent deux groupes d'îles bien distincts dont la mangrove

recouvrir un tiers de la surface totale. Un lacs de petits chenaux (ou *bolong*) sépare chacun de ces deux ensembles en une multitude d'îles formées de vases plus ou moins sableuses.

La sécheresse qui sévit depuis les années 70 dans cette région d'Afrique de l'Ouest se traduit par un sévère déficit en eau douce, qui, aggravé par une évaporation intense, autorise la remontée et la concentration de l'eau de mer dans l'estuaire (Pages et Citeau, 1990). Le Sine-Saloum, qui ne reçoit pas d'alimentation en eau douce pendant 8 à 9 mois de l'année, est ainsi caractérisé par son hypersalinité et se comporte comme un estuaire "inverse" (Pritchard, 1967).

Le climat du Sine-Saloum se caractérise par deux saisons : une saison sèche qui est fraîche de novembre à mars et chaude d'avril à juin et une saison humide et chaude de juillet à octobre. Cependant, la durée de cette saison des pluies a tendance à s'écourter ces dernières années. Sur le bassin versant du Sine-Saloum, la pluviométrie annuelle est en effet passée de 828 mm dans les années 1950 à environ 500 mm vers les années 1980-1990 (Diouf, 1996, pour revue). En 1992, 600 mm sont tombées en amont du Bandiala à Toubacouta et 417 mm au Nord du Saloum à Fatick. Ces pluies ont été concentrées sur les mois de juillet, août et septembre uniquement.

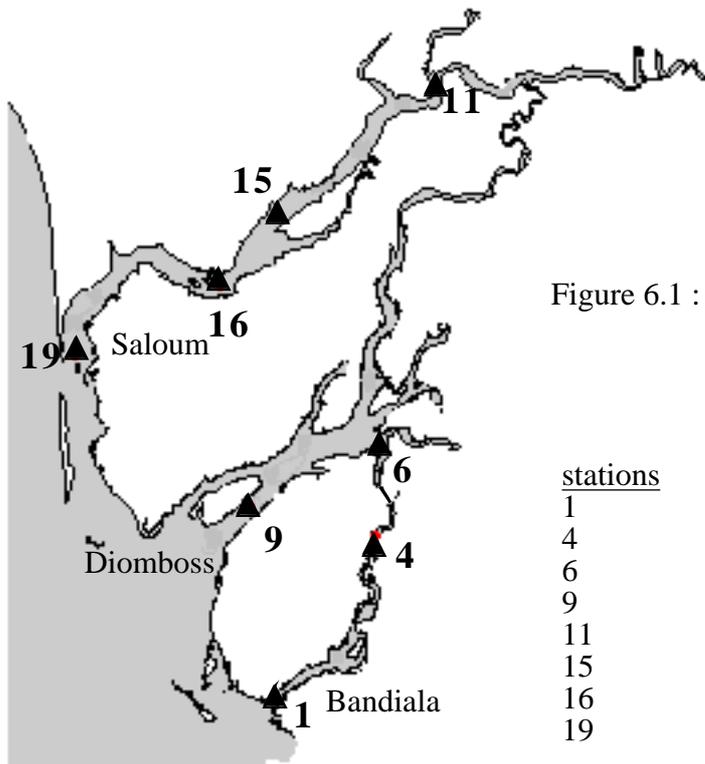


Figure 6.1 : Localisation des stations

<u>stations</u>	<u>Distance à l'embouchure</u>
1	3 km
4	22 km
6	30 km
9	8 km
11	48 km
15	29 km
16	19 km
19	1 km

Huit stations dont 3 sont situées sur le Bandiala (1, 4, 6), 1 sur le Diomboss (9) et 4 sur le Saloum (19, 16, 15, 11) ont été échantillonnées à la senne tournante au cours de 6 campagnes bimensuelles : en février, avril, juin, août, octobre et décembre. L'intégralité des données traitées dans le cadre de ce chapitre sont issues de la thèse de Papa Samba Diouf (1996).

Concernant les données faunistiques, nous travaillerons sur les abondances spécifiques (nombre d'individus pêchées par campagne), ce qui nous permettra d'appréhender la diversité du peuplement. Pour toutes les analyses multivariées qui seront effectuées, les données subiront au préalable une transformation $\log(x+1)$ afin d'homogénéiser les variances et de minimiser les effets de non-normalité.

Des variables de l'environnement ont été également mesurées à chaque date et dans chaque station. Sur la base d'une revue bibliographique (Diouf, 1996), huit paramètres ont été retenues pour l'étude des relations entre les variables du milieu et le peuplement : la transparence (mesurée par la profondeur de disparition du disque de Secchi, exprimée en m), la salinité (g/l), la température (°C), la concentration en pigments chlorophylliens ($\mu\text{g/l}$), la profondeur (m), la distance à l'embouchure (km), l'état de la mangrove et le type de sédiments. Ces deux dernières variables, non continues, ont été recodées en classes : en ce qui concerne la mangrove la valeur 1 est affectée aux stations où elle est dégradée, 2 où elle est moyenne et 3 où elle est abondante. Pour le sédiment le codage est basé sur la proportion de sable : 1 pour vaso-sableux, 2 pour sablo-vaseux, et 3 pour sableux.

6.1.4. Présentation méthodologique

6.1.4.1. Démarche suivie

Dans un souci de clarté, nous utiliserons parmi les méthodes d'analyses multivariées disponibles pour traiter ce type de données spatio-temporelles, d'abord les méthodes les plus simples, puis celles plus complexes. Cette démarche devrait permettre de déterminer au fur et à mesure du cheminement quelle est l'information restituée à chaque niveau de complexité et donc si l'application des méthodes les plus évoluées est justifiée par rapport aux objectifs initiaux. Avant de détailler les méthodes d'analyse pour le couplage de la dynamique spatio-temporelle des peuplements de poissons à celle des paramètres du milieu, nous étudierons d'abord chaque groupe de variables séparément.

Les variables environnementales qui sont exprimées dans des unités différentes seront traitées par des analyses mettant en oeuvre une normalisation préalable afin d'homogénéiser le tableau de données. Nous effectuerons donc d'abord une ACP normée du tableau portant sur l'ensemble des variables. Des analyses triadiques partielles (Cf. chapitre 2) nous permettront par la suite d'étudier précisément la permanence des structures spatiales et temporelles. Nous détaillerons lors de l'exposé des résultats les transformations préalables nécessaires des tableaux de données ainsi que les différentes étapes de l'analyse.

Concernant les données piscicoles, nous avons déjà consacré dans ce manuscrit plusieurs chapitres à l'analyse simultanée des tableaux de relevés faunistiques dans le cadre d'étude de la dynamique spatio-temporelle des peuplements. Nous ne discuterons ici que du choix d'une méthode d'analyse de base qui nous semble toujours délicat.

6.1.4.2. Choix d'une méthode d'analyse des données faunistiques

Pour traiter un tableau de données faunistiques, nous avons déjà évoqué la question du choix entre les deux méthodes d'analyses multivariées classiquement utilisées (Dolédéc et Chessel, 1991) : l'ACP centrée par espèces et l'AFC, où la transformation effectuée correspond à un double centrage multiplicatif. Ce choix se révèle en effet fréquemment délicat, c'est pourquoi il nous semble nécessaire d'en débattre à nouveau ici. Nous avons également noté au chapitre 3 la possibilité d'utiliser aussi l'ACP normée qui a cependant l'inconvénient selon nous de trop diminuer la variabilité entre espèces en ramenant la variance de ces dernières à l'unité. En revanche, l'ACP centrée, en associant les espèces sur la base de leur covariance prend en compte leurs variations d'abondance. Aussi, les espèces qui présentent les plus fortes variances (généralement les espèces les plus abondantes), jouent un rôle majeur dans la formation des composantes principales sur lesquelles sont projetées les coordonnées des stations. L'AFC, en ordonnant les espèces et les stations en fonction de leur profil de répartition, positionne les espèces à la moyenne de leur distribution dans les relevés et les relevés à la moyenne de la distribution des espèces qu'ils contiennent. Elle met en évidence des associations d'espèces indépendantes de leur abondance. Ainsi, alors que l'ACP prend en compte les variations d'abondance d'espèces, le double centrage de l'AFC les élimine en partie. Cette dernière méthode revalorise le rôle des espèces rares, qui peuvent avoir un intérêt d'un point de vue écologique, dans la constitution des axes factoriels.

Ces deux méthodes présentent donc une complémentarité, aussi une analyse comparative des résultats obtenus par la mise en oeuvre des techniques fondées sur la logique de chacune d'elles peut s'avérer riche d'enseignements (Blanc et Beaudou, 1998 ; Blanc *et al.*, 1998). Mais généralement le choix de l'une ou l'autre de ces analyses ne pourra se faire selon un critère unique et dépend surtout des objectifs initiaux, du type de données récoltées et de l'échantillonnage.

Une évaluation préalable du protocole d'échantillonnage mis en oeuvre pour collecter les données doit impérativement être faite (Dolédéc et Chessel, 1991). En effet, dans le cas d'un échantillonnage standardisé, l'ACP sera préférable pour une étude des variations d'abondance d'espèces. En revanche, si on ne souhaite pas prendre en compte pour l'analyse le fait que l'échantillonnage ne soit pas standardisé, seule l'AFC pourra être utilisée.

Les objectifs de l'étude restent néanmoins le critère principal à prendre en compte. Par exemple, on choisira plutôt l'ACP centrée par espèces pour classer les relevés en fonction de leur abondance faunistique ou l'ACP centrée par relevés pour établir une typologie des espèces sur la base de leur répartition d'abondance dans les relevés. Si une typologie simultanée des relevés et des espèces sur la base de leur profil de distribution respectif est recherchée, seule l'AFC pourra apporter des éléments de réponse.

Nous avons choisi d'adopter ici une stratégie d'ACP centrée par espèces pour deux raisons : (1) l'échantillonnage réalisé à la senne tournante peut être considéré comme

standardisé. (2) L'objectif final de cette étude est de coupler la dynamique spatio-temporelle des peuplements de poissons à celle des principaux paramètres de l'environnement étudié. Une manière d'effectuer ce couplage est de passer par l'intermédiaire des deux typologies de relevés engendrées par chaque groupe de variables, faunistiques et environnementales (c'est l'idée développée dans l'analyse de co-inertie proposée par Dolédec et Chessel, 1994). Il nous semble donc intéressant d'obtenir déjà au niveau de l'analyse faunistique une typologie des relevés fondée sur les abondances spécifiques grâce à une ACP.

Quelle que soit la logique d'analyse choisie (ACP ou AFC), se pose la question de la prise en compte des espèces rares qui peuvent être trop valorisées par l'AFC tandis qu'elles seront ignorées par l'ACP. Lorsque, comme c'est le cas ici, les variations spatio-temporelles des peuplements font l'objet de l'analyse, les espèces rares apportent peu ou pas d'informations interprétables sur la structure et d'un point de vue statistique il s'avère souvent nécessaire voire indispensable de les éliminer (Field *et al.*, 1982 ; Frontier, 1983 ; Digby et Kempton, 1987). Pour cela, nous avons effectué une première ACP centrée sur le tableau global comprenant toutes les espèces capturées (73 sur l'ensemble de l'année). Cette analyse élimine d'elle même les espèces les moins abondantes, ayant donc les variances les moins fortes, en les plaçant à proximité de l'origine du plan factoriel. Ce sont ces espèces que nous avons effectivement retirées du tableau de données pour la suite des analyses. Il s'agit des espèces dont le pourcentage d'abondance représente moins de 0,01 % de l'abondance totale. Finalement, nous conservons 33 espèces qui représentent 99,65 % de l'abondance totale.

6.1.4.3. Choix d'une méthode pour le couplage des tableaux

Pour analyser les relations existant entre les tableaux faunistiques et des variables du milieu, il existe différentes méthodes (voir Chessel et Mercier, 1993). Celles dissymétriques visent à établir une typologie faunistique des stations à l'aide de plusieurs variables du milieu (Ter Braak, 1987 ; Lebreton *et al.*, 1991) ou inversement, un ensemble de variables du milieu peut être prédit à l'aide d'une structure faunistique. En revanche, les méthodes symétriques prennent en compte de façon égale les deux tableaux simultanément sans à priori. Parmi elles, nous utiliserons ici l'analyse de co-inertie (Dolédec et Chessel, 1994) qui est une méthode de couplage de tableaux utilisable pour tous les types de données.

Un couplage de tableaux par l'analyse de co-inertie considère les deux tableaux comme deux nuages de n lignes dans deux espaces différents. L'objectif est d'établir la concordance qui existe entre la typologie des stations issue des données faunistiques et celle issue des données de milieu. Pour cela, l'analyse associe les deux ACP effectuées sur chacun des tableaux et crée ainsi une nouvelle matrice qui contient dans notre cas les covariances entre l'abondance d'une espèce et une variable environnementale normalisée. L'analyse de co-inertie est l'analyse d'inertie de cette matrice, ce qui revient à maximiser la covariance entre les coordonnées des projections des lignes de chacun des tableaux sur les deux systèmes

d'axes d'inertie générés (faune et milieu). Ces axes d'inertie, appelés axes de co-inertie (ou de co-structure) reflètent donc la relation entre les deux groupes de variables.

Pour l'étude de la structure temporelle et de la structure spatiale de la relation faune-milieu, une première voie de réponse peut être apportée par les analyses de co-inertie inter- et intra-classes (Franquet et Chessel, 1994 ; Franquet *et al.*, 1995 ; Lamouroux *et al.*, 1995). L'analyse de co-inertie inter-dates effectue un couplage des deux tableaux inter-dates qui sont les tableaux de moyennes calculées par dates et pondérées par le nombre de stations par date. Elle révèle la relation faune-environnement existant à l'échelle des dates, c'est-à-dire la co-structure temporelle. L'analyse de co-inertie intra-dates compare deux tableaux intra-dates qui sont les tableaux de valeurs centrées par date. Elle révèle au contraire la relation faune-environnement existant à l'échelle de la station, c'est-à-dire la co-structure spatiale. De façon symétrique, des co-structures spatiale et temporelle peuvent être également obtenues par des analyses de co-inertie, respectivement, inter-stations et intra-stations.

Nous présenterons et comparerons les résultats obtenus par chacune de ces méthodes et nous discuterons, s'il y a lieu, des apports de chacune d'elles.

Dans ce qui suit, nous exposerons donc d'abord les résultats obtenus pour chaque groupe de variables séparément, environnementales et faunistiques. Puis, nous effectuerons le couplage entre la structure spatio-temporelle du peuplement et celle des principaux paramètres du milieu.

6.2. Analyses séparées de chaque groupe de variables

6.2.1. Dynamique spatio-temporelle des variables environnementales

6.2.1.1. Représentation des variables

La figure 6.2 représente les variations spatio-temporelles des variables de milieu continues après normalisation. Elle fait apparaître :

- L'évolution essentiellement temporelle des variables températures, salinité et chlorophylle. On observe pour la température des valeurs faibles en février, avril et décembre et des maxima entre juin et août, et pour la chlorophylle des valeurs minimales en février, octobre et décembre et des maxima d'avril à août. Le niveau de salinité semble également varier selon la station. Dans le Saloum, elle augmente de l'aval (station 19) vers l'amont (station 15 et 16) du fait du caractère inverse de l'estuaire. Le Diomboss et le Bandiala, avec une longueur plus faible et des eaux plus fréquemment renouvelées par la mer et qui de plus, reçoivent des apports d'eau douce de rivières et de plusieurs sources, ont des salinités inférieures à celles du Saloum.

Quelle que soit la station, un maximum de salinité est observé en avril et juin, c'est-à-dire durant la saison sèche chaude et un minimum en octobre, c'est-à-dire juste après la saison humide;

- Les variations essentiellement spatiale de la profondeur, les stations 1 et 19 situées aux embouchures du Bandiala et du Saloum semblant varier différemment des autres stations. L'allure des courbes laisse ainsi supposer l'existence d'un effet d'interaction espace-temps;

- La transparence, maximale en février, diminue régulièrement jusqu'en octobre où elle semble réaugmenter. De plus, on peut observer que les stations 9 et 19 situées à l'embouchure du Diomboss et du Saloum ont un comportement différent de toutes les autres avec un maximum en août durant la saison des pluies.

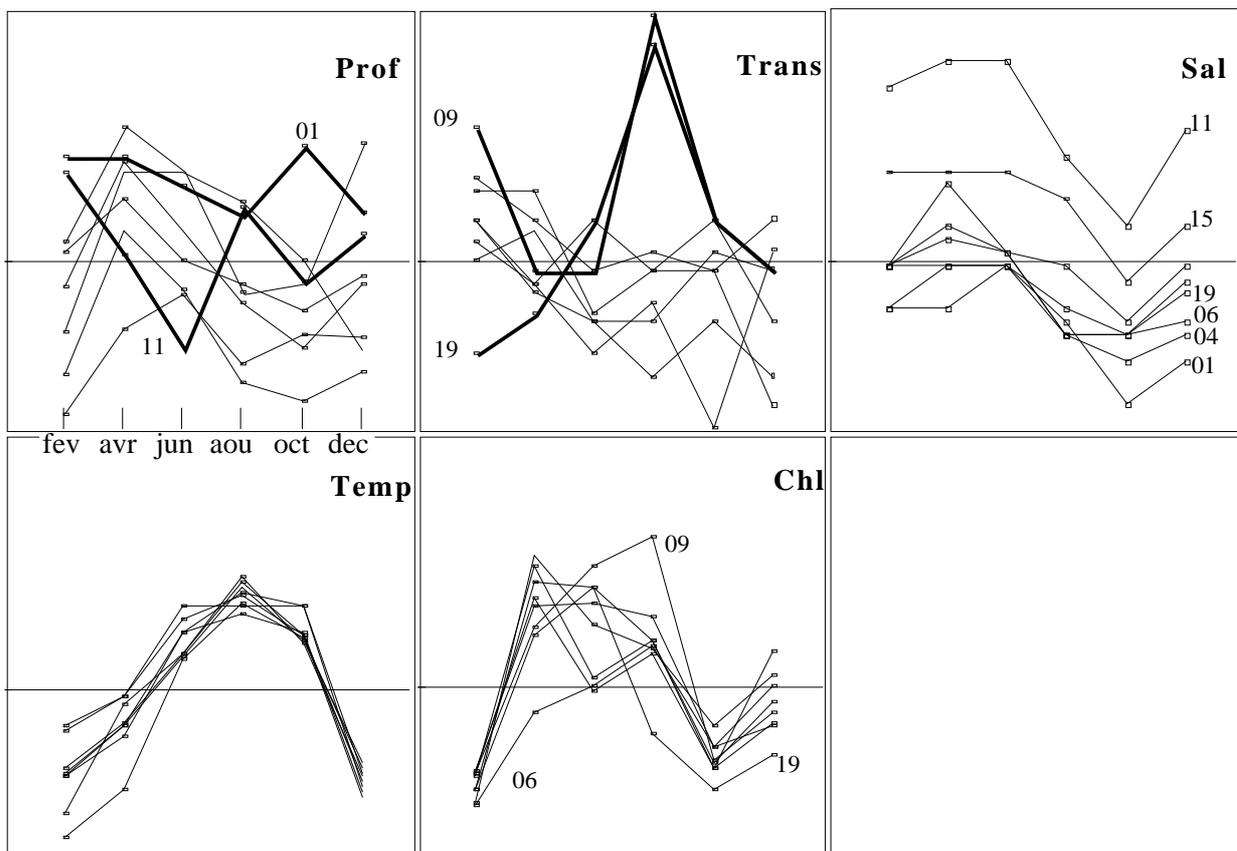


Figure 6.2 : Représentation spatio-temporelle des variables continues du milieu (données normalisées). Prof : profondeur (m), Trans : transparence (m), Sal : salinité (g/l), Temp : température (°C), Chl : concentration en pigments chlorophylliens ($\mu\text{g/l}$).

Les trois autres variables : distance à l'embouchure, état de la mangrove et type de sédiments sont caractéristiques des stations, elles ne varient pas dans le temps. En ce qui concerne la mangrove la valeur 0 est affectée aux stations où la végétation est absente, 1 où elle est dégradée, 2 où elle est moyenne, 3 où elle est abondante. Ainsi, dans les stations 11 et 19 respectivement en amont et à l'embouchure du Saloum, la végétation est dégradée ; dans les stations 1 et 9 à l'embouchure du Bandiala et du Diomboss, elle est moyennement abondante et dans les stations "intermédiaires" 4, 6, 15 et 16 elle est abondante. Pour le sédiment le codage est basé sur la proportion de sable : 0 pour vaseux, 1 pour vaso-sableux,

2 pour sablo-vaseux et 3 pour sableux. Les stations 11 et 16 sont vaso-sableuses, 1, 4 et 15 sont sablo-vaseuses et 6, 9 et 19 sont sableuses.

6.2.1.2. Analyse en composantes principales des variables du milieu

Une analyse en composantes principales normées de l'ensemble des variables a été effectuée (figure 6.3). Le plan 1-2 (48,6 % de l'inertie), essentiellement spatial, fait apparaître le gradient amont-aval en constituant trois groupes de stations. Selon l'axe 1, les stations amont du Saloum (11, 15 et 16), qui sont aussi les moins sableuses et les plus salées s'opposent aux stations d'embouchure sableuses (1, 9 et 19) et avec un taux de salinité moins élevé.

Entre ces deux groupes, se positionnent sur l'axe 2 les stations intermédiaires 4 et 6 du Bandiala et du Diomboss à la mangrove abondante et qui sont aussi les moins profondes. Se rattachent à ce dernier groupe les stations 15 et 16 en octobre, ce qui correspond à la période qui suit immédiatement la saison des pluies durant laquelle on observe une diminution de la salinité dans cette zone du Saloum

Sur le plan 3-4 (figure 6.3D) représentant 30,5 % de l'inertie, l'axe 3 définit un gradient temporel avec les variables chlorophylle et température. Le plan des relevés (figure 6.3E) s'organise selon ce gradient : les mois de février, décembre et octobre sont les plus froids, tandis qu'en avril, juin et août les températures et les teneurs de chlorophylle sont les plus élevées. L'axe 4 exprime les transparences exceptionnelles observées en août dans les stations d'embouchure 9 et 19.

6.2.1.3. Etude des effets spatiaux et temporels

Afin d'étudier la dynamique spatio-temporelle des variables du milieu, nous ne prendrons pas en compte ici les variables à variation strictement spatiale (c'est-à-dire la distance à l'embouchure, le type de sédiment et l'état de la mangrove). Nous les réintroduirons lors de l'analyse des relations avec le peuplement.

	prof	trans	sal	temp	chlor
date	NS	NS	p = 0,008	p<10 ⁻⁴	p<10 ⁻⁴
station	p=0,001	NS	p<10 ⁻³	NS	NS

Tableau 6.1 : Résultats du test de Kruskal-Wallis sur les variables continues (NS pour p>0,05)

Le tableau 6.1 montre les résultats des tests de Kruskal-Wallis effectué sur les variables brutes. Ils confirment sur certains points les observations faites à partir des représentations graphiques des variables (figure 6.2) et ceux obtenus par l'ACPn (figure 6.3) : l'évolution temporelle significative des variables température, chlorophylle et salinité et l'évolution spatiale significative pour les variables salinité et profondeur.

Bien que variant de façon à la fois spatiale et temporelle, la salinité est très mal représentée dans le plan 3-4 de l'ACPn qui rend compte uniquement du caractère spatial de cette variable. Il en est de même pour la profondeur pour laquelle l'évolution temporelle n'est pas significative bien que les courbes laissaient deviner un effet d'interaction espace-temps.

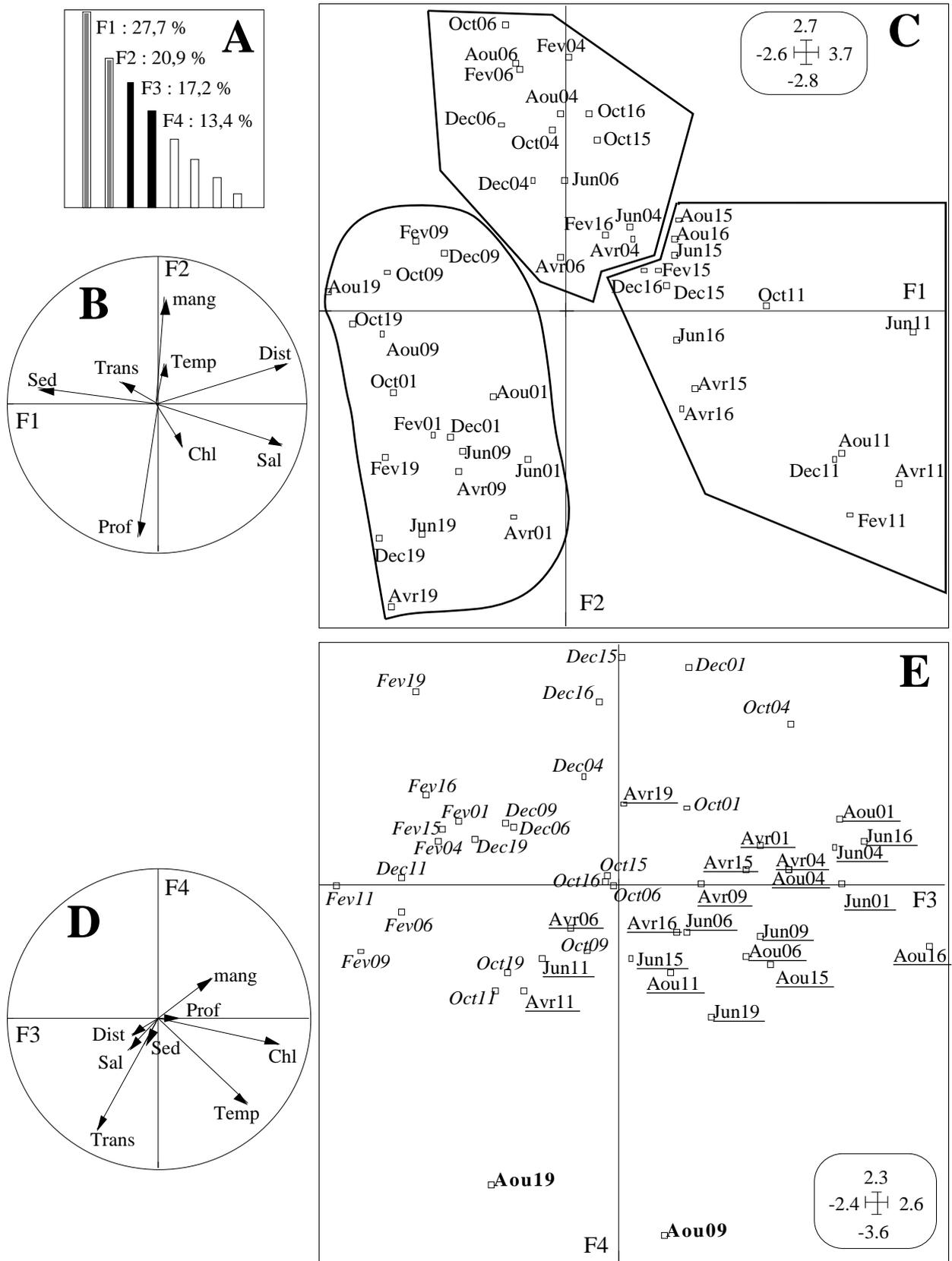


Figure 6.3 : ACP normée du tableau des variables météorologiques. A - Histogramme des valeurs propres. B et D - Plans 1-2 et 3-4 des cercles des corrélations entre variables. C et E - Plans factoriels 1-2 et 3-4 des coups de pêche

Enfin, malgré les particularités observées pour les stations 9 et 19 au mois d'août, la transparence ne varie pas globalement de façon significative dans le temps ou dans l'espace.

La figure 6.4 montre les résultats des analyses inter-dates et des analyses inter-stations dont les inerties représentent respectivement 44,4 % et 30,5 % de l'inertie totale.

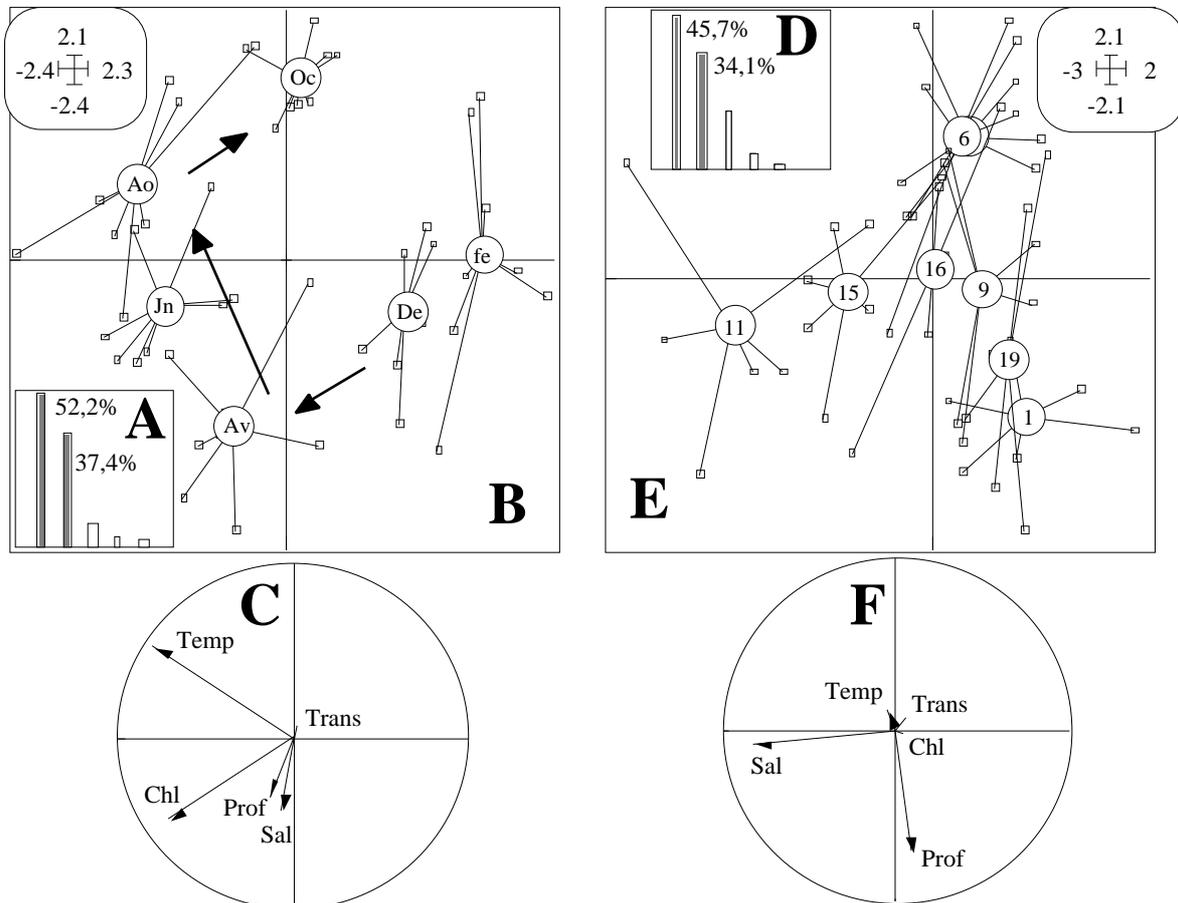


Figure 6.4 : ACP inter-dates (à gauche) et ACP inter-stations (à droite) du tableau des variables du milieu, plan 1-2.

ACP inter-dates : A - histogramme des valeurs propres, B - projection des coups de pêches en individus supplémentaires qui sont reliés aux centres de classes, C - projection des variables.

ACP inter-stations : D - histogramme des valeurs propres, E - projection des coups de pêches en individus supplémentaires qui sont reliés aux centres de classes, F - projection des variables.

Le plan 1-2 de l'inter-date met en évidence le cycle saisonnier (figure 6.4B) qui est dû essentiellement à la température et à la chlorophylle selon l'axe 1 (figure 6.4C). Les variables salinité et profondeur dont le caractère temporel avait été ignoré par l'ACP du tableau global interviennent aussi selon l'axe 2 (figure 6.4C). Ainsi, les mois de février et décembre sont caractérisés par des eaux froides et pauvres en chlorophylle. En avril, les températures commencent à augmenter, chlorophylles, profondeurs et salinités sont élevées, il en est de même en juin avec en plus des températures élevées. En août, température et chlorophylle sont maximales tandis que la salinité et la profondeur diminuent. En octobre, seule la température est élevée alors que la chlorophylle est minimale.

Le plan 1-2 de l'inter-stations (figure 6.4E) ressemble à celui obtenu par l'ACP (figure 6.3B) si on ne tient pas compte sur celui-ci des trois variables distance à l'embouchure, sédiment et mangrove, l'axe 1 représente un gradient spatial de salinité et l'axe 2 est caractérisé par la profondeur. On sépare ainsi nettement les deux phénomènes dans l'espace : la salinité est maximale dans la station 11 et élevée dans les stations 15 et 16 alors que la profondeur est maximale dans les stations d'embouchure 1 et 19 et élevée dans la station 9, les stations 4 et 6 intermédiaires ne participent pas à ces gradients.

En conclusion, le cycle temporel observé est dû essentiellement à la température et aux teneurs en chlorophylle tandis que la structure spatiale est liée à la salinité et à la profondeur, la salinité augmentant de l'embouchure de l'estuaire vers l'amont.

6.2.1.4. Permanence des structures spatiales et temporelles du milieu

Afin de juger de la permanence des structures, nous utilisons l'analyse triadique partielle adaptée à l'analyse des cubes de données dont nous disposons ici (Cf. chapitre 2). Pour étudier l'évolution temporelle de la structure spatiale, nous effectuerons une analyse triadique partielle des 6 tableaux-campagnes [lignes-stations x colonnes-variables du milieu]. De façon orthogonale, et afin de juger de la permanence spatiale de la structure temporelle, nous effectuerons l'analyse triadique partielle des 8 tableaux-stations [lignes-dates x colonnes-variables du milieu].

Transformation initiale des tableaux

L'analyse triadique partielle a déjà été utilisée pour le traitement des tableaux faunistiques totalement appariés (chapitre 3). Dans le cas où plusieurs tableaux de données de milieu sont traités par cette méthode, une normalisation des variables, exprimées dans des unités différentes, s'impose. Deux options sont possibles : (1) les tableaux sont considérés séparément et les variables sont centrées et normées par tableau, ce qui a pour effet de ramener à l'unité l'inertie de chaque tableau, (2) tous les tableaux forment un seul tableau contenant autant de blocs de lignes qu'il y a de tableaux. Les variables peuvent être centrées alors par bloc de lignes (toutes les variables de chacun des blocs ont une moyenne nulle) et normées globalement (la variance globale est alors ramenée à 1, Bouroche, 1975). Avec la première option la variabilité interne de chacun des tableaux n'est pas prise en compte. Avec la seconde option ("normalisation de Bouroche"), les éventuelles modifications de la variance par variable et par tableau sont mises en valeur, l'inertie pouvant varier d'un tableau à l'autre. C'est cette dernière option que nous avons choisie ici pour normaliser les tableaux.

La figure 6.5 représente les données après cette transformation dans le cadre de l'étude de l'évolution temporelle de la structure spatiale.

En comparant avec la figure 6.2 représentant les données normées sur l'ensemble des relevés (normalisation classique d'un tableau unique), une différence importante est constatée entre les deux représentations pour les variables température et chlorophylle. Pour ces variables,

caractérisées par des évolutions essentiellement temporelles, cette transformation permet de mieux mettre en évidence la variabilité inter-stations. Ainsi, il apparaît nettement des différences de température entre les stations aux mois de février et avril.

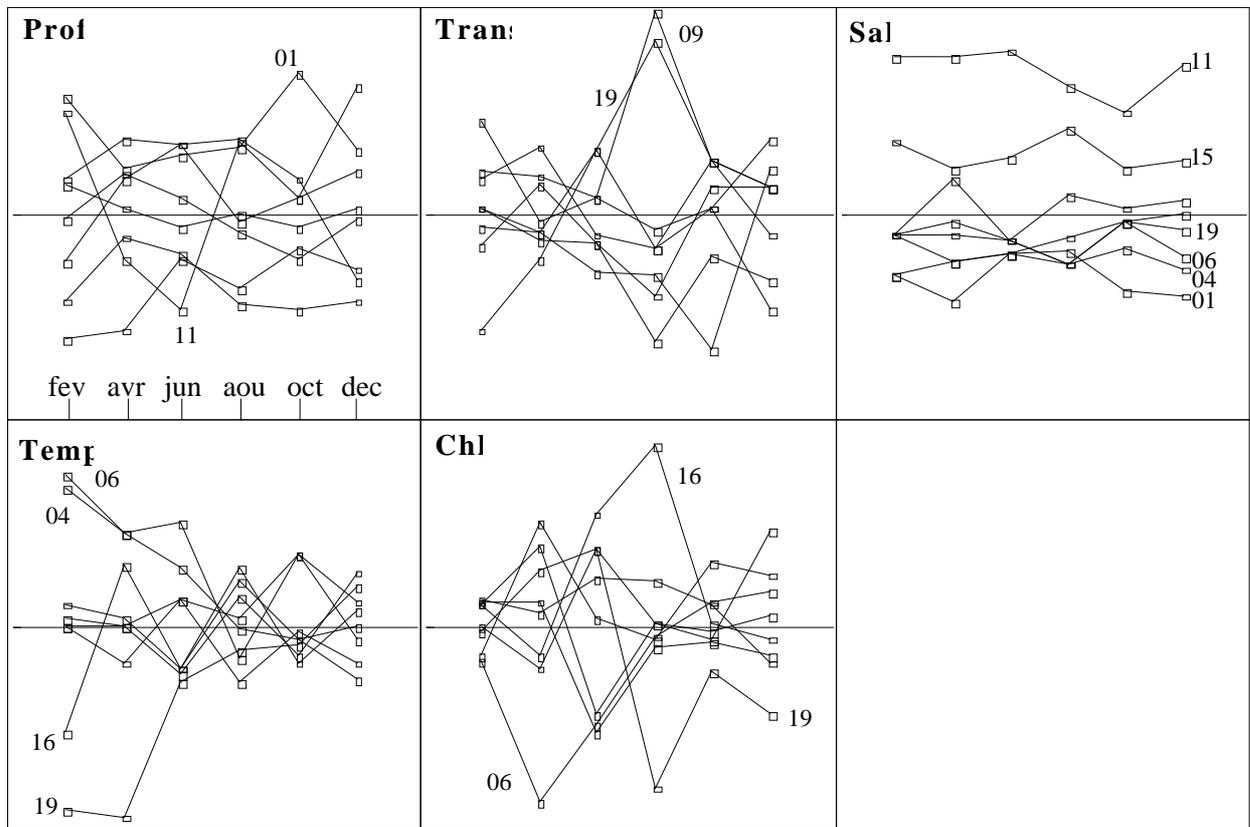


Figure 6.5 : Représentation des données après centrage des variables par tableaux-dates et normalisation globale

Evolution temporelle de la structure spatiale

Les valeurs médiocres des coefficients de corrélation vectorielle entre campagnes (tableau 6.2) indiquent une faible ressemblance entre les tableaux-dates sauf peut-être entre février et avril et entre août et octobre ($RV > 0,5$). Les valeurs des poids permettent de connaître la participation de chaque tableau à la formation du compromis. Ces valeurs sont assez hétérogènes : c'est le mois de février qui participe le plus à la formation du compromis (poids = 0,501) et le mois de décembre le moins (poids = 0,283).

Tableau-station	RV						Poids	Cos ²
Février	1						0,501	0,573
Avril	0,617	1					0,453	0,437
Juin	0,412	0,470	1				0,383	0,380
Août	0,267	0,198	0,348	1			0,461	0,184
Octobre	0,447	0,339	0,474	0,512	1		0,324	0,334
Décembre	0,282	0,299	0,174	0,435	0,423	1	0,283	0,295

Tableau 6.2 : Paramètres numériques associés à l'analyse triadique partielle des données de milieu en considérant un tableau par date - RV : matrice des corrélations RV entre tableaux ; Poids : coefficients de pondération du tableau k ; Cos² : cosinus carré entre le tableau k et le compromis.

Le compromis fournit une image moyenne de la structure spatiale. Le plan 1-2 (figure 6.6B), qui représente 74,1 % de l'inertie totale, est caractérisé essentiellement par la salinité et la profondeur mais aussi par la température dont l'influence n'apparaissait pas sur le plan 1-2 de l'inter-station (figure 6.4F). Profondeur et température sont inversement corrélées et indépendantes de la salinité. La médiocrité des valeurs de Cos^2 qui sont des indices de la qualité de la reconstitution par chaque tableau de la structure du compromis (tableau 6.2) montre qu'aucun tableau ne reconstitue parfaitement cette structure. Chaque tableau contient donc probablement une autre information que celle exprimée par la structure compromis. De plus, ces valeurs sont relativement hétérogènes (entre 0,184 pour le mois d'août et 0,573 pour le mois de février). Ceci montre que la structure spatiale des variables qui est mise en évidence par le compromis n'est pas tout à fait stable dans le temps.

La projection sur ce plan des variables des analyses séparées correspondant à chaque date permet de visualiser graphiquement la reproductibilité de cette structure compromis dans le temps (figure 6.6C). Quelle que soit la campagne, on retrouve le gradient de salinité et l'influence de la profondeur. Celle de la température se retrouve uniquement aux mois de février, avril et juin où les variations inter-stationnelles de température sont les plus fortes (figure 6.5). De façon ponctuelle, d'autres variables contribuent à la structure spatiale ; c'est le cas de la chlorophylle en juin qui augmente avec la profondeur de la station et de la transparence en août (pic dans les stations 09 et 19) et octobre. En décembre, seules la profondeur et la salinité participent à la structure spatiale.

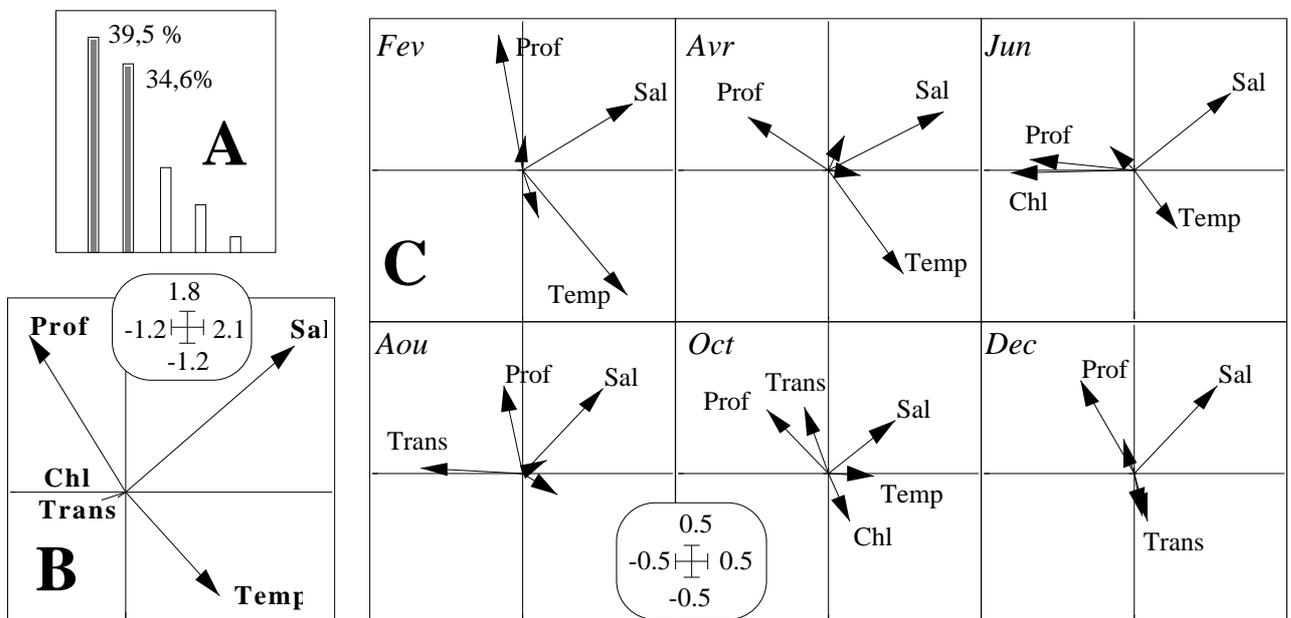


Figure 6.6 : Evolution temporelle de la structure spatiale des variables du milieu : analyse triadique partielle des tableaux correspondant aux campagnes. A - Histogramme des valeurs propres du compromis. B - Plan 1-2 du compromis. C - Analyse de la reproductibilité de la structure du compromis : représentation par campagne des variables des analyses séparées dans le plan 1-2 du compromis

Permanence spatiale de la structure temporelle

Pour étudier celle-ci, on effectue une analyse triadique partielle non plus en considérant un tableau par date mais un tableau par station.

La matrice des coefficients de corrélation vectorielle inter-stations (tableau 6.3) montre des valeurs assez élevées entre la majorité des stations. La station 19 à l'embouchure du Saloum, qui a la particularité d'être soumise à un fort hydrodynamisme, est celle qui est la moins bien corrélée à toutes les autres, en particulier à la station 01 à l'aval du Bandiala et à la 11 en amont du Saloum. Cette dernière est également très peu corrélée avec la station d'embouchure du Diomboss (09) mais l'est en revanche avec celle du Bandiala (01). Chaque tableau-station participe à la formation du compromis de façon assez homogène : les valeurs de poids sont comprises entre 0,310 pour la station 11 et 0,416 pour la station 16.

Tableau-station	RV								Poids	Cos ²
01 (aval Bandiala)	1								0,359	0,569
04 (Bandiala)	0,740	1							0,355	0,534
06 (amont Bandiala)	0,680	0,769	1						0,338	0,605
09 (aval Diomboss)	0,466	0,573	0,584	1					0,374	0,419
11 (amont Saloum)	0,724	0,531	0,479	0,245	1				0,310	0,480
15 (Saloum)	0,800	0,566	0,651	0,578	0,651	1			0,350	0,624
16 (Saloum)	0,725	0,594	0,812	0,611	0,558	0,755	1		0,416	0,756
19 (aval Saloum)	0,279	0,355	0,416	0,571	0,239	0,524	0,471	1	0,317	0,407

Tableau 6.3 : Paramètres numériques associés à l'analyse triadique partielle des données de milieu en considérant un tableau par station - RV : matrice des corrélations RV entre tableaux ; Poids : coefficients de pondération du tableau k ; Cos² : cosinus carré entre le tableau k et le compromis.

Le compromis fournit une image moyenne de la structure temporelle. L'histogramme des valeurs propres (figure 6.7A) montre qu'il est clairement bidimensionnel (87,5 % de l'inertie représentée sur les axes 1 et 2). Le plan 1-2 du compromis (figure 6.7B) montre que les variables chlorophylle, profondeur et salinité sont corrélées positivement selon l'axe 1 qu'elles caractérisent et l'axe 2 correspond au gradient de température.

Les valeurs de Cos² (tableau 6.3) sont relativement élevées et homogènes (entre 0,407 et 0,756). Ceci indique une assez bonne reconstitution de la structure compromis par chaque tableau, même si elle n'est pas parfaite, en particulier pour la station aval 9 du Diomboss et pour les stations d'embouchure (19) et amont (11) du Saloum qui ont des valeurs de Cos² inférieures à 0,5. En revanche les stations intermédiaires du Saloum (15 et 16) reconstituent assez bien la structure compromis (Cos² égale à 0,624 et 0,756). Ainsi, la structure temporelle des variables qui est mise en évidence par le compromis semble plus stable dans l'espace que ne l'est la structure spatiale dans le temps.

La projection des variables des analyses séparées correspondant à chaque station sur le plan 1-2 du compromis (figure 6.7C) montre que la température est toujours liée à l'axe 2. Sur cet axe, la transparence joue aussi un rôle dans deux stations essentiellement : à la station

19 elle est corrélée à la température et apparaît comme le facteur structurant prépondérant, et à la station 4 où elle est cette fois inversement corrélée à la température. Sur l'axe 1, on observe une corrélation des variables chlorophylle et salinité dans les stations 1 et 4, profondeur et salinité dans la station 06, profondeur et chlorophylle dans la station 19 et une corrélation des trois variables uniquement dans la station 15, la chlorophylle étant plutôt corrélée à la température sur l'axe 2 à la station 16. En revanche dans la station 11, profondeur et chlorophylle sont inversement corrélées.

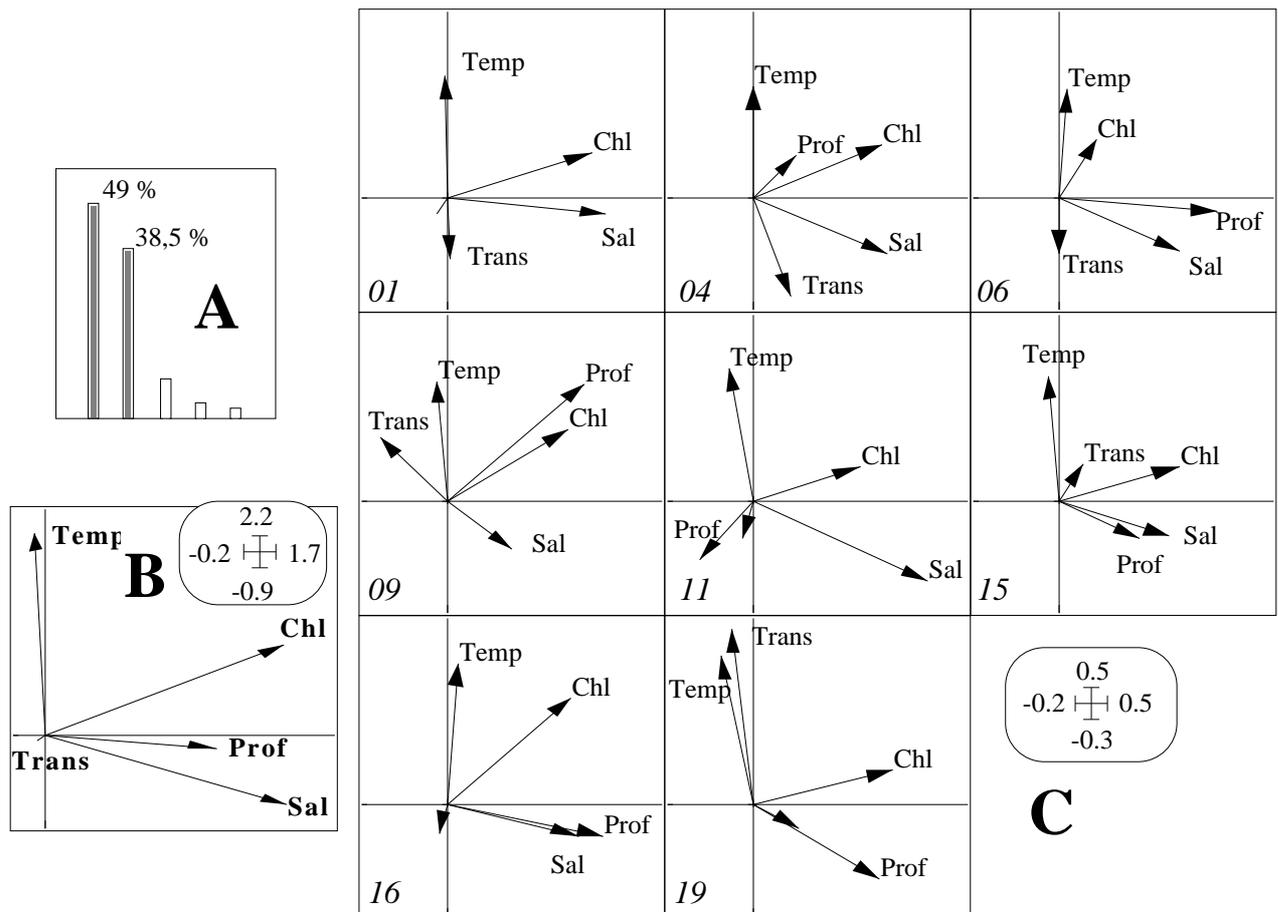


Figure 6.7 : Evolution spatiale de la structure temporelle des variables du milieu : analyse triadique partielle des tableaux correspondant aux stations. A - Histogramme des valeurs propres du compromis. B - Plan 1-2 du compromis. C - Analyse de la reproductibilité de la structure du compromis : représentation par station des variables des analyses séparées dans le plan 1-2 du compromis

En conclusion, les variables du milieu varient de façon à la fois spatiale et temporelle. La structure spatiale compromis des variables met essentiellement en évidence un gradient de salinité et l'influence de la profondeur qui se retrouvent de façon plus ou moins marquée dans la majorité des campagnes. Cependant, les effets des autres variables modifient selon les campagnes cette structure spatiale compromis. La structure temporelle compromis des variables montre une corrélation entre les variables chlorophylle, profondeur et salinité selon l'axe 1 alors que l'axe 2 représente le gradient de température. Cette structure temporelle est

plus stable dans l'espace que ne l'est la structure spatiale dans le temps. On note cependant des variations des effets des trois premières variables selon les stations et l'apparition de l'effet de la transparence aux stations 04, 09 et 19 liée à un pic de celle-ci en août dans ces deux dernières stations.

6.2.2. Dynamique spatio-temporelle du peuplement

La liste des 33 espèces retenues ainsi que les codes utilisés se trouvent dans le tableau 6.4.

Espèce	Code	Famille	Catégorie
<i>Arius latiscutatus</i>	AGA	Ariidae	ME
<i>Antennarius pardalis</i>	APA	Antennariidae	Mo
<i>Brachydeuterus auritus</i>	BAU	Pomadasyidae	ME
<i>Caranx hippos</i>	CHI	Carangidae	ME
<i>Chloroscombrus chrysurus</i>	CHL	Carangidae	ME
<i>Scomberomorus tritor</i>	CTR	Scombridae	Ma
<i>Cynoglossus senegalensis</i>	CYS	Cynoglossidae	Em
<i>Drepane africana</i>	DAF	Ephippidae	Mo
<i>Dasyatis margarita</i>	DMA	Dasyatidae	Em
<i>Epinephelus aeneus</i>	EAE	Serranidae	ME
<i>Ethmalosa fimbriata</i>	EFI	Clupeidae	Em
<i>Ephippion guttiferum</i>	EGU	Tetraodontidae	Mo
<i>Galeoides decadactylus</i>	GDE	Polynemidae	ME
<i>Eucinostomus melanopterus</i>	GME	Gerreidae	ME
<i>Gerres nigri</i>	GNI	Gerreidae	Es
<i>Hemiramphus brasiliensis</i>	HBR	Hemiramphidae	Ma
<i>Ilisha africana</i>	IAF	Clupeidae	Ma
<i>Liza dumerili</i>	LDU	Mugilidae	Em
<i>Liza falcipinnis</i>	LFA	Mugilidae	Em
<i>Liza grandisquamis</i>	LGR	Mugilidae	Em
<i>Mugil bananensis</i>	MBA	Mugilidae	Em
<i>Mugil cephalus</i>	MCE	Mugilidae	Mo
<i>Mugil curema</i>	MCU	Mugilidae	ME
<i>Pseudolithus brachygnathus</i>	PBR	Sciaenidae	Ma
<i>Pseudolithus elongatus</i>	PEL	Sciaenidae	Em
<i>Pomadasys incisus</i>	PIN	Pomadasyidae	Ma
<i>Pomadasys jubelini</i>	PJU	Pomadasyidae	Em
<i>Pomadasys peroteti</i>	PPE	Pomadasidae	Em
<i>Pteroscion peli</i>	PTP	Sciaenidae	Em
<i>Sardinella maderensis</i>	SEB	Clupeidae	ME
<i>Tilapia guineensis</i>	TGU	Cichlidae	Es
<i>Trichiurus lepturus</i>	TLE	Trichiuridae	ME
<i>Trachurus trecae</i>	TTR	Carangidae	Em

Tableau 6.4 : Liste des espèces retenues après élimination des espèces les plus rares. Es : formes estuariennes strictes, ME : formes marines-estuariennes, Mo : formes marines-occasionnelles, Ma : formes marines accessoires, Em : formes estuariennes d'origine marine (d'après Albaret et Diouf, 1994).

La distribution spatio-temporelle de ces espèces est représentée sur la figure 6.8. On constate la dominance d'une dizaine d'espèces principalement : *Brachydeuterus auritus* (BAU), *Chloroscombrus chrysurus* (CHL), *Scomberomorus tritor* (CTR), *Ethmalosa fimbriata*

(EFI), *Galeoides decadactylus* (GDE), *Eucinostomus melanopterus* (GME), *Gerres nigri* (GNI), *Illisha africana* (IAF), *Liza dumerili* (LDU), *Sardinella maderensis* (SEB). Il s'agit essentiellement de formes marines-estuariennes au sens d'Albaret et Diouf (1994) : ce sont des espèces marines ayant une large répartition spatio-temporelle dans les milieux estuariens et lagunaires, correspondant à des aptitudes osmo-régulatrices poussées.

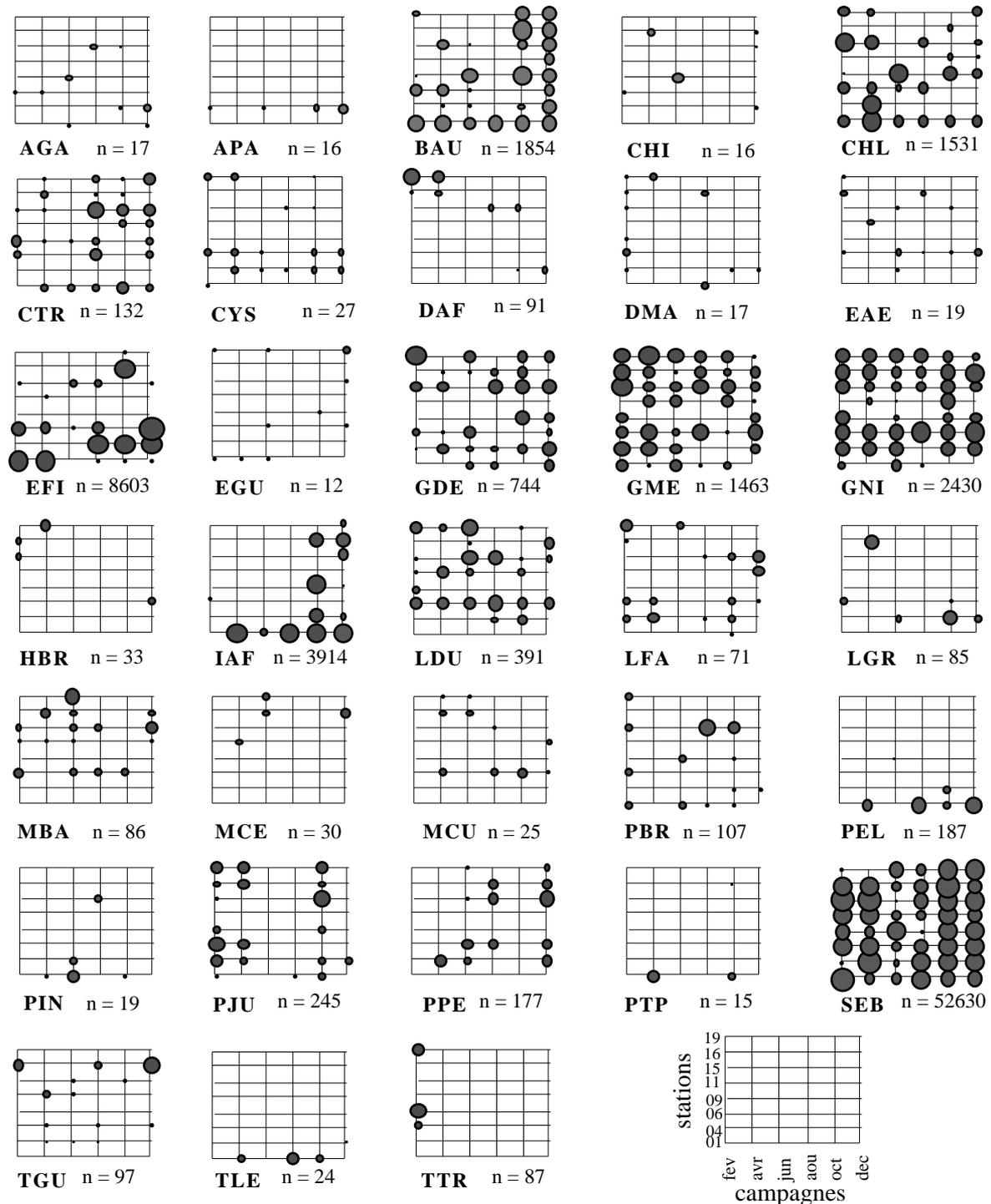


Figure 6.8 : Représentation des distributions spatio-temporelles des espèces (effectifs transformés $\log(x+1)$). La grandeur des cercles est proportionnelle à l'abondance capturée à chaque coup de pêche. n = nombre d'individus échantillonnés au total.

6.2.2.1. Variation spatio-temporelle des abondances

La figure 6.9 représente le nombre d'individu total capturé par station en fonction de la campagne. Les mêmes modèles d'évolution temporelle ne sont pas observés dans toutes les stations.

Quelle que soit la campagne considérée, les stations 11 et 19 présentent les effectifs les plus faibles; Ce sont celles où règnent pendant presque toute l'année des conditions défavorables caractérisées par une très forte salinité dans la station 11 qui est la plus amont, et un hydrodynamisme important pour la station 19 qui reçoit une très forte houle (Diouf, 1996). Les stations 15 et 16 sont caractérisées par une forte variabilité saisonnière qui serait liée principalement à la présence de formes juvéniles d'origine marine. Celles-ci exploitent temporairement l'importante richesse trophique de ces stations et migrent en mer à certaines périodes de l'année soit pour se reproduire soit parce que les salinités deviennent trop élevées (Diouf, 1996).

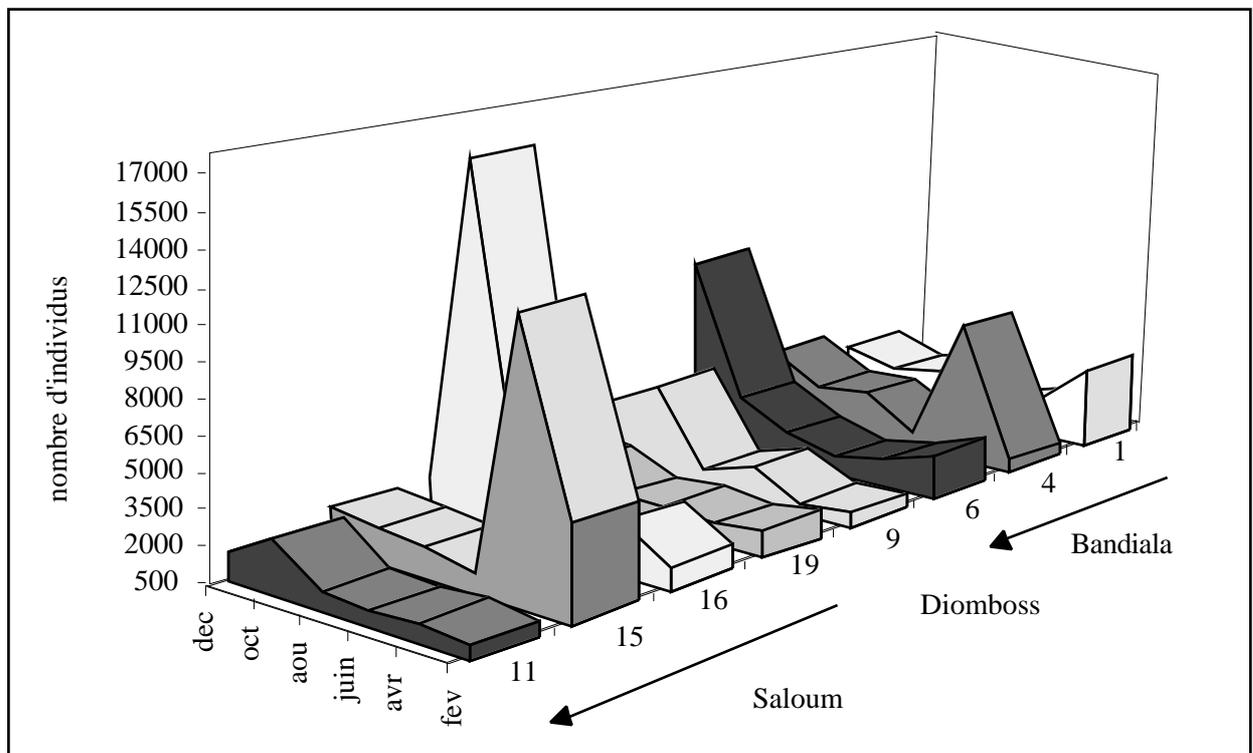


Figure 6.9 : Abondances par station en fonction de la campagne

Quelle que soit la station considérée, les effectifs les plus faibles sont observés au début de la saison des pluies (juin et août) au cours de laquelle beaucoup d'espèces émigrent en mer (Diouf, 1996). En avril, ce sont les stations 4 et 15 qui ont les effectifs les plus élevés et en octobre ce sont les stations 9 et 16. Ces fortes augmentations d'effectif sont liées à des captures des espèces *Ethmalosa fimbriata* et *Sardinella maderensis* (cf. figure 6.8) qui vivent en bancs.

6.2.2.2. Analyse du tableau des abondances faunistiques

Les résultats issus de l'ACP centrée par espèces du tableau global (48 lignes stations-dates et 33 colonnes espèces) se trouvent sur la figure 6.10.

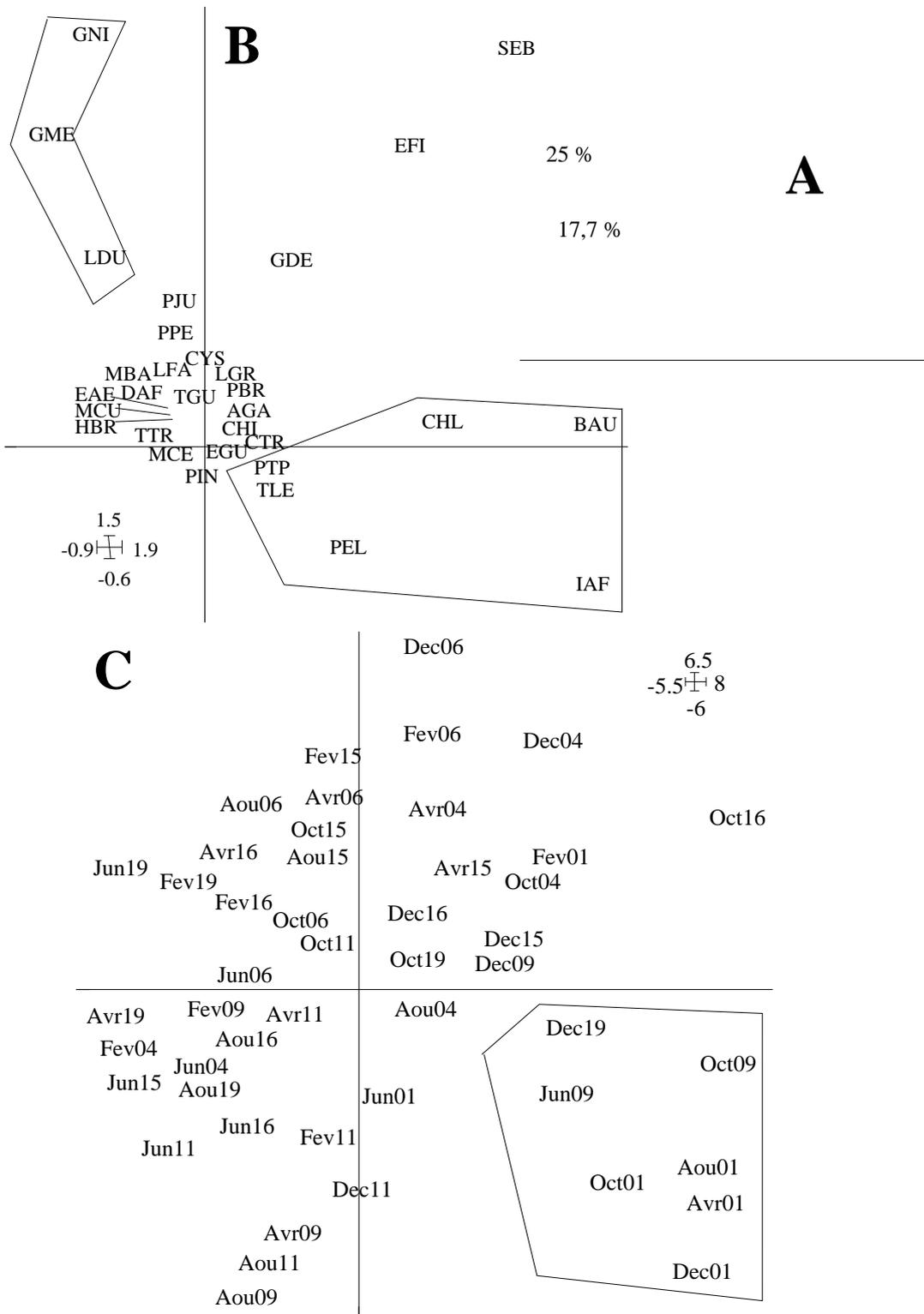


Figure 6.10 : ACP centrée sur le tableau des abondances des 33 espèces principales (après transformation $\log(x+1)$). A - Histogramme des valeurs propres. B - Plan factoriel 1-2 des espèces. C - Plan factoriel 1-2 des relevés

Les 2 premiers axes représentant 42,7 % de l'inertie totale ont été retenus pour l'interprétation. L'axe 1 est caractérisé par un premier groupe d'espèces (figure 6.10B) : *B. auritus* (BAU), *C. chrysurus* (CHL), *I. africana* (IAF) et dans une moindre mesure, *Pseudolithus elongatus* (PEL), *Pteroscion peli* (PTP) et *Trichiurus lepturus* (TLE). Ces espèces sont toutes majoritairement présentes dans la station 1 la plus marine située en aval du Bandiala ainsi qu'en juin ou octobre dans la station 9 en aval du Diomboss et en décembre dans la station 19 en aval du Saloum pour les trois espèces les plus abondantes (BAU, CHL, IAF). Un deuxième groupe d'espèces est caractéristique à la fois des axes 1 et 2 avec *S. maderensis* (SEB), *E. fimbriata* (EFI), et *G. decadactylus* (GDE). Il est lié à presque toutes les stations sauf la plus amont et la plus aval du Saloum (station 11 et 19) et aux campagnes correspondant à la saison sèche : février, avril, octobre et décembre. Enfin, les espèces *G. nigri* (GNI), *E. melanopterus* (GME) et *L. dumerili* (LDU) caractérisent l'axe 2. Elles ont la particularité de n'être quasiment pas représenté dans les stations 1 et 9 mais le sont en revanche dans la station 11 la plus amont du Saloum.

Ainsi, cette ACP montre un mélange des effets spatiaux et temporels dans la répartition des peuplements.

6.2.2.3. Etude des effets spatiaux et temporels

Des analyses inter-classes sont effectuées afin de séparer la variabilité inter-campagnes dans le contenu spécifique des différentes stations de la variabilité inter-stations dans le contenu spécifique des différentes campagnes. Les inerties inter-campagnes et inter-stations représentent respectivement 17 % et 30 % de l'inertie totale. Des tests de permutations montrent que ces variations temporelles et spatiales sont très significatives ($p < 10^{-3}$).

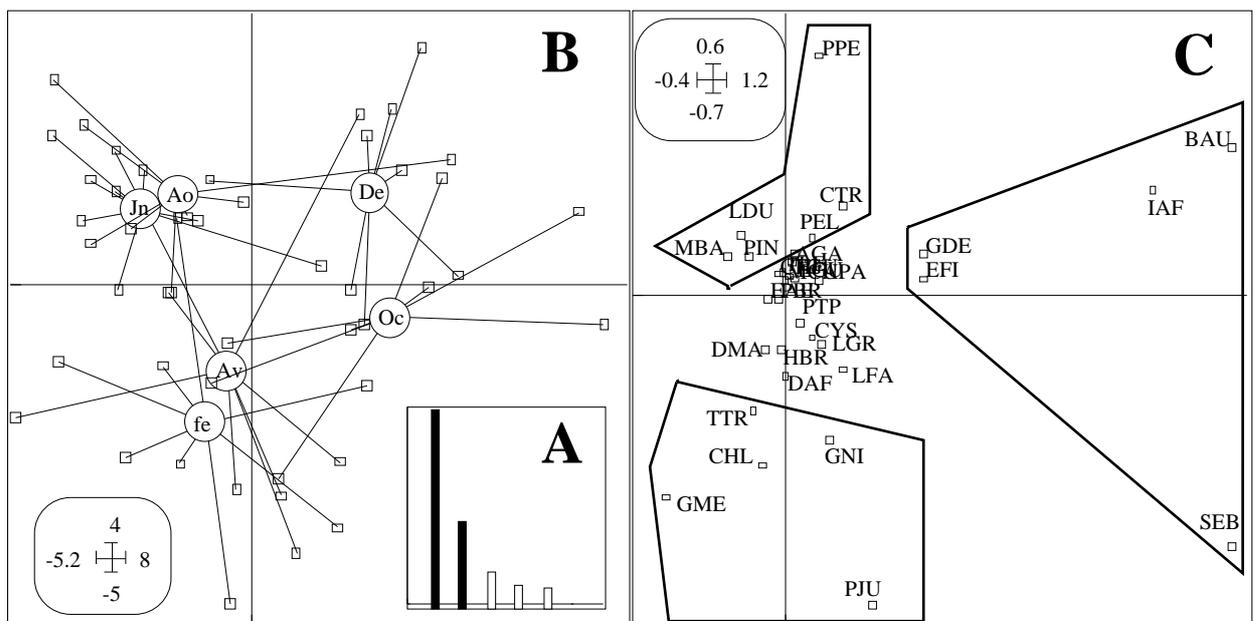


Figure 6.11 : ACP inter-campagnes du tableau des abondances des espèces (48 x 33), plan 1-2. A - histogramme des valeurs propres, B - projection des coups de pêches en individus supplémentaires qui sont reliés aux centres de classes, C - projection des espèces.

Le plan 1-2 de l'inter-campagnes (figure 6.11) montre l'existence de 3 périodes même si la variabilité autour des mois d'octobre, de février et d'avril apparaît assez importante. Les mois de décembre et octobre s'opposent selon l'axe 1 aux campagnes de juin et août d'une part et février et avril d'autre part, ces deux dernières périodes se différenciant selon l'axe 2. La période d'octobre et décembre est caractérisée par de fortes densités des espèces *I. africana* (IAF), *B. auritus* (BAU), *E. fimbriata* (EFI), *G. decadactylus* (GDE) et *S. maderensis* (SEB), cette dernière étant également pêchée en février et avril. *Pomadasys jubelini* (PJU), *G. nigri* (GNI), *E. melanopterus* (GME), *C. chrysurus* (CHL) et *T. trecae* (TTR) représentent plus particulièrement la période de février et avril tandis que *Pomadasys peroteti* (PPE), *L. dumerili* (LDU), *Mugil bananensis* (MBA), *Pomadasys incisus* (PIN), *P. elongatus* (PEL) et *Scomberomorus tritor* (CTR) caractérisent plutôt les campagnes de juin et août.

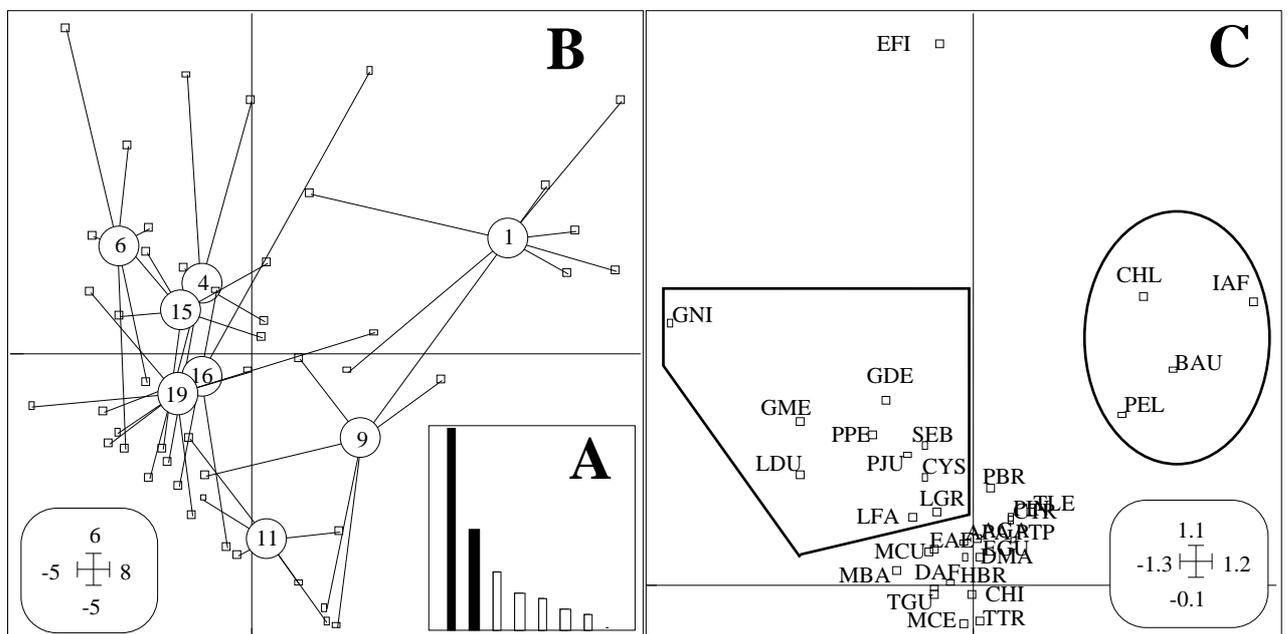


Figure 6.12 : ACP inter-stations du tableau des abondances des espèces (48 x 33), plan 1-2. A-histogramme des valeurs propres, B-projection des coups de pêches en individus supplémentaires qui sont reliés aux centres de classes, C- projection des espèces.

L'axe 1 de l'inter-stations (figure 6.12) sépare les stations 1 et 9 les plus marines des autres et l'axe 2 distingue la station 11 la plus amont du Saloum. Les espèces *B. auritus* (BAU), *C. chrysurus* (CHL), *I. africana* (IAF) et *P. elongatus* (PEL) présentes en majorité dans la station 1 contribuent fortement à l'axe 1. L'espèce *E. fimbriata* (EFI) présente surtout dans les stations du Bandiala, absente de la station 9 du Diomboss et très rare dans la station 11 caractérise l'axe 2. La plupart des espèces se trouvent dans les stations "intermédiaires" et en particulier *G. nigri* (GNI), *E. melanopterus* (GME), *G. decadactylus* (GDE), *P. peroteti* (PPE), *L. dumerili* (LDU), *P. jubelini* (PJU), *S. maderensis* (SEB), *Liza falcipinnis* (LFA), *Cynoglossus senegalensis* (CYS) et *Liza grandisquamis* (LGR) dans les stations 6, 4 et 15.

En conclusion, ces différentes analyses montrent qu'il existe une variabilité spatiale et temporelle significative de la structure des peuplement de poissons de l'estuaire du Sine-Saloum. Trois groupes d'espèces peuvent être identifiés selon leurs distributions spatio-temporelle :

- *Brachydeuterus auritus* (BAU), *Illisha africana* (IAF), *Gerres nigri* (GNI), *Eucinostomus melanopterus* (GME) et *Chloroscombrus chrysurus* (CHL) sont les espèces les plus variables dont les distributions sont à la fois spatiale et temporelle,

- *Sardinella maderensis* (SEB), *Pomadasys jubelini* (PJU), *Pomadasys peroteti* (PPE) et *Trachurus trecae* (TTR) dont les distributions se structurent essentiellement de façon temporelle;

- *Ethmalosa fimbriata* (EFI), *Liza dumerili* (LDU), *Pseudotolithus elongatus* (PEL) et *Galeoïdes decadactylus* (GDE) dont les distributions varient de façon essentiellement spatiale.

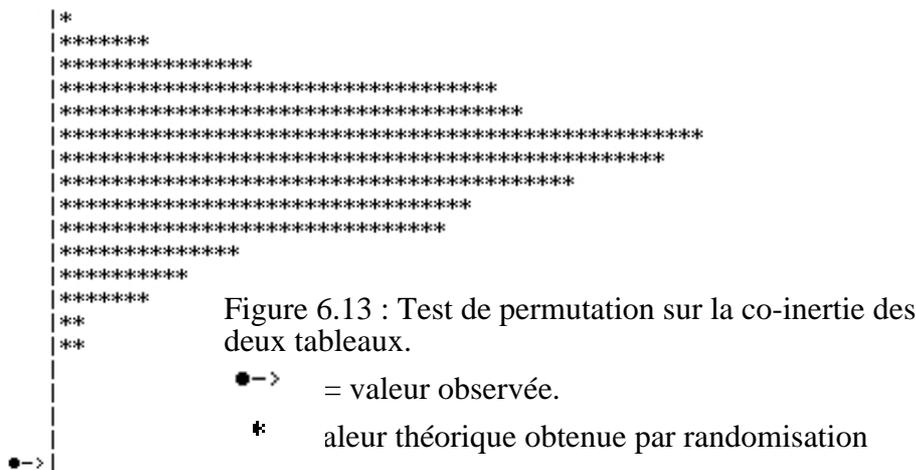
Pour les espèces restantes, soit 20 espèces représentant 1,25 % de l'abondance totale (en effectifs), il n'apparaît pas de structuration spatiale ou temporelle de leur distribution.

6.3. Couplage de la faune avec le milieu

L'étude de la relation faune-milieu passe par le couplage du tableau faunistique (48 lignes-relevés × 33 colonnes-espèces) avec le tableau des variables environnementales (48 lignes-relevés 8 colonnes-variables) dans lequel on a réintroduit la distance à l'embouchure, l'importance de la mangrove et le type de sédiments.

6.3.1. Analyse de co-inertie des deux tableaux : faune et milieu

La pertinence de l'analyse de co-inertie est d'abord vérifiée grâce à un test de permutation de Monte-Carlo (Manly, 1991) sur 1000 permutations aléatoires (figure 6.13). La valeur observée est supérieure aux valeurs obtenues par tirages aléatoires (randomisation) ce qui nous indique que les deux structures (environnement et peuplements de poissons) sont significativement liées : il existe bien une co-structure.



Cette co-structure est décrite par les deux premiers axes de co-inertie représentant respectivement 40,9 % et 37,7 % de l'inertie (figure 6.14A). Par projection, les axes 1 et 2 des analyses séparées se superposent à une rotation près aux axes 1 et 2 de co-inertie (figure 6.14B). Ceci révèle une bonne correspondance entre la structure fournie par chacun des tableaux (Milieu et Faune) et celle fournie par la co-inertie.

	Inerties maximales projetées dans chaque espace initial		Inerties projetées sur les axes de co-inertie		corrélation
	variables milieu	peuplement piscicole	variables milieu	peuplement piscicole	
axe 1	2,21	11,02	1,68	8,26	0,640
axe 2	1,67	7,75	1,57	7,31	0,674

Tableau 6.5 : Inerties projetées sur les axes des analyses séparées milieu et peuplement de poissons, inerties projetées sur les axes 1 et 2 de co-inertie et corrélation entre les coordonnées des données faunistiques et environnementales sur les axes de co-inertie de même rang.

En comparant les valeurs d'inerties projetées sur les axes de co-inertie à celles projetées sur les axes de chacune des analyses séparées (tableau 6.5), on confirme ces résultats. Le plan 1-2 de co-structure reflète 83,7% $((1,68+1,57)/(2,21+1,67))$ de l'inertie du tableau des variables du milieu et 83 % $((8,26+7,31)/(11,02+7,75))$ de celle du tableau faunistique.

Dans le tableau 6.5, on trouve également les valeurs des corrélations entre les coordonnées des données faunistiques et de milieu sur les axes de co-inertie de même rang : 0,64 pour l'axe 1 de co-structure et 0,674 pour l'axe 2 de co-structure.

Les représentations des deux points de vue dans le plan de co-inertie permettent de mettre en évidence la covariation entre les descripteurs du milieu et les espèces (figure 6.14C et 6.14D). L'axe 1 de co-inertie des variables du milieu représente le gradient de salinité et l'axe 2 est caractérisé par la profondeur qui s'oppose à l'importance de la mangrove. Les variables distance à l'embouchure et transparence sont corrélées entre elles et à la salinité. Sur le plan de co-inertie faunistique correspondant, on identifie deux groupes principaux d'espèces. Le premier est constitué des espèces *Brachydeuterus auritus* (BAU), *Illisha africana* (IAF), *Chloroscombrus chrysurus* (CHL) et *Pseudotolithus elongatus* (PEL) qui se retrouvent surtout près de l'embouchure dans les stations les plus profondes dont le couvert végétal est pauvre en mangrove et avec des eaux peu salées et relativement turbides. A l'opposé selon l'axe 2, le second groupe est constitué d'espèces se trouvant essentiellement dans les stations les moins profondes avec un couvert végétal de mangrove important. Parmi ces espèces *Ethmalosa fimbriata* (EFI), *Gerres nigri* (GNI) et *Pomadasys jubelini* (PJU) sont plutôt dans des stations avec un taux de salinité peu élevé, pas très éloignées de l'embouchure et aux eaux moyennement transparentes alors que *Sardinella maderensis* (SEB), *Eucinostomus melanopterus* (GME), *Liza dumerili* (LDU), *Liza falcipinnis* (LFA) et *Pomadasys peroteti* (PPE) sont dans des stations plus en amont avec un taux de salinité plus élevé et des eaux plus claires. Entre ces deux groupes, l'espèce *Galeoides decadactylus* (GDE) semble indifférente à la profondeur et au couvert végétal mais se situe de préférence dans des stations avec un taux

de salinité moins élevé. A l'opposé sur l'axe 1, *Mugil bananensis* (MBA) est la seule espèce semblant supporter les taux de salinité élevés des stations amont.

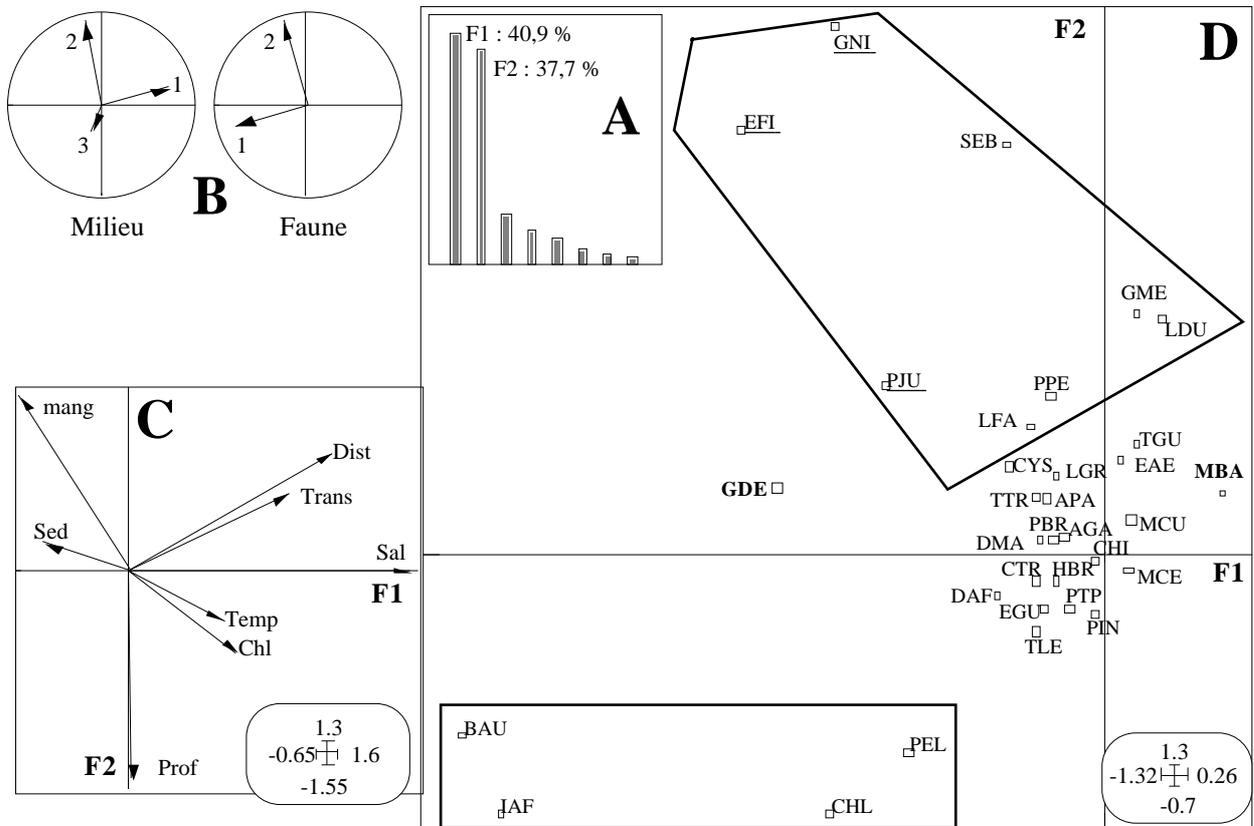


Figure 6.14 : Résultats de l'analyse de co-inertie effectuée entre le tableau des variables environnementales et celui des abondances faunistiques. A - Histogramme des valeurs propres de co-inertie. B - Relations entre les analyses séparées et l'analyse de co-inertie : projections dans le plan 1-2 de co-inertie des axes issus des analyses séparées du tableau de données de milieu (à gauche) et du tableau de données faunistiques (à droite). C - Projection des variables du milieu sur le plan 1-2 de co-inertie. D - Projection des espèces sur le plan 1-2 de co-inertie.

La figure 6.15 permet de visualiser la corrélation entre les deux ensembles de descripteurs (paramètres environnementaux et peuplement ichtyologique) des stations. Pour plus de lisibilité nous avons multifenêtré par date, ce qui n'a aucune signification particulière dans le cadre de cette analyse, nous aurions pu tout aussi bien représenter sur un seul plan factoriel. Cette représentation montre les écarts pouvant exister entre les deux points de vue (faune et milieu) suivant les stations considérées. La station 11 en amont du Saloum est caractérisée par une très forte salinité, aussi elle se distingue nettement du point de vue du milieu, alors que son peuplement apparaît moins original (extrémités des flèches dirigées vers l'origine).

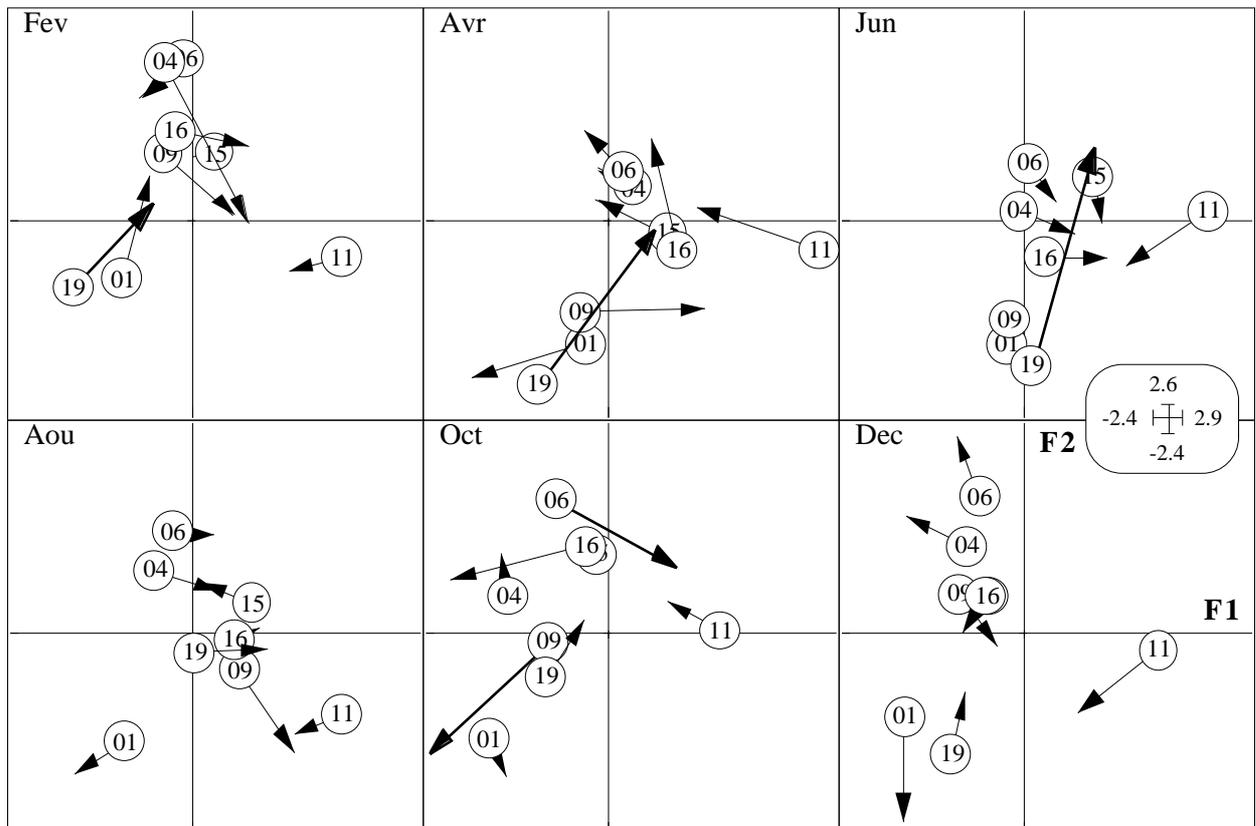
De forts écarts sont souvent observés, en particulier pour la station 19 (embouchure du Saloum) de février à juin. Durant ces campagnes, des profondeurs plus importantes et de faibles valeurs de transparence ont été mesurées, ce qui expliquerait sa position du point de

vue du milieu à l'extrémité de l'axe 2. En revanche son peuplement ne correspond pas à celui identifié comme caractérisant les stations d'embouchure profondes avec des taux de salinité moins élevés et des eaux moins claires (*B. auritus*, *I. africana*, *C. chrysurus* et *P. elongatus*), d'où sa position plus centrale du point de vue faunistique.

Des écarts importants sont également observés pour les stations 1 et 9 (embouchure du Bandiala et du Diomboss) en particulier en octobre pour la station 9 dans laquelle une plus faible profondeur a été mesurée. Parmi les trois stations d'embouchure, la meilleure relation faune-milieu se trouve de juin à décembre dans la station 01 avec des eaux plus turbides et moins salées et dans laquelle les espèces *B. auritus*, *I. africana*, *C. chrysurus* et *P. elongatus* sont présentes.

Globalement, sur l'ensemble des stations, une meilleure co-structure semble exister pour les stations intermédiaires 4 et 6 du Bandiala et 15 et 16 du Saloum même si pour ces stations aussi, des mauvaises corrélations entre la faune et le milieu sont parfois observées. C'est par exemple le cas pour la station 6 en octobre dans laquelle on note une diminution d'*Ethmalosa fimbriata*.

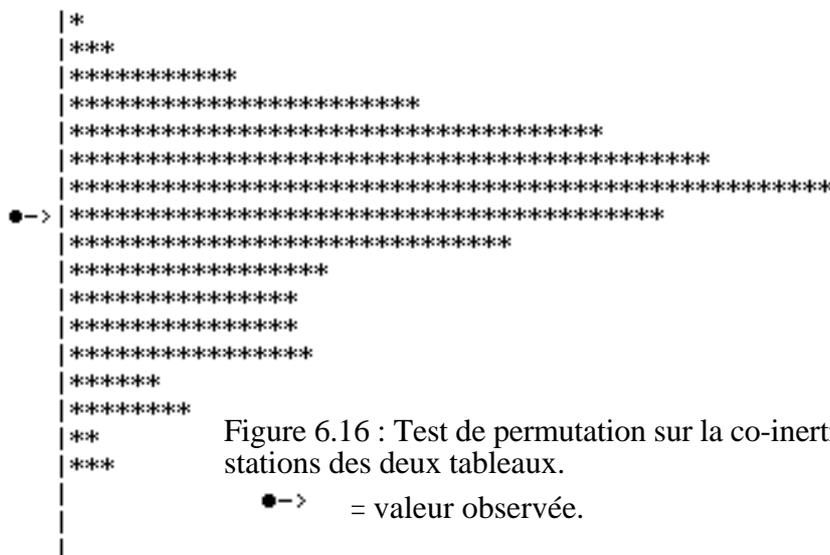
Ces forts écarts expliquent les valeurs de corrélation moyennement élevées notées ci-dessus (tableau 6.5).



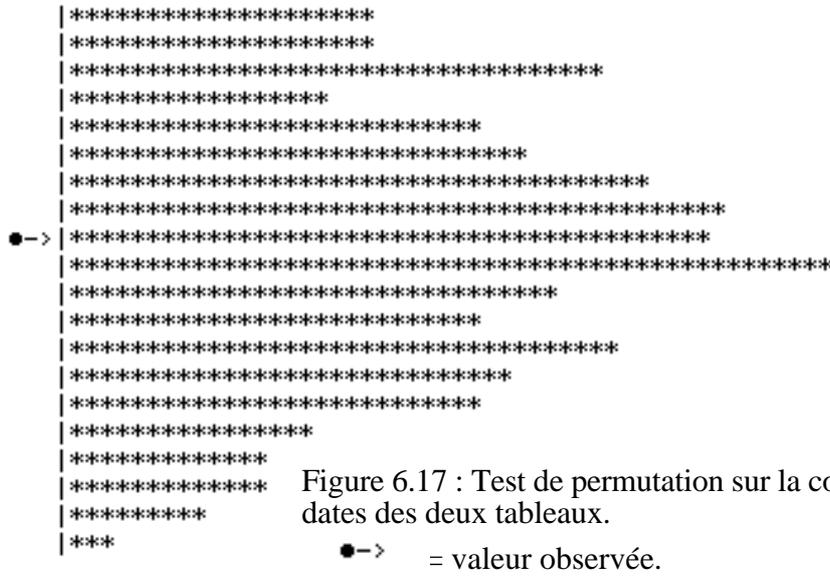
Cette analyse de co-inertie montre donc que la co-structure entre les variables environnementales et les peuplements de poissons est surtout liée à la salinité, à la distance à l'embouchure, à la profondeur et à l'état de la mangrove, c'est à dire à des paramètres variant essentiellement dans l'espace. Cependant, la part liée à la corrélation dans la co-structure n'est pas très forte (de l'ordre de 0,65) révélant un décalage entre la forte structuration spatio-temporelle des relevés par le milieu et celle moins nette induite par la faune. Comme il se dégageait dans l'analyse de la faune des structures plus fortes en séparant le temps et l'espace, des analyses de co-inertie inter- et intra-classes peuvent permettre de dégager des co-structures spatiales et temporelles.

6.3.2. Etudes des co-structures spatiale et temporelle par des analyses de co-inertie inter-stations et inter- dates

L'analyse de co-inertie entre les deux tableaux inter-stations (tableaux de moyennes calculées par station) permet d'étudier la co-structure spatiale faune-milieu. Le test de permutation de Monte-Carlo sur 1000 permutations aléatoires montre que les deux structures inter-stations ne sont pas significativement liées (figure 6.16) et qu'il n'existe pas de co-structure spatiale. Il est donc inutile de poursuivre cette analyse.



L'analyse de co-inertie entre les deux tableaux inter-dates (tableaux de moyennes calculées par date) permet d'étudier la co-structure temporelle faune-milieu. Le test de permutation de Monte-Carlo sur 1000 permutations aléatoires montre que les deux structures inter-dates ne sont pas significativement liées (figure 6.17) et qu'il n'existe pas non plus de co-structure temporelle. Il est donc là aussi inutile de poursuivre cette analyse.



6.4. Discussion et conclusion

Les résultats obtenus par les analyses effectuées sur chaque groupe de variables, puis sur le couplage des deux permettent de répondre aux questions initialement posées dans les objectifs.

6.4.1. Variabilité spatio-temporelle de l'environnement et des peuplements de poissons

Concernant les variables environnementales, des analyses inter-classes ont montré l'existence significative de structures temporelle et spatiale. A l'échelle d'une année, le cycle saisonnier est lié essentiellement à la température et à la teneur en chlorophylle dont les valeurs sont maximales entre avril et octobre. La structure spatiale, définie sans prendre en compte les variables descriptives des stations (distance à l'embouchure, état de la mangrove et type de sédiments), se traduit par l'existence d'un gradient amont-aval lié à la salinité et par l'opposition entre les stations les plus profondes (embouchure) et les moins profondes (situation "intermédiaire").

Des analyses triadiques partielles ont permis d'étudier en détail la permanence de ces structures et ont montré que la structure temporelle est plus stable dans l'espace que ne l'est la structure spatiale dans le temps. Cette dernière analyse a montré en outre l'influence ponctuelle sur la structure spatiale de la température, de la transparence ou encore de la chlorophylle. L'effet des variables température et transparence sur la structure spatiale a déjà été mis en évidence par Baran (1995) sur un estuaire guinéen et relié à l'influence temporaire de l'upwelling est-atlantique tropical.

La structure temporelle compromise identifiée par l'analyse triadique partielle montre, outre l'effet de la température et de la chlorophylle, celui de la salinité et celui inexplicé de la

profondeur qui se retrouve essentiellement dans les stations 6, 9, 16 et 19. Les variations saisonnières de la salinité se font le moins sentir dans les stations d'embouchure en permanence sous influence marine. La transparence intervient également dans cette structure temporelle en saison des pluies surtout pour les stations 4, 9 et 19.

Nous avons choisi de baser l'étude des peuplements de poissons sur une analyse des abondances (effectifs numériques). Les structures spatiale et temporelle mises en évidence par des analyses inter-classes sont donc davantage à même de s'exprimer dans des stations ou lors des périodes où les espèces numériquement importantes et à fortes variations sont présentes. Les résultats ont montré que les peuplements de poissons variaient de façon significative dans le temps et l'espace, la structure spatiale apparaissant plus forte que celle temporelle. Dans la plupart des MEL étudiés (Albaret et Ecoutin, 1990 ; Flores-Verdugo *et al.*, 1990 ; Tzeng et Wang, 1992 ; Baran, 1995 ; Laroche *et al.*, 1997 ; Maes *et al.*, 1998a...), le peuplement est le plus souvent dominé par quelques espèces seulement. De même ici, une dizaine d'espèces sont largement majoritaires : *Brachydeuterus auritus* (BAU), *Illisha africana* (IAF), *Gerres nigri* (GNI), *Eucinostomus melanopterus* (GME) et *Chloroscombrus chrysurus* (CHL) dont les distributions sont à la fois spatiales et temporelles, *Sardinella maderensis* (SEB), *Pomadasys jubelini* (PJU), *Pomadasys peroteti* (PPE) et *Trachurus trecae* (TTR) dont les distributions se structurent essentiellement de façon temporelle, *Ethmalosa fimbriata* (EFI), *Liza dumerili* (LDU), *Pseudotolithus elongatus* (PEL) et *Galeoïdes decadactylus* (GDE) dont les distributions sont essentiellement spatiales. Pour les autres espèces représentant un pourcentage minime de l'abondance totale (de l'ordre de 1,3 %), il n'apparaît pas de structuration spatiale ou temporelle de leur distribution.

La structure temporelle montre l'existence de trois saisons : février-avril, juin-août et octobre-décembre alors que la structure spatiale met en évidence un gradient de marinisation du peuplement maximum dans les stations 1 et 9 d'embouchure, et la particularité de la station 11 la plus amont du Saloum où apparaît un peuplement de résistance (Albaret, 1987).

Cette étude préalable de la variabilité spatio-temporelle des paramètres du milieu et des peuplements de poissons de l'estuaire du Sine-Saloum confirme donc l'existence d'une instabilité du peuplement estuarien à l'échelle saisonnière (Day *et al.*, 1989 ; Albaret et Diouf, 1994), ainsi que l'hétérogénéité spatiale et la variabilité temporelle de l'environnement abiotique caractéristiques de la plupart des MEL (Albaret, 1994).

6.4.2. Variabilité spatio-temporelle de la relation entre les peuplements de poissons et les variables environnementales

L'analyse de co-inertie (figures 6.14 et 6.15) a montré l'existence d'une co-structure globale significative (sans prise en compte particulière du temps ou de l'espace) entre les peuplements de poissons et les variables de milieu. Cette co-structure concerne un nombre limité d'espèces qui sont aussi les plus abondantes. Les variables apparaissant comme les plus structurantes sont la salinité, la distance à l'embouchure, la transparence, la profondeur

de la station et l'état de la mangrove. Ainsi, les espèces *B. auritus*, *I. africana*, *C. chrysurus* et *P. elongatus* se trouvent surtout près de l'embouchure dans des eaux moins salées, plus turbides, plus profondes et dont le couvert végétal est pauvre en mangrove. Les espèces *E. fimbriata*, *G. nigri*, *P. jubelini*, *S. maderensis*, *E. melanopterus*, *L. dumerili*, *L. falcipinnis* et *P. peroteti* se trouvent au contraire dans les stations les moins profondes avec un couvert végétal de mangrove important. Les trois premières sont localisées plutôt dans des stations pas très éloignées de l'embouchure, avec un taux de salinité moins élevé et des eaux faiblement transparentes, et les autres plutôt dans des stations plus en amont avec un taux de salinité plus élevé et des eaux plus claires. D'autres espèces, comme *G. decadactylus* semble indifférente à la profondeur et au couvert végétal mais se situe par contre de préférence dans des stations avec un taux de salinité moins élevé. Enfin l'existence de fortes salinités dans la station 11 la plus amont du Saloum se traduit par la présence d'espèces annonçant le peuplement de résistance (Albaret, 1987), parmi lesquelles *M. bananensis*.

Mise à part la mangrove dont le rôle n'a pas souvent été étudié, on retrouve les facteurs habituellement évoqués pour expliquer l'organisation des MEL (Diouf, 1996, pour revue). Néanmoins, la corrélation entre la typologie des stations issues des données faunistiques et celle issue des données environnementales n'est pas très importante, révélant un décalage entre la forte structuration spatio-temporelle du milieu et celle moins nette des peuplements de poissons. De moins bonnes co-structures sont ainsi observées surtout dans les stations d'embouchure 9 et 19. Cette dernière, située à l'embouchure du Saloum, est soumise à un fort hydrodynamisme et à un vent fort quasi-permanent. Ces conditions difficiles, si elles n'empêchent pas le passage des poissons, ne favorisent pas en revanche leur établissement. Ceci expliquerait l'instabilité faunistique de cette station sans relation directe, tout au moins à l'échelle de temps étudiée ici, avec les variations des variables de milieu mesurées.

L'analyse de co-inertie inter-stations a montré qu'il n'existait pas de co-structure spatiale significative (figures 6.16). Il n'y aurait donc pas de relation entre la structuration spatiale des stations par le milieu et celle induite par les peuplements de poissons. Or, la structure spatiale du point de vue environnemental est surtout liée à la salinité et à la profondeur de la station (figure 6.4). L'absence de co-structure spatiale révélerait donc une influence en fait très limitée de ces deux paramètres sur la structure spatiale des peuplements de poissons. La salinité est un facteur dont l'importance a en effet souvent été discutée, et il apparaît que les principales espèces estuariennes y sont en fait peu sensibles (Day *et al.*, 1989 ; Albaret et Diouf, 1994). De plus, dans le cas du Sine-Saloum qui est un estuaire hyperhalin, les différences de salinité entre l'embouchure et la station la plus amont étudiée ici ne sont pas très importantes (entre 30 et 55 g/l) par rapport à celles que l'on peut trouver dans d'autres estuaires "normaux" (par exemple, pour le Fatale en Guinée, les valeurs de salinité sont comprises entre 0 et 30g/l, Baran, 1995). Cette relativement faible variation de salinité le long de l'estuaire peut expliquer, en partie du moins, son influence peu marquée sur la structure

spatiale des peuplements de poissons. Cependant, la présence d'espèces d'origine diverses, marines ou estuariennes et donc liées aux taux de salinité de l'eau, a pour conséquence de faire apparaître ce facteur comme structurant dans la co-structure globale existant entre la faune et le milieu et mise en évidence par l'analyse de co-inertie.

L'analyse de co-inertie inter-dates a montré qu'il n'existait pas non plus de co-structure temporelle significative (figure 6.17). Ainsi, aucune relation entre la structure temporelle des facteurs de l'environnement (qui est liée essentiellement à la température, à la chlorophylle et à la salinité), et celle des peuplements de poissons ne peut être mise en évidence. Ceci confirme les observations déjà faites par Albaret (1987) ou Albaret et Diouf (1994) d'après lesquels ces peuplements sont constitués d'espèces douées d'une grande plasticité éco-physiologique supportant bien les variations saisonnières des paramètres du milieu. Par ailleurs, dans l'estuaire du Sine-Saloum, il n'y a pratiquement pas de phénomène hydrologique ou climatique majeur déstructurant les peuplements de poissons et les variables de milieu. Le seul évènement qui à l'échelle saisonnière agit de façon notable sur l'hydroclimat est la pluie qui dilue plus ou moins l'eau dans l'estuaire. L'incidence de cette dilution, très progressive, n'a pas l'ampleur de l'effet d'une crue. Ainsi, l'absence de phénomène déstructurant majeur au Sine-Saloum entraîne une différence de fonctionnement notable avec les estuaires "normaux" où l'action de la crue désorganise périodiquement la structure des peuplements (Albaret et Ecoutin, 1990 ; Baran, 1995).

En résumé, il existe entre les peuplements des poissons et les variables de milieu une co-structure "globale", identifiée sur l'ensemble des campagnes et des stations échantillonnées et liée essentiellement au gradient amont-aval auquel est fortement corrélée la salinité, à la profondeur, à la mangrove et à la transparence. En revanche, il n'existe pas de co-structure spatiale et de co-structure temporelle qui soit significative. Ces résultats nous laissent supposer qu'au sein du système estuarien du Sine-Saloum il n'existe pas de lien direct entre les structurations spatiales et temporelles du milieu et celles des peuplements de poissons. Tout au moins ces liens ne peuvent pas être mis en évidence à partir des variables mesurées et à l'échelle de temps considérée ici. Dans les stations d'embouchure, et en particulier celle du Saloum, les conditions difficiles qui y règnent ne favorisent pas l'installation des espèces si bien que pour cette station on ne peut pas parler de structuration spatio-temporelle du peuplement et encore moins de relation avec les variables environnementales à l'échelle saisonnière.

6.4.3. Conclusion

Nous concluons sur l'apport des méthodes multitableaux pour l'analyse des données traitées ici.

Concernant les variables environnementales, dont la variabilité est à la fois spatiale et temporelle, les analyses triadiques effectuées ont permis de mettre en évidence des points

particuliers et l'influence de certaines variables à certaines dates et dans certaines stations. Il s'agit d'une description précise de la variabilité par rapport à l'analyse simple où on a une vue plus statique de ce qui se passe. Ces méthodes permettent donc une approche plus dynamique qu'il conviendra de détailler ou pas selon les objectifs fixés.

Concernant les espèces, les analyses inter-classes fournissent déjà une bonne représentation de la variabilité temporelle et spatiale. L'effet significatif de ces dernières auraient justifié l'application des méthodes multitableaux pour une analyse plus approfondie et coordonnée de ces tableaux faunistiques. Néanmoins, l'objectif de l'analyse concernant surtout l'étude de la relation faune-milieu et des exemples d'analyses simultanée de tableaux faunistiques par ces méthodes étant déjà traités par ailleurs dans ce manuscrit, nous avons choisi de nous en tenir aux résultats des analyses inter-classes.

Enfin, concernant l'étude de la relation entre les peuplements de poissons et les variables du milieu, l'analyse de co-inertie permet d'obtenir une image globale de cette relation. L'utilisation des analyses de co-inerties inter-classes constitue une première approche pour une étude plus précise des relations spatiales et temporelles. La non-significativité de tests de permutations ne nous a pas permis d'approfondir cette voie puisqu'elle a révélé l'inexistence de co-structure à l'échelle des stations et des dates. Dans ce contexte, l'application des analyses de co-inertie intra-classes ou de la méthode multitableaux STATICO aurait été inutile et même critiquable.

Chapitre 7. Stabilité temporelle de la structure spatiale de l'ichtyofaune des herbiers du Grand-Cul de Sac Marin (Guadeloupe) et instabilité spatio-temporelle des variables environnementales

7.1. Présentation générale

7.1.1. Contexte de l'étude

7.1.1.1. Origine des données

Les données étudiées concernent l'étude de l'ichtyofaune de la plus grande baie de Guadeloupe colonisée par les herbiers à *Thalassia testudinum*, et bordée au large de récifs coralliens et le long de la côte de mangroves. Elles ont déjà fait l'objet d'une thèse et de publications (Aliaume, 1990 ; Aliaume *et al.*, 1993a; 1993b).

7.1.1.2. Problématique

La problématique abordée ici est très proche de celle traitée dans le chapitre précédent concernant les peuplements de poissons de l'estuaire hyperhalin du Sine-Saloum au Sénégal. Il s'agit ici aussi d'un écosystème aquatique de transition. Les lagunes, comme les estuaires, accueillent des populations de poissons d'origine marine ou d'eau douce et de statut d'occupation de l'espace très variable dans le temps (migrant, sédentaire, juvénile, adulte). Il est maintenant admis que la plupart de ces écosystèmes constituent de véritables "nurseries" pour les larves et les juvéniles de nombreuses espèces de poissons (Weinstein, 1979 ; Blaber et Blaber, 1980 ; Weinstein *et al.*, 1980, Livingston, 1982 ; Loneragan *et al.*, 1989 ; Baelde, 1990 ; Tzeng et Wang, 1992...). La distribution des populations de poissons est conditionnée d'une part par les gradient environnementaux, d'autre part par leur propre cycle de vie. Ainsi, de nombreux descripteurs du milieu sont connus pour jouer un rôle dans la présence ou non de certaines espèces : température, salinité, profondeur, turbidité, caractéristiques morphologiques du substrat ... (Weinstein, 1979 ; Pinto, 1987 ; Livingston, 1984 ; Blaber *et al.*, 1985 ; Kingsford, 1992 ; Sale *et al.*, 1994 ; Louis *et al.*, 1995, Lacoste *et al.*, 1997...). C'est pourquoi l'étude du rôle fonctionnel des variations temporelles et de l'hétérogénéité spatiale de l'environnement dans la structuration de ces écosystèmes et de leurs peuplements fait partie des objectifs prioritaires pour les chercheurs écologues s'intéressant à ces milieux d'interface.

7.1.2. Objectifs

Dans le contexte étudié ici, on pose en préambule l'hypothèse que les conditions environnementales (structures de l'habitat, caractéristiques physico-chimiques de l'eau,

ressources en nutriments...) déterminent en partie la répartition spatiale des communautés de poissons. Des modifications de ces conditions (saisonniers, perturbations naturelles ou anthropiques) entraînent des modifications dans cette répartition.

Notre objectif est d'abord de vérifier la validité de cette hypothèse puis de répondre aux questions suivantes : quelles sont les relations entre la structure spatiale des communautés de poissons et la variabilité environnementale des herbiers du Grand Cul de Sac Marin (GCSM)? Quelle est la structure spatiale globale ? Quelle est sa variabilité au cours du temps ? Pour atteindre cet objectif, nous commencerons par nous intéresser à la variabilité environnementale d'une part (le milieu est-il stable ? Est-il homogène ?) et à la structure faunistique d'autre part (la faune est-elle stable ? Est-elle uniformément répartie?).

7.1.3. Présentation des données traitées dans le cadre de la présente étude

Dix stations d'herbiers à *Thalassia testudinum* ont été échantillonnées mensuellement de décembre 1987 à novembre 1988 (figure 7.1) : trois se trouvent à proximité des récifs coralliens frangeants (stations I, J, M), quatre à proximité de la mangrove côtière (N, P, Q, R), une à proximité des rivières (station C) et deux sont de position intermédiaire (station A et B).

Pour obtenir des données sur le peuplement ichthyologique comparables d'un échantillon à l'autre, un seul engin de pêche a été utilisé. Les poissons étaient prélevés grâce au déploiement d'une senne de plage constituée de 2 ailes de 25 m de long chacune (vide de maille de 10 à 6 mm de côté) et d'une poche centrale de 5 m de profondeur et de 3 mm de vide de maille. Trois coups de senne ont servi d'unité d'effort pour chaque échantillon. Les campagnes d'échantillonnage étaient toujours situées autour du dernier quart de cycle lunaire.

Les descripteurs de l'environnement choisis pour leur effet potentiel direct ou indirect sur la présence de poissons sur les sites ont été : densité de plants de *Thalassia* (nombre de faisceaux / m²), longueur moyenne de feuille (estimée sur 6 quadrats d'1 m²), transparence de l'eau estimée sous l'eau et codée de 0 à 12, température de l'eau prise à 30 cm sous la surface, salinité, concentration en nitrates dans l'eau (mg/l), concentration en silicates (mg/l), concentration en chlorophylle a (mg/m³), densité en copépodes, représentant 90 % de la densité en zooplancton (individus/m³).

7.1.4. Méthodes d'analyse

Le principe des analyses qui sont utilisées dans ce chapitre ne sont pas détaillés ici car toutes les méthodes correspondantes ont déjà été décrites par ailleurs dans ce manuscrit. Les structures spatio-temporelles de chaque groupe de variable (faunistique et mésologique) sont d'abord décrites séparément. Pour vérifier l'existence ou non d'effet significatif spatial et/ou temporel, des ANOVA variable par variable sont d'abord effectuées. Dans le cas où les distributions ne suivent pas une loi normale, les variables sont transformées par des fonctions simples normalisantes (Log (x), X^{0,5}). Quand les écarts aux conditions de normalité sont

jugés trop importants malgré les transformations utilisées, le test non paramétrique de Kruskal-Wallis est utilisé. Les résultats obtenus sont complétés par des analyses de type inter- et intra-classes (dates ou stations) qui fournissent les pourcentages de variabilité inter-classes.

Des tests de permutations (Manly, 1991) permettent de valider la significativité de ces variabilités existant sur l'ensemble des variables (et non plus variable par variable comme dans l'ANOVA).

D'après les résultats fournis par ces premières analyses séparées, nous utiliserons des analyses de co-inertie inter-stations pour étudier la co-structure spatiale faune-milieu.

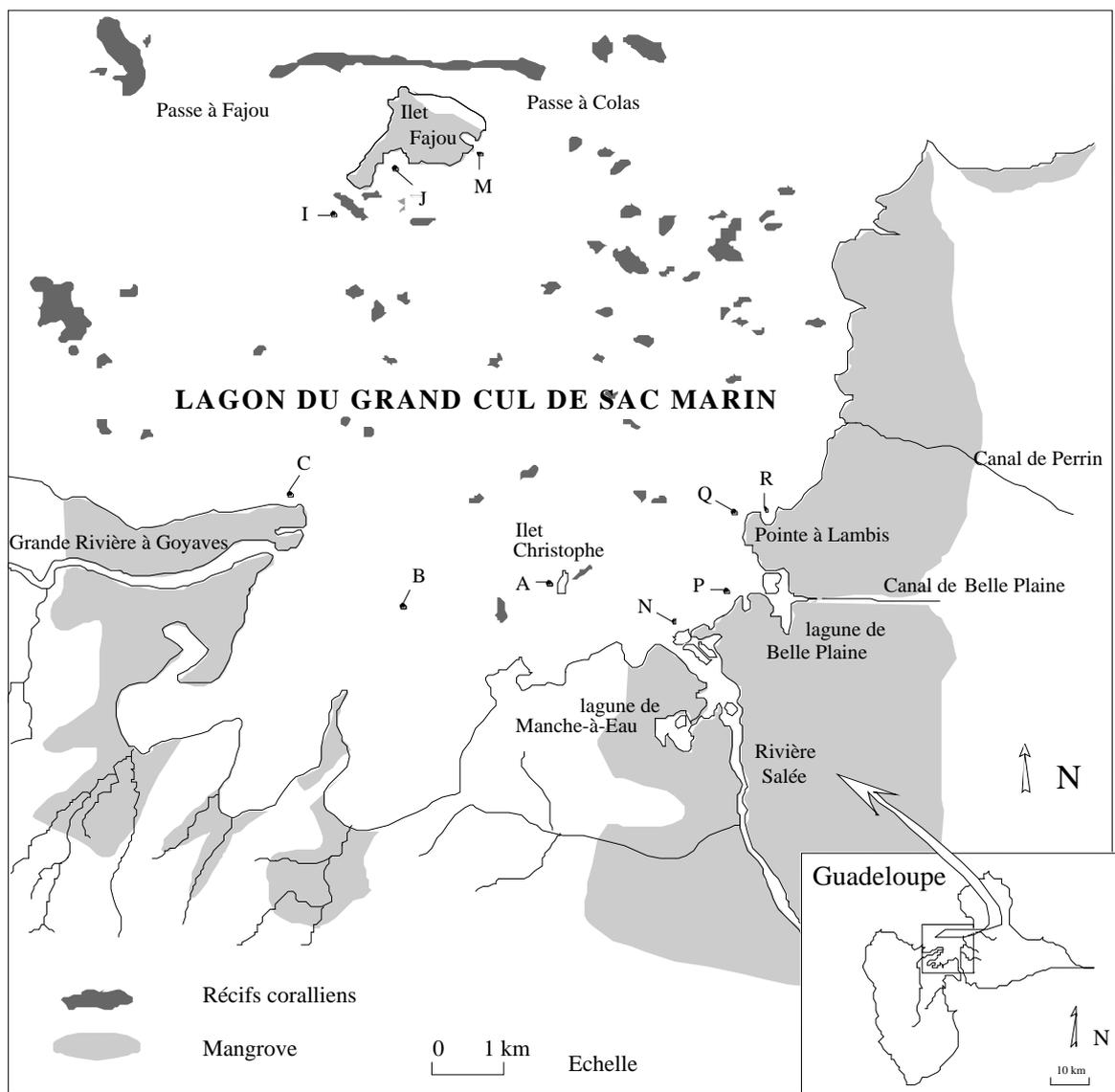


Figure 7.1 : le lagon du Grand Cul de Sac Marin. Emplacement des stations d'échantillonnage des herbiers.

7.2. Analyses séparées de chaque groupe de variables

7.2.1. Etude du milieu

7.2.1.1. Etude des effets spatiaux et temporels

Le tableau 7.1 donne les caractéristiques de chacune des variables brutes étudiées.

	trans	temp	sal	NO3	SiO2	Cla	cop	dens	long
moyenne	6,7	29,1	35,4	1,6	2,2	0,9	50,3	454	27,7
écart-type	2,7	1,5	1,9	0,3	1,5	0,8	47,4	150,6	7,5

Tableau 7.1 : Caractéristiques des variables brutes. n = 120 (12 mois × 10 stations)

La figure 7.2 montre l'évolution temporelle par station des variables étudiées (valeurs normées). N'y sont pas représentées les variables densité et la longueur des herbiers dont les variations sont uniquement spatiales. L'évolution de la température est clairement temporelle, celle de la transparence semble essentiellement spatiale. Pour les autres variables, il est difficile de se rendre compte visuellement. Pour la salinité, on observe une chute importante à la station C en août qui s'explique par la situation de cette station près de la Rivière à Goyave (la plus importante de la Guadeloupe), et qui est donc particulièrement soumise aux effets des précipitations, fortes durant la saison des pluies (d'août à novembre). On observe également une forte augmentation de la teneur en Silicate dans trois stations (C, M et N) en mai et une augmentation de la teneur en chlorophylle a en février dans toutes les stations.

Le tableau 7.2 montre les résultats obtenus par l'ANOVA ou le test de Kruskal-Wallis. Pour les variables nitrates (NO3) et silicates (SiO2), il n'y a aucune différence significative entre les mois et les stations, ce qui nous conduira par la suite à éliminer ces deux descripteurs du traitement. On confirme des différences significatives entre stations pour les variables descriptives des herbiers : densité et longueur et, comme nous l'avons observé sur la figure 7.2, pour la transparence. De même, on confirme la différence significative entre mois pour la température. Les copépodes varient significativement de façon uniquement spatiale.

	trans	temp	sal	No3	SiO2	Cla	cop	dens	long
Effet mois	NS	p<10 ⁻⁴	p<10 ⁻⁴	NS	NS	p<10 ⁻⁵	NS		
Effet station	p<10 ⁻⁴	NS	p=0,003	NS	NS	p<10 ⁻⁴	p<10 ⁻⁴	p<10 ⁻⁴	p<10 ⁻⁴

Tableau 7.2 : Résultats de l'ANOVA sur les variables NO3, transparence (trans), chlorophylle a (cla), copépodes (cop) transformées et du test de Kruskal-Wallis sur les variables température (temp), salinité (sal), SiO2, densité (dens) et longueur des herbiers (long). NS : non significatif à 5 %. n=120 (12 mois × 10 stations), ddl entre station = 9, ddl entre mois = 11.

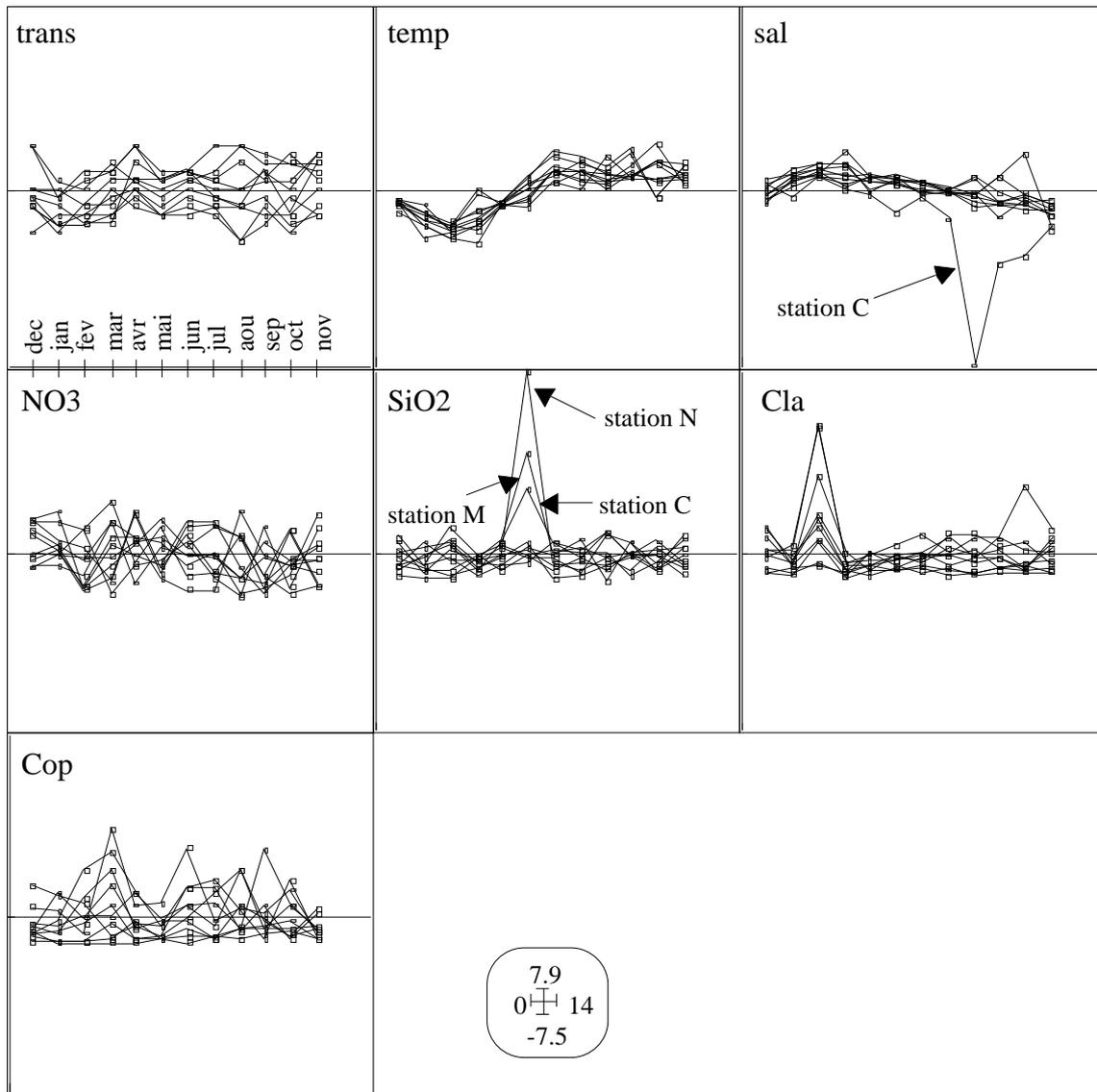


Figure 7.2 : Représentation spatio-temporelle des variables continues du milieu (données normées). Les courbes correspondent à une station et chaque point correspond à une date. trans : transparence, temp : température (°C), sal : salinité, NO3 : nitrates (mg/l), SiO2 : silicates (mg/l), Cla : chlorophylle a (mg/l), Cop : densité en copépodes (ind /m³), Dens : densité des herbiers, Long : longueur des herbiers.

La salinité et la chlorophylle a sont les deux seuls descripteurs variant significativement selon les mois et les stations. Cependant, comme nous l'avons observé sur le figure 7.2, il existe pour ces deux dernières variables des valeurs ponctuelles particulièrement extrêmes (au mois de février pour la cla et à la station C en août pour la salinité). Sans les supprimer, les ampleurs de ces événements ponctuels doivent être atténuées si on ne veut pas que les analyses futures ne mettent qu'eux en évidence. La cla est transformée en Ln (cla), comme il a été fait pour l'ANOVA. La très faible valeur de salinité observée à la station C est égale à 21, sachant que la moyenne est égale à 35,4, on choisit arbitrairement de l'augmenter à 28. La figure 7.3 montre les représentations des variables après transformation.

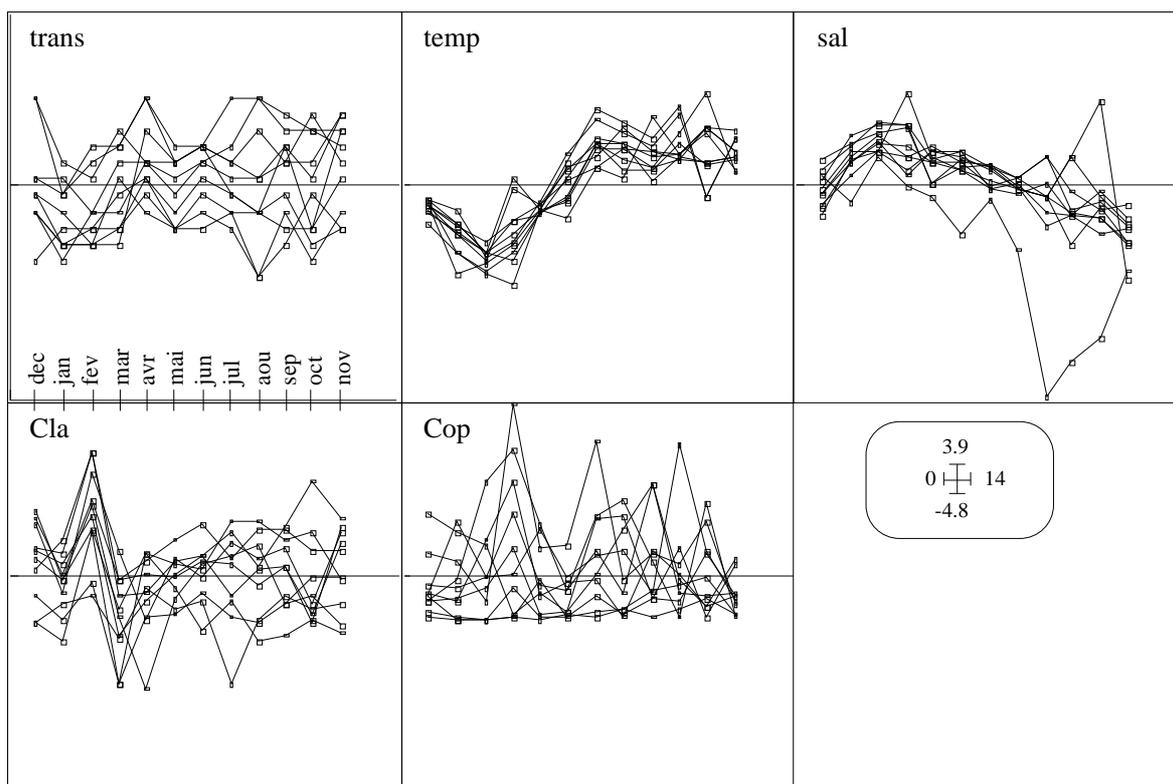


Figure 7.3 : Représentation spatio-temporelle des variables continues du milieu (données normées) après transformation des variables chlorophylle a (cla) et salinité (sal). Les courbes correspondent à une station et chaque point correspond à une date.

Le test de Kruskal-Wallis appliqué à cette nouvelle distribution donne des résultats similaires à ceux obtenus sur les données originales.

Le calcul des inerties inter-classes effectué en ne prenant en compte que ces 5 variables montre que l'inter-dates et l'inter-stations représentent respectivement 35,5 % et 31 % de l'inertie totale, les deux étant largement significatives. Si les variables longueur et densité des herbiers sont également considérées, la représentation de l'inter-dates diminue (25,4 % de l'inertie totale) tandis que celle de l'inter-stations devient bien sûr plus importante (50,6 % de l'inertie totale).

De cette étude préalable des variables, on conclue que le milieu n'est ni stable dans le temps, ni homogène dans l'espace. Parmi les sept descripteurs retenus, deux varient de façon spatio-temporelle (chlorophylle a et salinité), quatre de façon uniquement spatiale (transparence, densité en copépodes, densité et longueur des herbiers) et un de façon uniquement temporelle (température).

Une analyse triadique partielle effectuée sur les 12 tableaux-dates va permettre d'étudier l'évolution temporelle de la structure spatiale du milieu. En effet, l'existence significative d'une variation temporelle justifie l'utilisation de méthodes multitableaux.

7.2.1.2. Evolution temporelle de la structure spatiale du milieu

Nous conservons ici volontairement les variables longueur et densité des herbiers constantes dans le temps afin d'étudier leur contribution à la structure spatiale par rapport à

celle des autres descripteurs. Les variables sont au préalable centrées par tableau-date et normalisées globalement (normalisation de Bouroche, 1975, cf. chapitre 6), ce qui permet de prendre en compte la variance intra-tableau.

Au cours de la première étape de l'analyse triadique partielle (étape d'interstructure) sont calculées les matrices de corrélations et de covariances vectorielles entre tableaux-dates.

Tableau-date	RV												Poids	Cos ²	
12/87	1000													0,256	0,570
01/88	700	1000												0,256	0,517
02/88	664	716	1000											0,268	0,523
03/88	512	576	648	1000										0,329	0,442
04/88	512	561	528	435	1000									0,214	0,365
05/88	649	777	655	671	715	1000								0,270	0,602
06/88	680	740	656	550	609	784	1000							0,263	0,477
07/88	746	701	790	591	573	775	695	1000						0,310	0,614
08/88	529	571	489	459	428	615	489	638	1000					0,367	0,531
09/88	625	627	519	345	547	739	657	656	678	1000				0,332	0,564
10/88	414	279	473	497	468	429	33	501	565	495	1000			0,307	0,460
11/88	681	788	745	510	532	767	639	668	593	630	305	1000		0,257	0,458

Tableau 7.3 : Paramètres numériques associés à l'analyse triadique partielle des données de milieu en considérant un tableau par date - RV : matrice des corrélations RV entre tableaux ; Poids : coefficients de pondération du tableau k ; Cos² : cosinus carré entre le tableau k et le compromis, indicateur de la qualité de la reconstitution par un tableau donné de la structure du compromis définie par le premier plan factoriel.

La matrice des coefficients de corrélation vectorielle entre dates (tableau 7.3) montre d'assez bonnes corrélations entre les 12 mois sauf pour les mois d'avril, d'août et surtout d'octobre qui sont les moins bien corrélés avec tous les autres : la structure de ces mois doit être différente des autres. Les valeurs des poids permettent de connaître la participation de chaque tableau à la formation du compromis. Elles varient entre 0,214 pour le mois d'avril qui participera donc le moins à la construction du compromis et 0,367 pour le mois d'août (tableau 7.3) qui participera le plus.

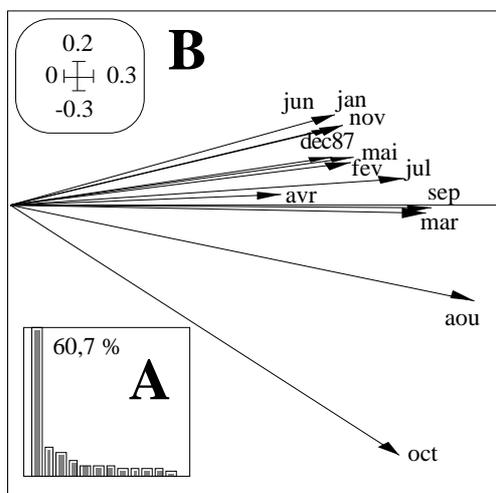


Figure 7.4 : Analyse triadique partielle des données du milieu, étape d'interstructure. A - Histogramme des valeurs propres issues de la diagonalisation de la matrice des covariances vectorielles. B - Projections des tableaux-dates sur les axes 1 et 2 de l'interstructure

La diagonalisation de la matrice des covariances vectorielles entre tableaux fournit des axes principaux (figure 7.4A) dont le premier, largement dominant, représente 60,7 % de l'inertie. Les projections des tableaux-dates sur ces axes donnent un aperçu de la ressemblance entre les tableaux mesurée ici par les covariances (figure 7.4B). Celles sur le premier axe, c'est-à-dire les composantes du premier vecteur propre, fournissent les coefficients de pondération affectés à chacun des tableaux dans le calcul du compromis. On y retrouve le fait que c'est le mois d'août qui participe le plus à la formation du compromis et le mois d'avril le moins. On observe également que les tableaux août et surtout octobre se distinguent de tous les autres selon l'axe 2. Sans aller plus loin dans l'interprétation, cette observation corrobore le fait que la structure de ces mois là diffère de celle des autres mois.

Le compromis fournit une image moyenne de la structure spatiale. D'après l'histogramme des valeurs propres (figure 7.5A), les deux premiers axes qui représentent 83,3 % de l'inertie totale sont retenus pour l'analyse.

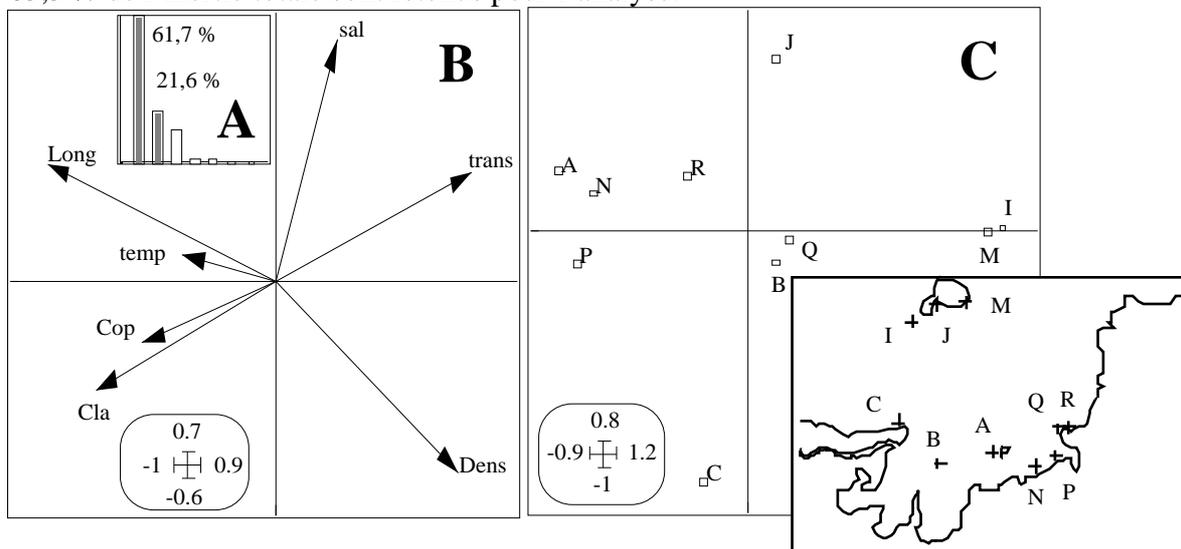


Figure 7.5 : Analyse triadique partielle des données du milieu, analyse du compromis: plan 1-2. A - Histogramme des valeurs propres. B - Projections des variables. C - Projections des stations.

L'axe 1 exprime globalement un gradient côte-récif. Il oppose les stations récifales I et M aux stations A, N et P. Dans les premières, les herbiers sont à la fois denses et de faible hauteur, les concentrations en chlorophylle a et copépodes y sont faibles et l'eau y est transparente alors que les deuxièmes, riches en phytoplancton et zooplancton sont turbides et les herbiers présents, peu denses, ont une longueur de feuille importante. Entre ces deux groupes extrêmes, se positionnent des stations intermédiaires : la station R est la plus proche du groupe des stations ANP avec des herbiers de bonne longueur et peu denses ; dans les stations B et Q, relativement pauvres en plancton, les herbiers sont denses et d'une bonne longueur moyenne ; la station J géographiquement proche de I et M près des récifs est, à la différence de ces dernières, peu dense en herbiers et d'une transparence moyenne ce qui explique sa position dans le plan factoriel plus près des stations côtières. L'axe 2 exprime essentiellement un gradient de salinité. Il oppose la station J où on observe les plus forts taux

de salinité (36,12 en moyenne) à la station C qui, sous l'influence de la Grande Rivière à Goyaves, présente les valeurs les plus faibles (33,27 en moyenne).

Une fois le compromis identifié, il est possible de discuter pour les différentes dates de la stabilité autour du modèle commun.

Dans le tableau 7.3, on trouve également les valeurs des Cos^2 qui indiquent la qualité de la reconstitution par un tableau donné de la structure du compromis définie ici par le premier plan factoriel. Ces valeurs sont moyennes : mai et juillet ont les valeurs les plus élevées (0,602 et 0,614) et avril la moins élevée (0,365). Globalement, on devrait retrouver dans chaque tableau un part de structure commune correspondant à celle du compromis mais vraisemblablement chaque tableau exprime autre chose que cette structure (sinon les valeurs de cos^2 seraient beaucoup plus élevées).

L'étude de la reproductibilité temporelle de la structure du compromis se fait en projetant sur les plans définis par le compromis les lignes et les colonnes de chacun des tableaux. La figure 7.6 permet de suivre dans le temps l'évolution de la relation stations-variables (typologie interne de chaque tableau). Longueur et densité des *Thalassia*, descripteurs des herbiers, ont des valeurs constantes dans le temps et donc leurs coordonnées dans le compromis, qui s'opposent sur l'axe 1, sont forcément stables. Il en ressort que le gradient côte-récif lié à la composition en herbiers des stations, et donc l'opposition plus ou moins nette entre les stations I et M d'une part et A, N et P d'autre part, se retrouvent à chaque mois.

Les variations des autres variables, et particulièrement celles des concentrations en chlorophylle a et copépodes provoquent cependant à certaines dates des modifications par rapport à la typologie compromis se superposant à ce gradient constant côte-récif. Par exemple, une augmentation de ces concentrations dans la station R au mois de juin et juillet explique le rapprochement de cette station vers les stations A, N et P, d'où une accentuation du gradient côte-récif. Au contraire, une diminution de ces concentrations dans cette station R au mois d'août ou octobre provoque son éloignement des stations A, N et P et son rapprochement vers les stations I et M d'où une perturbation du gradient côte-récif qui n'apparaît plus aussi nettement.

Sur l'axe 2, la salinité est peu variable entre les stations de décembre à juillet, et par suite le gradient de salinité n'apparaît pas ou que légèrement. Il est par contre très marqué aux mois d'août, septembre et octobre. De nouveau, en novembre, la salinité redevient homogène entre les stations.

C'est au mois d'avril que se reproduit le moins bien la structure spatiale compromis. Ceci s'explique essentiellement par la situation particulière de la station M à cette date là puisqu'elle se distingue alors de la station I avec pour cause principale une forte augmentation de concentration en copépodes et une baisse conséquente de la transparence de l'eau.

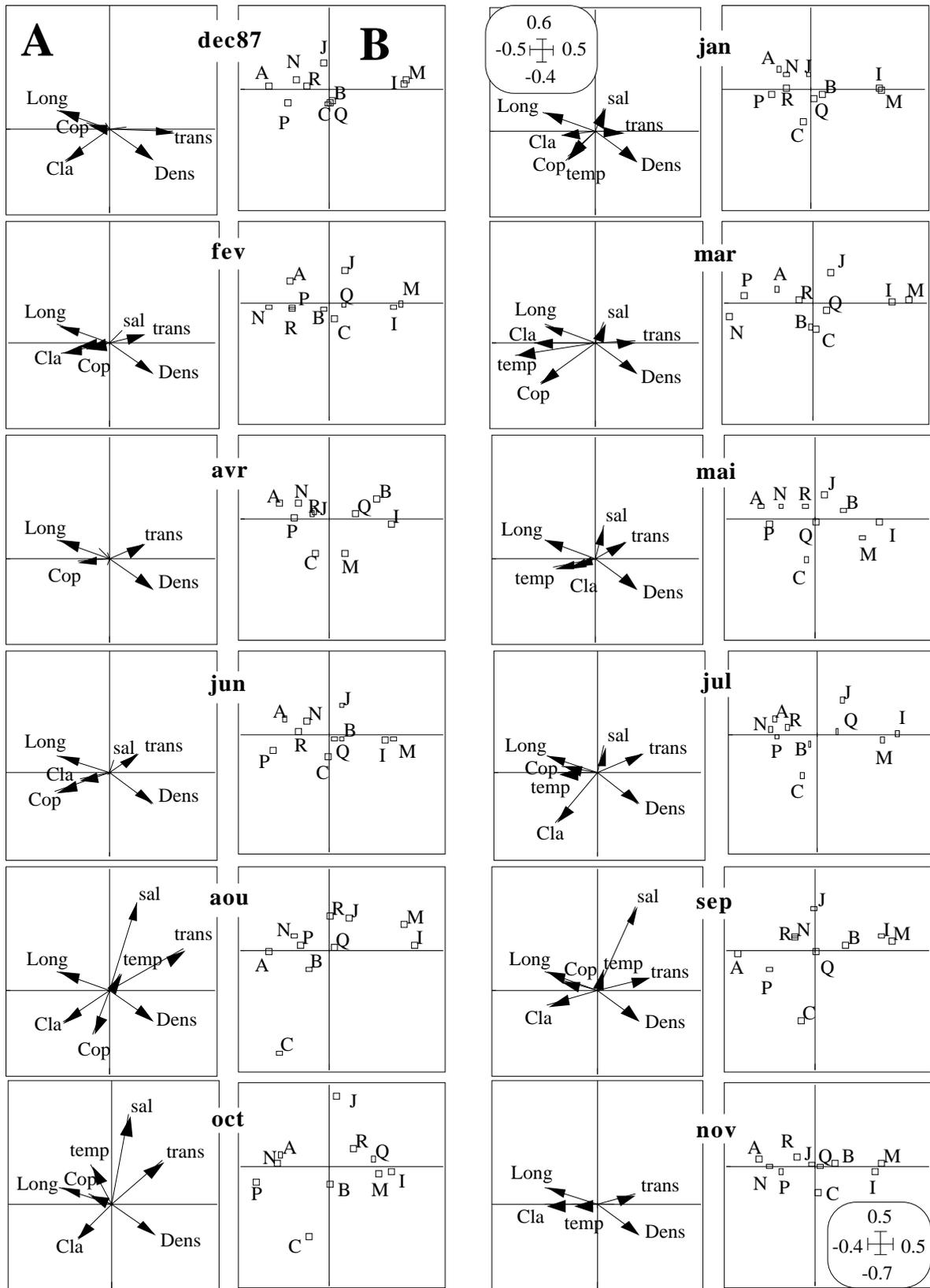


Figure 7.6 : Analyse triadique partielle des données du milieu. Analyse de la reproductibilité de la structure du compromis. A - Représentation multifenêtrée par tableau-date des colonnes (variables environnementales) des analyses séparées dans le plan 1-2 du compromis. B - Représentation multifenêtrée par tableau-date des lignes (stations) des analyses séparées dans le plan 1-2 du compromis.

7.2.1.3. Conclusion

L'existence significative de variations spatiales et temporelles de l'environnement justifie l'utilisation de l'analyse triadique partielle pour l'étude de l'évolution temporelle de la structure spatiale. Le compromis identifié par cette analyse exprime une *typologie spatiale moyenne stations-variables* qui se traduit par un double gradient côte-récif, dans lequel intervient la densité et la longueur des herbiers ainsi que la teneur en plancton et la transparence de l'eau, et un gradient de salinité.

L'étude de la reproductibilité de la structure spatiale moyenne a montré que la typologie spatiale variables-stations identifiée par le compromis n'est pas tout à fait stable au cours des mois. En effet, même si globalement le gradient côte-récif se retrouve toute l'année, cette analyse a mis en évidence les influences périodiques et localisées en particulier des variables concentrations en chlorophylle et copépodes par rapport à l'influence permanente des variables descriptives des herbiers (longueur et densité). Elle a montré de plus que le gradient de salinité n'était finalement fortement marqué qu'aux mois d'août, septembre et octobre durant lesquels les précipitations sont plus importantes.

La représentation multifenêtrée par tableau de la figure 7.6 est tout à fait dans la logique des analyses multitableaux puisque seules ces analyses permettent de visualiser de façon coordonnée les lignes et les colonnes de chacun des tableaux dans le plan compromis. C'est cette représentation simultanée des stations et des variables à chaque date qui donne à l'analyse triadique partielle un intérêt particulier en autorisant une approche plus fonctionnelle de l'écosystème étudié dans la mesure où on peut suivre à chaque date l'influence de chacun des paramètres environnementaux sur cette structure spatiale.

De telles représentations simultanées ne peuvent être obtenues par une analyse de type inter- ou intra-classes. Ces dernières permettent d'étudier la variabilité de la typologie spatiale ou temporelle des relevés mais pas la variabilité de la typologie correspondante des variables. Ainsi, l'analyse inter-stations, en analysant le tableau des moyennes par stations, fournit une représentation de la typologie moyenne des stations (figure 7.7B, centre des classes) et de la typologie correspondante des variables (figure 7.7C). Celles-ci sont assez proches de celles obtenues par l'analyse du compromis (figure 7.5). La projection en individus supplémentaires de l'ensemble des relevés permet de visualiser la variabilité temporelle de cette typologie moyenne des stations (figure 7.7B). Cette variabilité se produit essentiellement selon la seconde bissectrice du plan factoriel et s'expliquerait donc, d'après le plan correspondant des paramètres du milieu, par des variations de concentration en chlorophylle a ou copépodes. Ces observations, même si elles sont en accord avec les résultats issus de l'étude de la reproductibilité du compromis, sont moins précises et donc moins riches d'interprétation en ce qui concerne la dynamique spatio-temporelle de l'écosystème étudié.

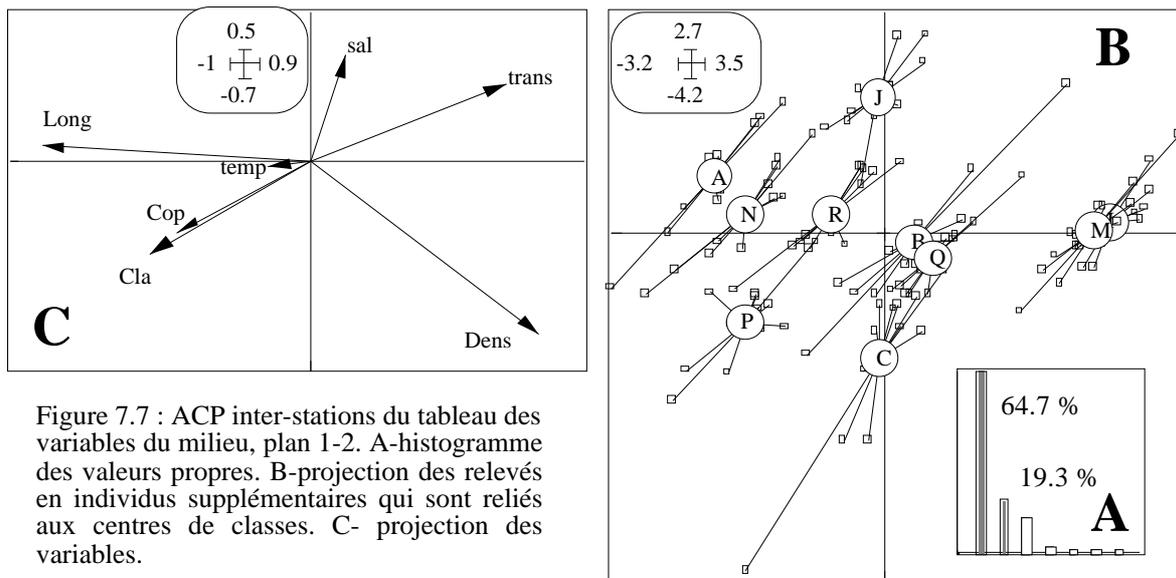


Figure 7.7 : ACP inter-stations du tableau des variables du milieu, plan 1-2. A-histogramme des valeurs propres. B-projection des relevés en individus supplémentaires qui sont reliés aux centres de classes. C- projection des variables.

7.2.2. Etude des peuplements de poissons

Les listes faunistiques utilisées dans l'analyse sont celles reportant les biomasses des poissons. Sur l'ensemble des espèces de poissons collectées (100 en tout), seules celles représentant plus de 0,1 % de la biomasse totale prélevée et présentes dans au moins 5 % de la totalité des relevés (soit au moins 6 fois sur 120), ont été retenues, soit 38 espèces (tableau 7.4). Avant l'analyse, les biomasses sont élevées à la puissance 1/4, transformation préalable conseillée par Field *et al.* (1982) afin d'homogénéiser les variances.

Un test de Kruskal-Wallis a été effectué sur chacune des espèces retenues. L'effet mois n'est significatif que pour quatre d'entre elles (*Haemulon sciurus*, *Pseudupeneus maculatus*, *Chaetodon capistratus* et *Sphaeroides spengleri*). En revanche, l'effet station est significatif pour toutes les espèces exceptées pour quatre d'entre elles (*Caranx latus*, *Lutjanus griseus*, *Sparisoma radians* et *Acanthurus bahianus*). En sommant les valeurs sur l'ensemble des espèces, les conditions nécessaires à l'ANOVA étaient requises : l'effet station est significatif ($p < 0,0001$) alors que l'effet mois ne l'est pas ($p = 0,79$). Donc, on peut dire que la faune, comme le milieu, n'est pas uniformément répartie dans l'espace par contre, à la différence du milieu, elle est stable dans le temps.

Afin de détailler la structure spatiale faunistique et l'effet de l'espace sur celle-ci (et non l'effet temporel puisque l'ANOVA et le test de Kruskal-Wallis ont montré qu'il n'y en avait pas), nous nous en tiendrons à des analyses de type inter-, intra-classes. En effet, puisque l'effet temporel n'est pas significatif, il n'y a pas lieu d'utiliser des méthodes multitableaux dont l'objectif serait de décrire les variations temporelles de la structure spatiale moyenne. De plus, quand comme c'est le cas ici, il n'y a pas d'effet date, l'analyse simple et l'intra-dates sont très voisines. L'intra-dates est par conséquent inutile. Nous utiliserons donc finalement une analyse inter-stations pour obtenir la structure spatiale.

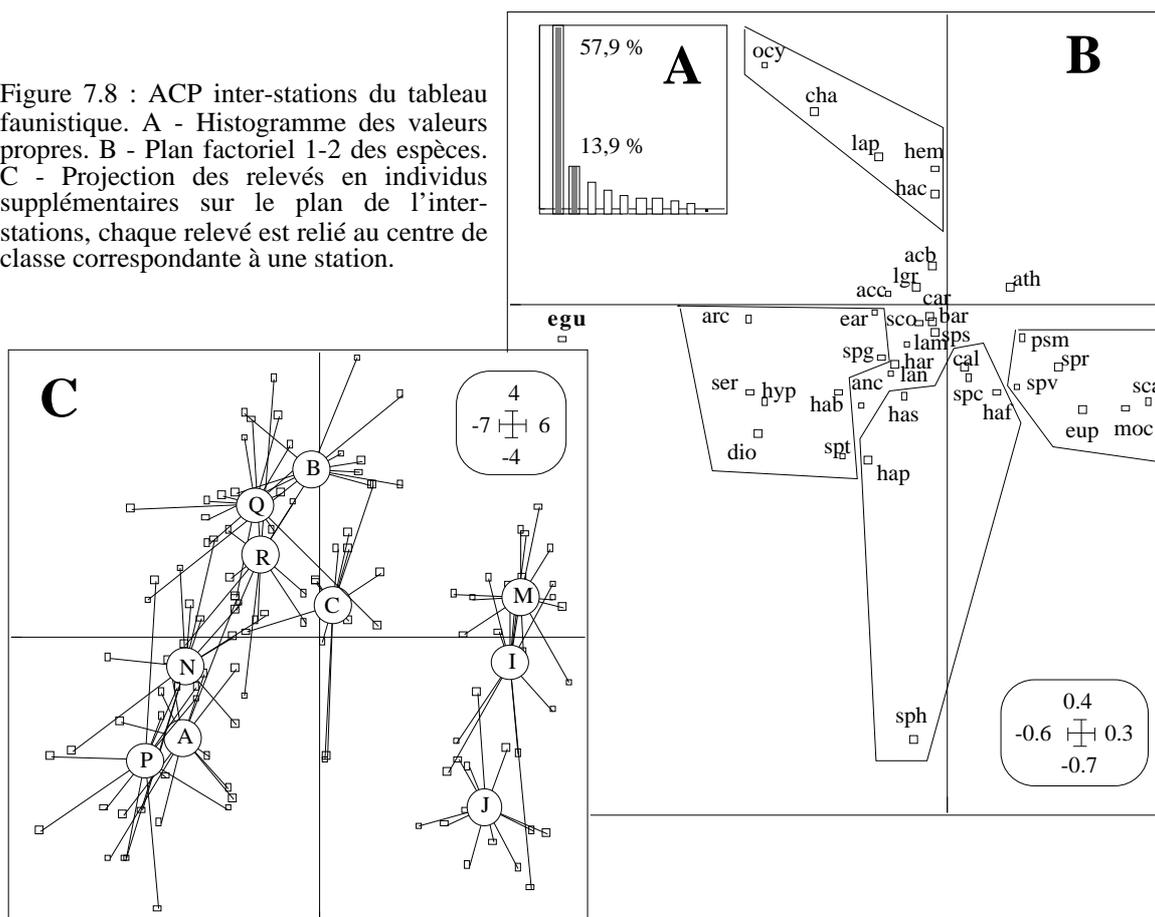
N° espèce	Espèce	Code
1	<i>Harengula jaguana</i>	har
2	<i>Anchoa lyolepis</i>	anc
3	<i>Hemiramphus brasiliensis</i>	hem
4	<i>Atherinomorus stipes</i>	ath
5	<i>Sphyraena barracuda</i>	sph
6	<i>Hypoclepterus puella</i>	hyp
7	<i>Serranus flaviventris</i>	ser
8	<i>Caranx latus</i>	car
9	<i>Lutjanus analis</i>	lan
10	<i>Lutjanus apodus</i>	lap
11	<i>Lutjanus griseus</i>	lgr
12	<i>Ocyurus chrysurus</i>	ocy
13	<i>Haemulon bonariense</i>	hab
14	<i>Haemulon chrysargyreum</i>	hac
15	<i>Haemulon flavolineatum</i>	haf
16	<i>Haemulon plumieri</i>	hap
17	<i>Haemulon sciurus</i>	has
18	<i>Archosargus rhomboidalis</i>	arc
19	<i>Calamus bojanado</i>	cal
20	<i>Bairdiella ronchus</i>	bar
21	<i>Pseudupeneus maculatus</i>	psm
22	<i>Eucinostomus argenteus</i>	ear
23	<i>Eucinostomus gula</i>	egu
24	<i>Scorpaena grandicornis</i>	sco
25	<i>Chaetodon capistratus</i>	cha
26	<i>Eupomacentrus leucostictus</i>	eup
27	<i>Lachnolaimus maximus</i>	lam
28	<i>Scarus croicensis</i>	sca
29	<i>Sparisoma chrysopterum</i>	spc
30	<i>Sparisoma radians</i>	spr
31	<i>Sparisoma viride</i>	spv
32	<i>Acanthurus bahianus</i>	acb
33	<i>Acanthurus chirurgus</i>	acc
34	<i>Monacanthus ciliatus</i>	moc
35	<i>Sphaeroides greeleyi</i>	spg
36	<i>Sphaeroides spengleri</i>	sps
37	<i>Sphaeroides testudineus</i>	spt
38	<i>Diodon holacanthus</i>	dio

Tableau 7.4 : Liste des espèces retenues après élimination des espèces les plus rares.

Le test de permutation de l'ACP inter-stations est fortement significatif ($p < 0,001$). Son inertie représente 38,5 % de l'inertie totale.

La structure est essentiellement unidimensionnelle (axe 1 = 57,9 %, figure 7.8A), le deuxième axe n'est cependant pas négligeable (13,9 %) et nous choisissons de le prendre en compte. Nous décrivons les résultats obtenus en se référant aux figures 7.8 (représentations des plans factoriels) et 7.9 (cartographie des coordonnées des centres des classes et des valeurs des biomasses centrées par espèces et par dates pour quelques espèces).

Figure 7.8 : ACP inter-stations du tableau faunistique. A - Histogramme des valeurs propres. B - Plan factoriel 1-2 des espèces. C - Projection des relevés en individus supplémentaires sur le plan de l'inter-stations, chaque relevé est relié au centre de classe correspondant à une station.



L'axe 1 oppose les stations I, J et M aux sept autres stations : il caractérise le gradient récif-côte. Par comparaison avec celui mis en évidence dans l'analyse des variables environnementales (figure 7.5), on retrouve la proximité des stations A, N et P et les positions intermédiaires des stations B, Q, R et C. Par contre, la station J qui se trouvait alors éloignée des stations I et M s'en rapproche ici. Le long de l'axe 2, les stations s'ordonnent le long d'un autre gradient selon lequel on peut regrouper les stations A, N, P et I, J d'une part et B, Q, R, C et M d'autre part. Chacun de ces groupes sont caractérisés par leur contenu faunistique "moyen". En ne considérant que les espèces dont la contribution à l'axe 1 et/ou à l'axe 2 est supérieure à 1 %, on distingue :

- les espèces essentiellement récifales des stations I, J, M : *S. croicensis* (sca), *M. ciliatus* (moc), *S. radians* (spr), *E. leucostictus* (eup), *P. maculatus* (psm), *S. viride* (spv) ;
- les espèces des stations côtières dont certaines se trouvent
 - plutôt dans les stations A, N, P : *A. rhomboidalis* (arc), *S. flaviventris* (ser), *H. puella* (hyp), *D. holocanthus* (dio), *S. testudineus* (spt), *H. bonariense* (hab), *S. greeleyi* (spg), *E. argenteus* (ear) ;
 - plutôt dans les stations B, C, Q, R : *O. chrysurus* (ocy), *C. capistratus* (cha), *L. apodus* (lap), *H. brasiliensis* (hem), *H. chrysargyreum* (hac) ;
 - sur l'ensemble des stations côtières : *E. gula* (egu) ;

- les espèces se trouvant à la fois dans les stations récifales et de mangrove : *S. barracuda* (sph), *H. plumieri* (hap), *H. Sciurus* (has), *H. flavolineatum* (haf), *C. bojanado* (cal), *S. chrysopterum* (spc).

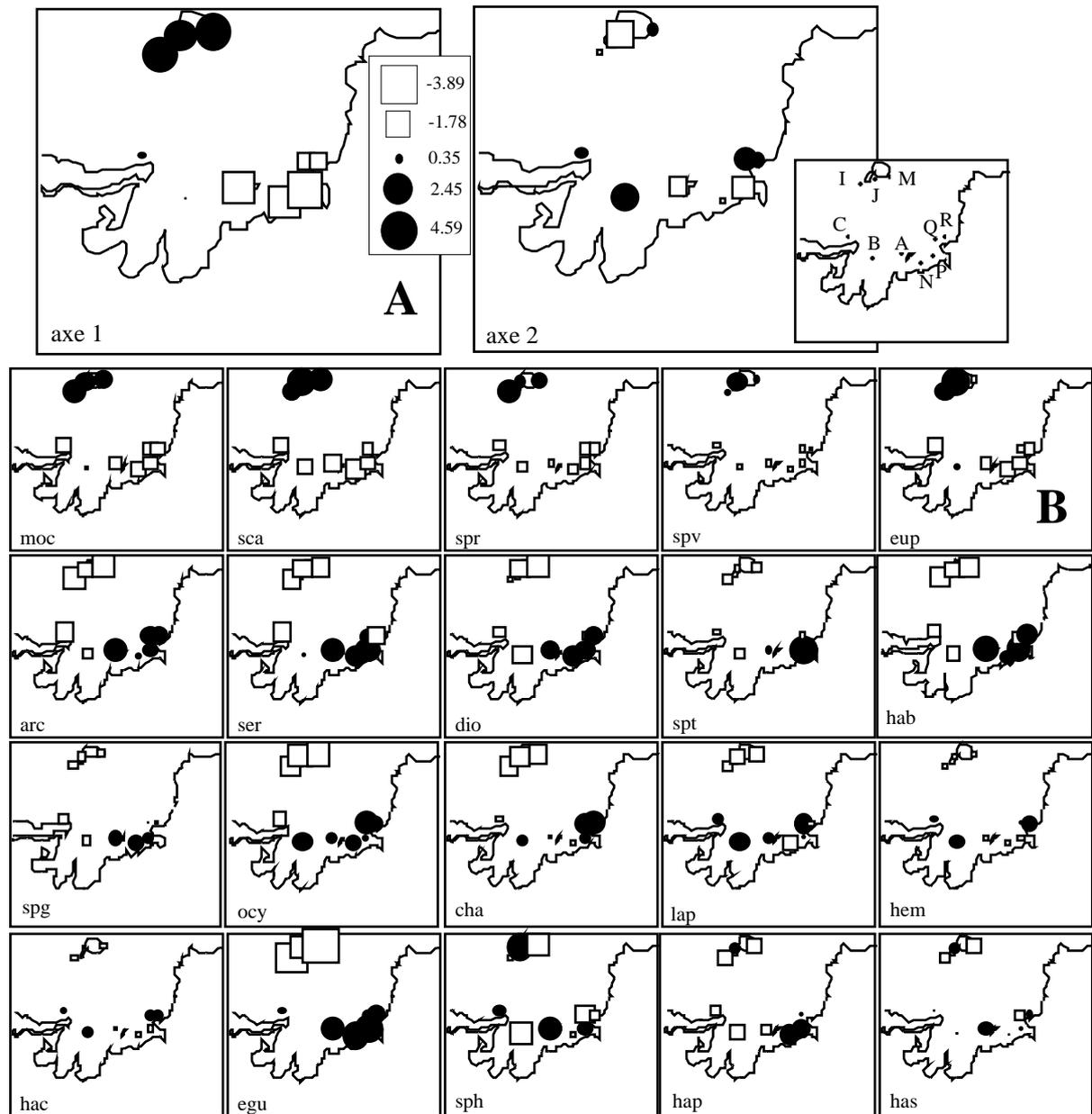


Figure 7.9 : ACP inter-stations. A - cartographie des coordonnées des centres des classes sur les axes 1 (à gauche) et 2 (à droite). B - cartographies des valeurs des biomasses centrées par espèces et par dates pour quelques espèces. La surface des cercles (valeurs supérieures à la moyenne) et des carrés (valeurs inférieures à la moyenne) est proportionnelle aux valeurs.

La structure spatiale faunistique se caractérise donc par un gradient côte-récif avec l'existence d'espèces essentiellement récifales (stations I, J et M) et d'autres essentiellement côtières. Parmi ces dernières, on peut distinguer un peuplement sous l'influence plus marquée de la mangrove (stations A, N et P) d'un peuplement à double tendance récifale et mangrove (stations B, C, Q et R) que l'on peut qualifier d'intermédiaire. A ce dernier groupe,

on peut rajouter un peuplement composé d'espèces fréquentant également la station J située du côté des récifs.

7.3. Etude de la relation Faune-Milieu

Pour répondre à la question initialement posée portant sur les relations entre la structure spatiale des communautés de poissons et la variabilité environnementale des herbiers du Grand Cul de Sac Marin, nous utiliserons **une analyse de co-inertie inter-stations**. En effet, compte-tenu des résultats obtenus sur chaque groupe de variable étudiées, cette méthode apparaît comme la plus adaptée. Concernant les peuplements faunistiques, aucun effet temporel significatif n'a été mis en évidence, en revanche la structure spatiale, étudiée à l'aide d'une analyse inter-stations, est forte. Les variables de l'environnement varient à la fois dans l'espace et dans le temps. L'analyse triadique partielle a ainsi permis de décrire en détail les variations temporelles de la structure spatiale compromis variables-stations. Néanmoins, nous avons vu que l'analyse inter-stations, bien que moins précise, fournit déjà une bonne image de la variabilité de la structure spatiale (figure 7.7). La co-inertie inter-stations, en effectuant le couplage des deux tableaux inter-stations (faunistique et environnemental) permet d'étudier la relation faune-milieu existant à l'échelle des stations, donc la co-structure spatiale.

Le test de permutation de Monte-Carlo sur 1000 permutations aléatoires montre que les deux structures inter-stations sont significativement liées ($p < 0,001$) et qu'il existe donc bien une co-structure spatiale. Celle-ci s'exprime essentiellement sur le premier axe représentant 93 % de l'inertie (figure 7.10A). Ce premier axe de co-structure reflète 97,3 % de l'inertie exprimée sur l'axe 1 de l'analyse inter-stations des variables du milieu et 96,9 % de l'inertie exprimée sur l'analyse inter-stations du tableau faunistique. Le coefficient de corrélation entre les coordonnées des données faunistiques et de milieu sur le premier axe de co-structure spatiale est égal à 0,93, ce qui confirme encore l'existence d'une forte co-structure spatiale entre les deux tableaux de données.

Sur la figure 7.10, sont représentées sur l'axe 1 de co-structure spatiale les coordonnées des variables environnementales (figure 7.10B) et des espèces (figure 7.10C), ainsi que les coordonnées normalisées des centres de gravité des classes (figure 7.10D) correspondant aux relevés de chacun des deux tableaux inter-stations, c'est-à-dire les positions des stations du point de vue faunistique (cercles blancs) et environnemental (cercles noirs). La distance entre les centres de gravité donne une estimation de la qualité de la co-structure spatiale : plus la distance est petite, meilleure est cette co-structure. La projection en individus supplémentaires des lignes-relevés des tableaux initiaux autour des centres de gravité permet de juger de la variabilité temporelle de la co-structure spatiale.

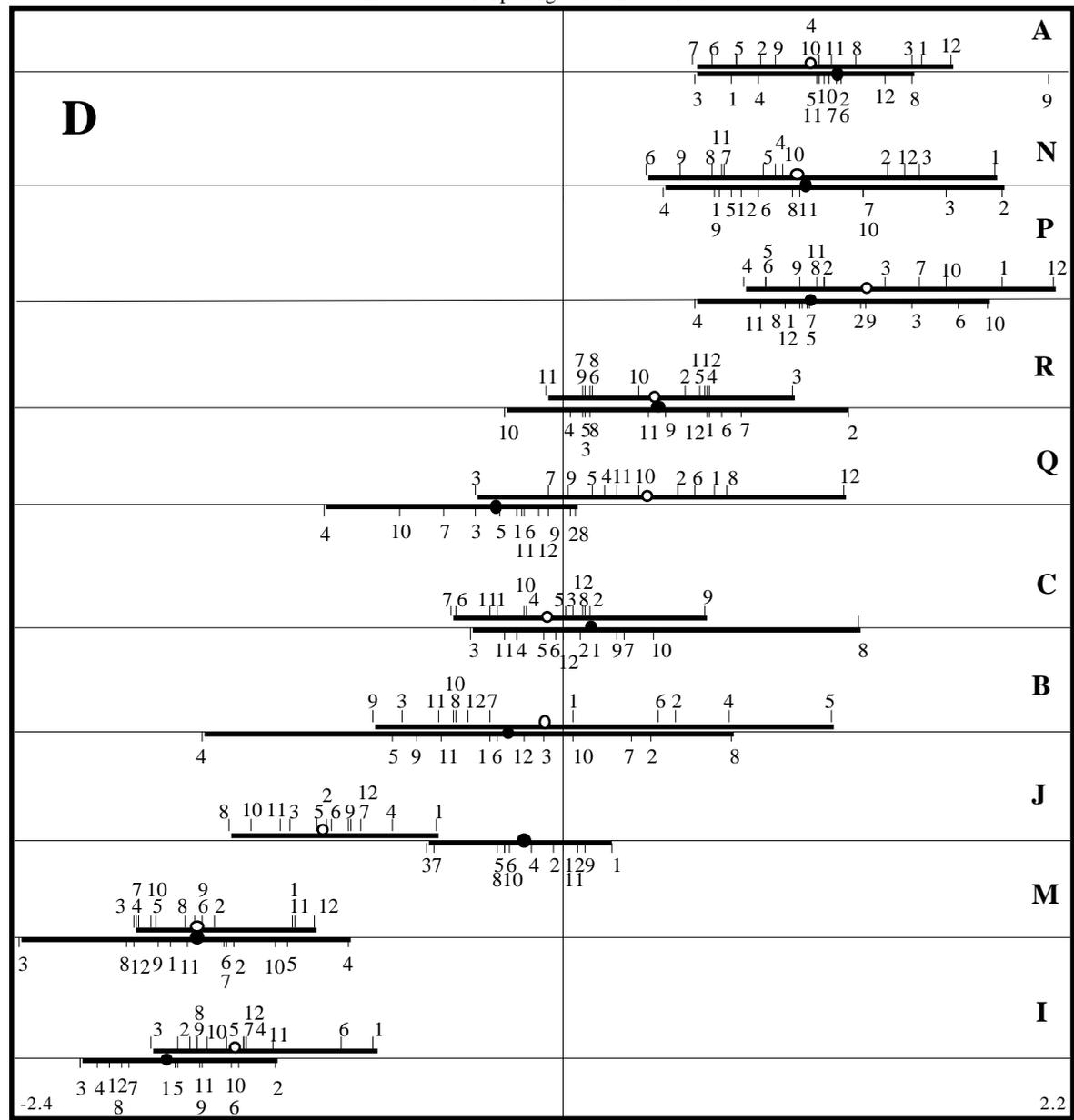
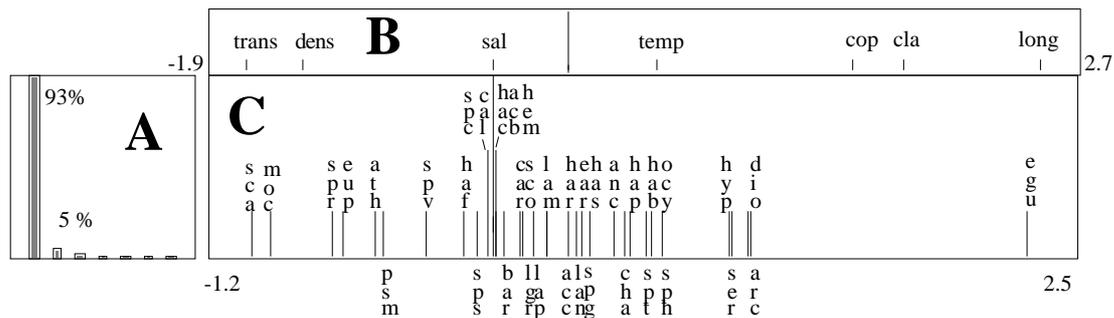


Figure 7.10 : Analyse de co-inertie inter-stations effectuée entre le tableau inter-stations des variables environnementales et celui des biomasses faunistiques. A - Histogramme des valeurs propres. B et C - Coordonnées sur l'axe 1 de co-inertie inter-stations des variables environnementales et des espèces. D - Coordonnées normalisées sur l'axe 1 de co-inertie inter-stations des centres de classes (stations) du point de vue faunistique (cercles blancs) et environnemental (cercles noirs). Y sont reliés les relevés mensuels correspondants projetés en individus supplémentaires. Les mois sont identifiés par 12 pour décembre, 1 pour janvier...

Comme dans les analyses séparées, la co-structure spatiale met en évidence un gradient côte-récif. Milieu et faune séparent les stations de mangrove (A, N et P) avec des herbiers longs et une forte concentration en chlorophylle a et copépodes, des stations récifales caractérisées par une eau transparente et des herbiers denses (stations I, M, J). Les espèces fréquentant les premières sont *E. gula* (egu), *A. rhomboidalis* (arc), *D. holocanthus* (dio), *S. flaviventris* (ser), *H. puella* (hyp) alors qu'on trouve dans les secondes *S. croicensis* (sca), *M. ciliatus* (moc), *S. radians* (spr), *E. leucostictus* (eup), *P. maculatus* (psm), *A. stipes* (ath), *S. viride* (spv). Les stations R, Q, B et C se positionnent de façon intermédiaire sur ce gradient.

De forts écarts sont observés entre les structures faunistique et environnementale pour certaines stations. Ainsi pour les stations J ($p < 10^{-4}$), Q ($p < 10^{-3}$) et I ($p < 0,05$), la différence entre les coordonnées du point de vue faunistique et environnemental est significative (test des rangs de Wilcoxon, $n = 12$). La station J, bien qu'ayant un peuplement faunistique proche de celui trouvé dans les stations I et M, est en revanche plus proche des stations intermédiaires B, C et Q d'un point de vue environnemental. Les peuplements de poissons de la station Q sont semblables à ceux de la station R alors que ses caractéristiques environnementales sont similaires à celles des stations B et J. L'écart plus faible observé pour la station I, bien que légèrement significatif, est plus difficilement interprétable. Pour les sept autres stations, les écarts observés entre les points de vue faunistiques et environnementaux sont faibles et la différence entre les coordonnées n'est pas significative, ce qui confirme une très bonne co-structure spatiale. Cependant, la variabilité autour des centres de gravité peut être importante comme c'est le cas en particulier pour les stations intermédiaires B, Q et C plus exposées aux variations environnementales ou faunistiques.

7.4. Discussion-Conclusion

Les analyses effectuées sur chaque groupe de variables (environnementales et faunistiques) ont permis de répondre aux questions initialement posées dans les objectifs. Elles ont en particulier permis de définir des structures spatiales des paramètres environnementaux et des peuplements de poissons.

La structure spatiale environnementale montre un gradient dominant côte-récif lié à la structure morphologique des herbiers (plus longs mais moins denses dans les eaux calmes des stations côtières, plus courts et plus denses dans les stations agitées des stations récifales) mais aussi aux nutriments et à la productivité de la zone (plus fortes concentrations en chlorophylle a et copépodes dans les stations côtières que dans les stations récifales). La station J, bien que située dans les zones récifales, est plus abritée et par conséquent, les herbiers y sont plus longs et l'eau y est plus turbide. Selon les variations des concentrations en chlorophylle a et copépodes qui influent aussi sur la transparence de l'eau, le gradient côte-

récif apparaît plus ou moins nettement si bien que la structure spatiale environnementale n'est pas tout à fait stable tout au long de l'année.

La structure spatiale des peuplements de poissons montre une distribution bien nette des peuplements de poissons avec des stations plus sous influence récifale (IJM) caractérisées par les poissons perroquets (*S. croicensis*, *Sparisoma radians*, *S. viride*), *P. maculatus*, *E. leucostictus*, et des stations plus sous l'influence de la mangrove dominées par *E. gula*, *S. testudineus*, *S. greeleyi*, *H. bonariense* et *A. rhomboidalis*. A la différence du milieu, ce fort gradient côte-récif défini par les peuplements de poissons est très stable dans le temps.

Les deux jeux de données, faunistiques et environnementaux, montrant des structures spatiales significatives, il est justifié de rechercher une co-structure spatiale afin de définir la relation faune-milieu existant à l'échelle de la station. Cette co-structure (figure 7.10), mise en évidence par une analyse de co-inertie inter-stations, s'exprime essentiellement sur un axe qui caractérise le gradient côte-récif. Ce dernier représente donc le principal phénomène commun aux deux ensembles de variables. Les descripteurs de l'environnement les plus influents sont la structure des herbiers (longueur et densité), la transparence de l'eau et les concentrations en chlorophylle a et copépodes. L'adéquation faune-milieu est très bonne pour la plupart des stations. Le gradient de salinité qui jouait un rôle dans la structure spatiale du milieu, n'apparaît plus dans la co-structure spatiale révélant ainsi que la distribution spatiale des espèces de poissons n'est pas liée aux variations spatiales de ce facteur.

Enfin, d'un point de vue méthodologique, l'absence de variabilité temporelle des peuplements de poissons ne justifie pas pour l'analyse des relations entre la structure spatiale de ces derniers et la variabilité environnementale d'utiliser des méthodes plus évoluées que l'analyse de co-inertie inter-stations utilisée ici. En effet, dans ce cas là, une analyse intradates ou une analyse multitableaux comme l'analyse STATICO n'apporterait pas plus d'information que l'analyse simple si bien que pour obtenir la co-structure spatiale qui nous intéresse dans cette étude, l'analyse inter-stations est suffisante et apparaît comme la méthode la plus adéquate pour répondre à l'objectif.

Partie III

Discussion

Dans la première partie de ce travail, une position d'observateur a été adoptée afin de dresser en quelque sorte un bilan de la situation, d'une part du point de vue de l'écologie dans le cadre de l'approche spatio-temporelle des écosystèmes aquatiques, et d'autre part du point de vue de la statistique dans le cadre des méthodes linéaires d'ordination d'un, deux ou K tableaux de données. Dans la deuxième partie, notre démarche s'est voulue plus active afin de pouvoir juger de l'intérêt pratique des méthodes d'analyse de données, et plus particulièrement des méthodes multitableaux, pour répondre à différents types de situations fréquemment rencontrées en écologie aquatique. En s'appuyant sur ce qui a ainsi été fait, cette dernière partie, comprenant les chapitres suivants 8, 9 et 10, a pour objectif de présenter les principales conclusions auxquelles nous sommes parvenus concernant l'adaptation des méthodes multitableaux aux questions posées par les écologues dans le cadre de problématiques spatio-temporelles.

Chapitre 8. Adéquation des méthodes multitableaux aux problèmes d'identification de structures spatio-temporelles

Il est désormais très généralement admis que l'étude de la structure et du fonctionnement des écosystèmes ne peut être faite rigoureusement sans prendre en compte les variations spatiales et temporelles (Wiens, 1986 ; Southwood, 1988). Dans le champ de l'écologie des communautés, déterminer les facteurs de l'environnement qui influent sur l'organisation dans l'espace et dans le temps des organismes vivants constitue donc la problématique centrale des écologues (Begon *et al.*, 1996). Dans ce contexte, l'identification de structures des organismes vivants et des paramètres du milieu, et l'étude de leur stabilité ou de leur variabilité dans le temps et dans l'espace sont des objectifs majeurs.

8.1. Stabilité temporelle des structures spatiales

L'analyse bibliographique a montré qu'on pouvait distinguer des grandes catégories d'objectifs selon la prise en compte des deux dimensions, spatiales ou temporelles. Ainsi, de nombreux écologues s'intéressent en priorité à la structure spatiale et cherchent à apprécier sa stabilité temporelle (Jouffre *et al.*, 1991 ; Gabriel, 1992 ; Hansen et Ramm, 1994), ou à étudier sa variabilité temporelle (Herreira-Silveira, 1994 ; Fujita *et al.*, 1995 ; Jacobsen et Encalada 1998).

Dans tous les cas, l'ambition de percevoir les changements de la structure des communautés à la fois dans l'espace et dans le temps mène à l'étude de données tri-dimensionnelles, espace x temps x variables. Parmi les nombreuses méthodes linéaires d'ordination qui s'offrent à l'écologue pour explorer la structure de ses données, les méthodes multitableaux semblent parfaitement adaptées pour l'analyse de telles données à trois dimensions. Les rares auteurs qui ont utilisé ces méthodes soulignent leur intérêt

particulier pour étudier la permanence temporelle des structures spatiales des peuplements faunistiques (Baran, 1995 ; Gaertner *et al.*, 1998) ou des facteurs environnementaux (Dolédec, 1988 ; Aliaume *et al.*, 1993b ; Baran, 1995). Nous avons nous-mêmes pu apprécier cet intérêt à travers les différentes études effectuées. Par exemple, la version la plus simple des analyses multitableaux, l'analyse triadique partielle, nous a permis d'étudier la stabilité temporelle des structures spatiales des peuplements de poissons dans les régions Languedoc-Roussillon et Provence-Alpes-Côte d'Azur (chapitre 3).

Pour cela, 4 tableaux faunistiques correspondant aux campagnes de pêche réalisées annuellement de 1993 à 1996 ont été considérées. L'analyse triadique partielle de ces 4 tableaux conduit à la formation d'un tableau compromis [stations x espèces], calculé de façon optimale comme la somme pondérée des 4 tableaux initiaux (figure 8.1A). L'analyse du compromis met en évidence une structure spatiale espèces-stations commune aux différentes dates. Cette structure oppose principalement les stations à truite aux stations à cyprinidés (figure 8.1B) et révèle un double effet de régionalisation Est-Ouest, Nord-Sud (figure 8.1C).

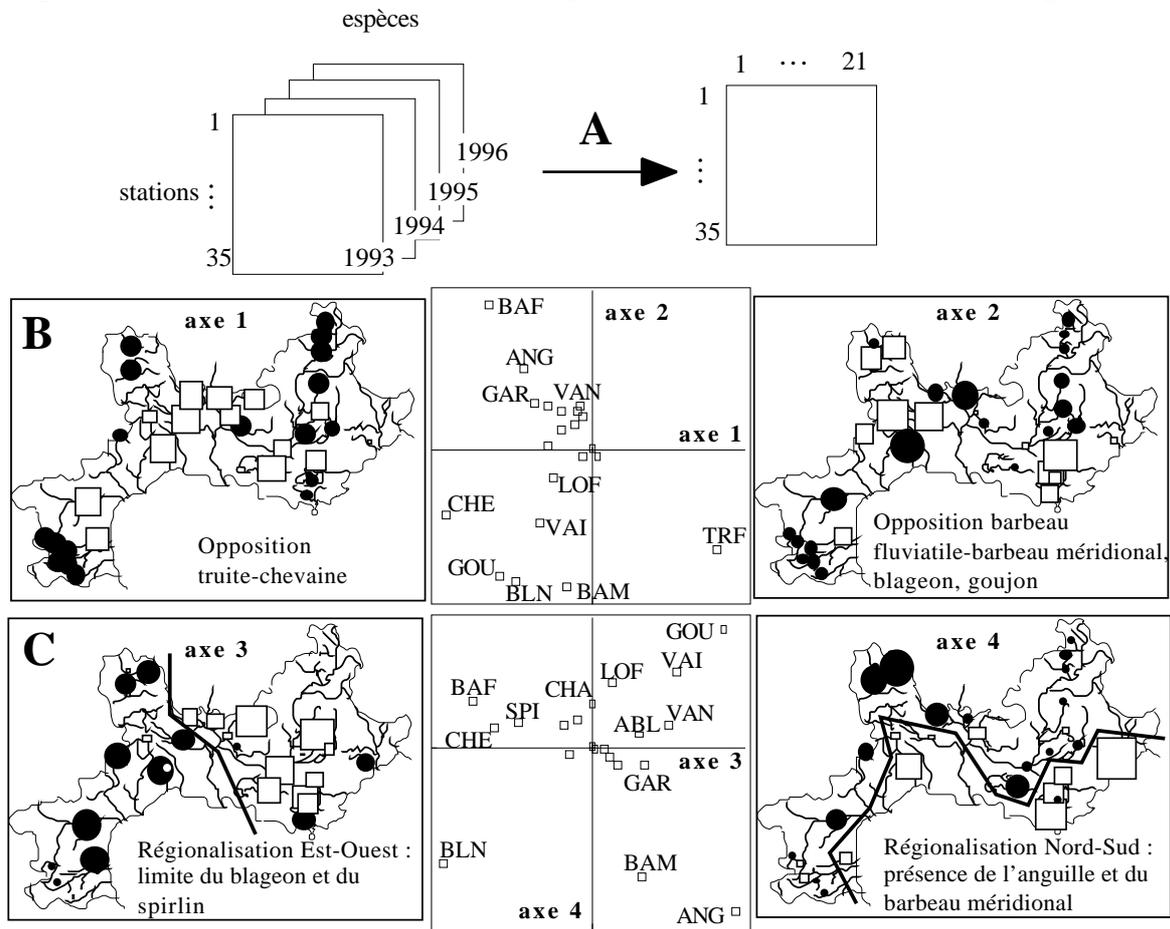


Figure 8.1 : Application de l'analyse triadique partielle au suivi des peuplements piscicoles des régions Languedoc-Roussillon et Provence-Alpes-Côte d'Azur. A - Constitution du tableau compromis à partir des 4 tableaux-années. B et C - Analyse du compromis : projection des espèces sur les plans 1-2 et 3-4 et cartographie des coordonnées des stations sur les quatre premiers axes du compromis. Les cercles représentent les valeurs positives et les carrés les valeurs négatives, les surfaces des cercles et des carrés sont proportionnelles à ces valeurs.

Des paramètres numériques associés à cette analyse permettent de juger de la ressemblance entre les tableaux et de l'adéquation entre chaque tableau-date et le tableau compromis (Tableau 8.1). Ici, ces valeurs montrent une forte ressemblance entre les tableaux (RV élevés), une participation homogène de chacun à la formation du compromis (Poids) et une bonne reconstitution par chaque tableau de la structure compromise définie par ses 4 premiers axes (Cos² élevés et homogènes).

Tableau	RV				Poids (α_k)	Cos ²
1993	1				0,493	0,687
1994	0,868	1			0,494	0,737
1995	0,859	0,900	1		0,514	0,721
1996	0,797	0,867	0,903	1	0,499	0,690

Tableau 8.1 : Paramètres numériques associés à l'analyse triadique partielle des 4 tableaux faunistiques. RV = matrice des coefficients de corrélations vectorielles entre tableaux ; α_k = pondération indiquant la participation du tableau k à la définition du compromis ; Cos² : cosinus carré entre le tableau k et le compromis réduit à sa partie interprétée, ici suivant quatre axes (d'après Blanc et Beaudou, 1998 ; chapitre 3).

Par projections des lignes et des colonnes des analyses séparées de chaque tableau initial sur les axes du compromis, l'analyse triadique partielle permet d'étudier de façon précise l'évolution temporelle de la structure spatiale. Dans l'exemple cité, même si l'analyse a confirmé une forte stabilité de cette structure, elle a montré également l'existence de fluctuations ponctuelles dues à des perturbations d'origine anthropique ou climatique avec notamment de fortes crues ou des étiages sévères (cf. figure 3.9, chapitre 3).

L'analyse triadique partielle a été également appliquée pour l'étude de tableaux environnementaux afin d'étudier l'évolution temporelle de la structure spatiale du milieu dans la baie du Grand Cul de Sac Marin en Guadeloupe (Chapitre 7). Le compromis identifié par cette analyse exprime une typologie spatiale moyenne stations-variables qui se traduit par un double gradient côte-récif, dans lequel intervient, d'une part la densité (dens) et la longueur (long) des herbiers, la teneur en plancton (Cla et Cop) et la transparence de l'eau, et d'autre part la salinité (sal) (figure 8.2A). L'étude de l'évolution temporelle de la structure spatiale moyenne (figure 8.2B) montre que la typologie spatiale identifiée par le compromis n'est pas tout à fait stable au cours des mois (figure 8.2B). En effet, même si globalement le gradient côte-récif se retrouve toute l'année, cette analyse met en évidence les influences périodiques plus ou moins fortes des concentrations en chlorophylle et en copépodes, de la transparence et de la température par rapport à l'influence permanente des variables décrivant les herbiers (longueur et densité). Elle montre de plus que le gradient de salinité n'est finalement fortement marqué qu'aux mois d'août, septembre et octobre durant lesquels les précipitations importantes provoquent une diminution de la salinité dans une station particulièrement .

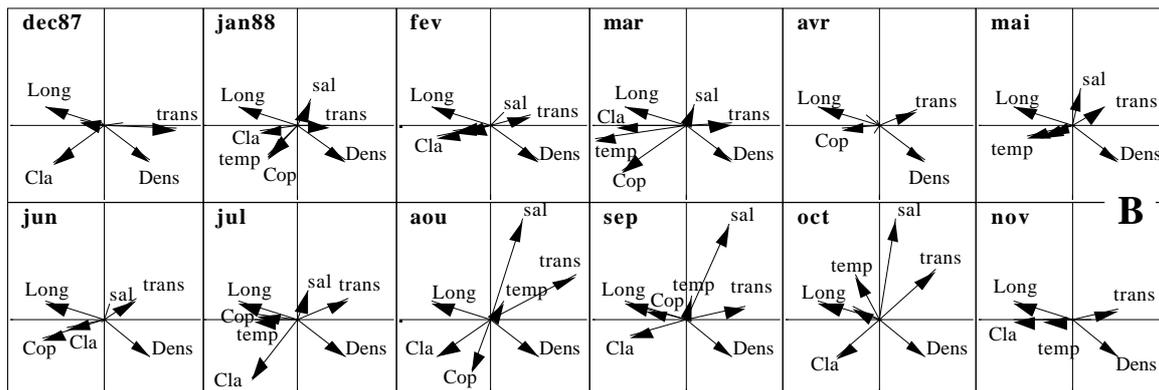
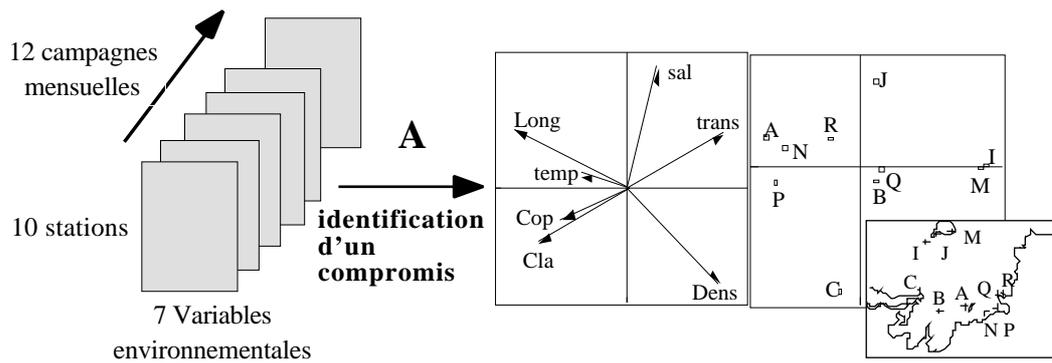


Figure 8.2 : Application de l'analyse triadique partielle au suivi de paramètres environnementaux dans une baie de Guadeloupe. A - Identification d'une typologie spatiale compromis variables-stations. B Variabilité temporelle de la typologie spatiale compromis à travers les variables du milieu.

8.2. Stabilité spatiale des structures temporelles

De façon orthogonale à l'étude de la structure spatiale et de sa variabilité temporelle, d'autres écologues désirent plus particulièrement mettre en évidence des structures temporelles (Yanez-Arancibia *et al.*, 1982 ; Tzeng et Wang, 1992 ; Masundire, 1994 ; Laroche *et al.*, 1997), dont ils étudient la variabilité spatiale (Sale *et al.*, 1994 ; Falkenhaus *et al.*, 1997). Bien que Dolédec (1999) évoque la possibilité d'étudier ces questions à l'aide des méthodes multitableaux, nous ne connaissons à ce jour aucun exemple d'application de ces méthodes avec cette approche dans la bibliographie écologique.

Un des objectifs poursuivis par l'IRD dans le cadre d'un programme de recherche sur la pêche artisanale au Vanuatu est d'analyser l'historique des activités de pêche (Grandperrin, 1982). Dans ce contexte, nous nous sommes plus particulièrement intéressés à la structure temporelle des rendements par espèces et à l'homogénéité spatiale de cette structure sur l'ensemble de l'archipel d'une part, et sur l'île la plus exploitée d'autre part (chapitre 5). Pour cela, nous avons utilisé la méthode multitableaux STATIS pour analyser les différents tableaux [années x espèces] correspondant aux rendements annuels (exprimés en Capture Par Unité d'Effort, CPUE) des 11 espèces démersales dominantes dans les différentes zones de pêche définies. Contrairement à l'analyse triadique partielle qui impose que chaque tableau pris en compte ait les mêmes dimensions (même nombre de lignes et de colonnes), cette

version de STATIS, dite STATIS sur les opérateurs, autorise l'analyse simultanée de tableaux ayant seulement une dimension commune. Nous avons ainsi pu prendre en compte des zones n'étant pas forcément exploitées systématiquement chaque année. En revanche, les 11 espèces considérées sont pêchées dans toutes les zones et constituent la dimension commune à tous les tableaux (figure 8.3).

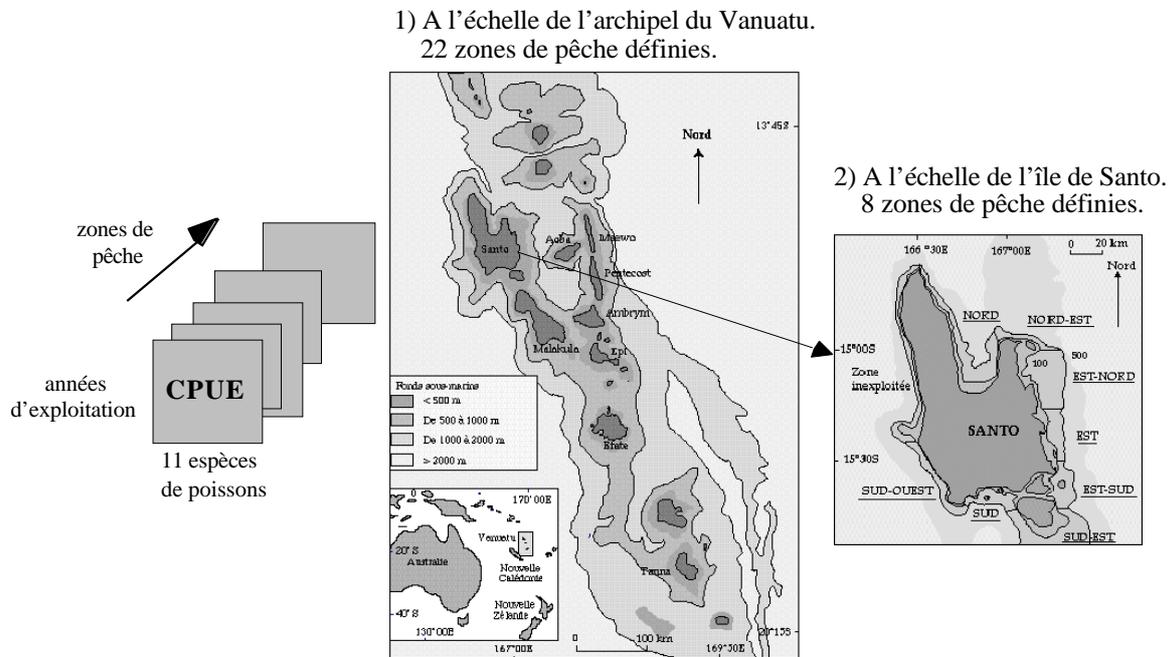


Figure 8.3 : Application de la méthode STATIS pour l'analyse de l'évolution temporelle des rendements d'une pêcherie démersale au Vanuatu.

Que ce soit à l'échelle de l'archipel ou à celle d'une île, la méthode STATIS nous a permis de répondre aux questions portant, d'une part sur l'identification d'une structure temporelle des compositions spécifiques des captures commune aux différentes zones de pêche, et d'autre part sur l'homogénéité spatiale de cette structure. Dans ce cas, cette méthode a montré que la typologie temporelle spécifique identifiée par le compromis n'est pas identique d'une zone à l'autre, particulièrement à l'échelle de l'archipel. A l'échelle de l'île de Santo, la typologie apparaît en revanche plus homogène. Cependant, des modèles différents d'évolutions annuelles des captures ont pu être mis en évidence dans les deux cas (cf. chapitre 5).

En étudiant la structure temporelle des peuplements, beaucoup de publications portent sur la réponse des écosystèmes face aux perturbations (Bornette *et al.*, 1994a ; Holbrook *et al.*, 1994 ; Rodriguez et Lewis, 1994 ; Carrel *et al.* 1995). En reprenant les données de Bornette *et al.* (op. cit.), complétées par celle de Henry et Amoros (1996), nous avons cherché à déterminer l'impact de deux manipulations expérimentales d'écosystème sur l'évolution des processus de succession écologique dans les anciens bras du Rhône (appelés lônes). L'évaluation de la réussite de ces deux opérations de restauration s'effectue en

comparant la dynamique d'évolution d'une lône manipulée avec la trajectoire évolutive d'une lône témoin (figure 8.4A). Pour cela, nous avons utilisé une méthode multitableaux, l'Analyse de Co-inertie Multiple, qui a permis d'identifier pour chaque lône une trajectoire temporelle moyenne commune à l'ensemble des transects échantillonnés sur la lône. L'étude de la variabilité autour de cette trajectoire de référence a montré que celle-ci se retrouve de façon assez semblable sur chaque transect, et ce dans les deux lônes (figure 8.4B).

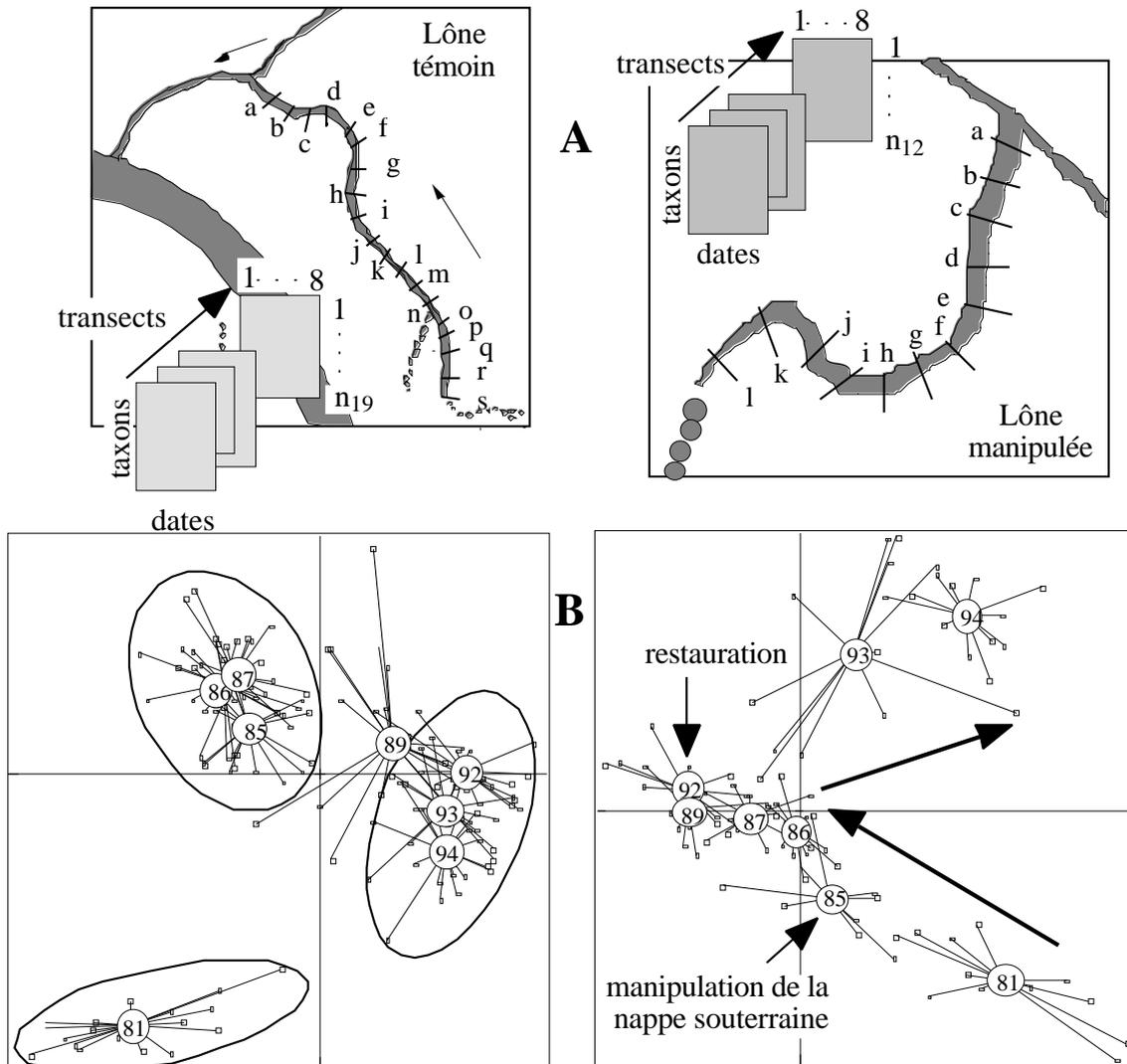


Figure 8.4 : Application de l'Analyse de Co-inertie Multiple au suivi de végétation aquatique dans une lône manipulée (à droite) et dans une lône témoin (à gauche). A - Plan expérimental associé à l'analyse et localisation des transects. B - Projection des colonnes-années de chaque tableau initial (□) dans le plan de référence permettant d'étudier de la variabilité spatiale de la structure temporelle de référence (○).

L'interprétation écologique de ces trajectoires temporelles de référence se fait en recherchant les espèces de macrophytes qui en sont responsables. Pour cela, on examine la représentation des espèces dans le plan de référence qui montre pour les deux lônes une instabilité spatio-temporelle du peuplement de macrophytes (figure 8.5). Cette variabilité du

peuplement correspond au processus de succession écologique qui se traduit cependant différemment dans les deux lînes. Dans la lîne témoin, il apparaît que les espèces n'évoluent pas de façon continue dans le temps et leur distribution spatiale se fait par groupes de transects. Dans la lîne manipulée, la structure temporelle des espèces semble plus homogène dans l'espace, leur distribution spatiale suivant davantage un gradient que dans la lîne témoin. (cf. chapitre 4).

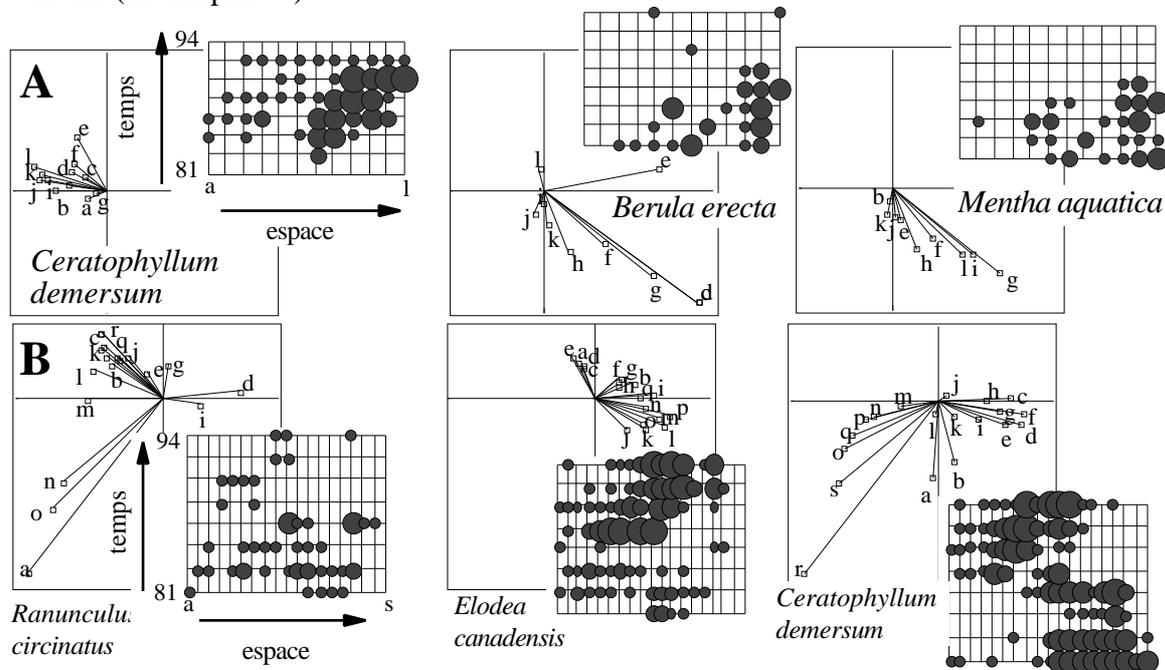


Figure 8.5. : Application de l'Analyse de Co-inertie Multiple au suivi de végétation aquatique. Représentation de l'évolution spatio-temporelle de quelques espèces de macrophytes par projection des lignes-espèces de chaque tableau initial dans le plan de référence, A - pour la lîne manipulée, B - pour la lîne témoin.

8.3. De l'identification de structures vers l'étude du fonctionnement

8.3.1. Dynamique spatio-temporelle

A la différence des études citées précédemment, un certain nombre d'études examinées lors de l'analyse bibliographique ne privilégient ni la structure spatiale, ni la structure temporelle mais traitent les deux sur un pied d'égalité en s'intéressant à la fois aux variations spatiales et/ou temporelles (Louis *et al.*, 1995 ; Masundire, 1997 ; Rodriguez-Romero *et al.*, 1998). En écologie des peuplements, la description de la variabilité spatiale et temporelle de ces peuplements constitue souvent une première étape importante avant la mise en relation avec d'autres paramètres biotiques ou environnementaux susceptibles d'expliquer ces structures (Bunn *et al.*, 1986 ; Gelwick, 1990 ; Letourneur et Chabanet ; 1994). Plus généralement, l'étude des variations spatiales et temporelles des descripteurs peut représenter déjà pour certains auteurs une première approche fonctionnelle de l'écosystème (Wiens, 1989 ; Bengen *et al.*, 1992), nécessaire dans une perspective de gestion des milieux aquatiques

(Pinder et Farr, 1987 ; Matthews *et al.* 1991). Ainsi, dans le cadre d'un programme de recherche de l'IRD visant à mieux comprendre la structure et le fonctionnement des Milieux Estuariens et Lagunaires (MEL), nous avons cherché à mettre en relation la dynamique spatio-temporelle des peuplements de poissons avec celle des paramètres du milieu dans l'estuaire hyperhalin du Sine-Saloum au Sénégal (chapitre 6). Au préalable, nous nous sommes intéressés à la fois aux structures spatiales et temporelles de chaque groupe de variables, faunistiques et environnementales. En ce qui concerne les variables du milieu, des analyses triadiques partielles nous ont permis d'étudier avec précision les permanences des structures spatiales dans le temps et des structures temporelles dans l'espace (figure 8.6). Celles-ci ont montré que la structure temporelle est plus stable dans l'espace que ne l'est la structure spatiale dans le temps.

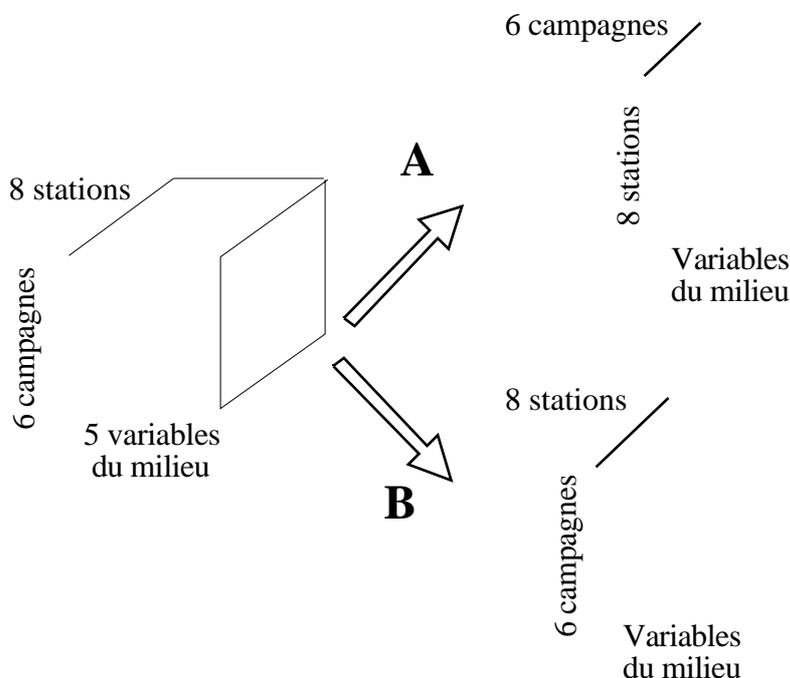


Figure 8.6 : Application de l'analyse triadique partielle au suivi de paramètres environnementaux dans un estuaire africain. A - Identification d'une structure spatiale compromise et étude de sa permanence temporelle. B Identification d'une structure temporelle compromise et étude de son homogénéité spatiale.

8.3.2. Interactions espèces-milieu

Pour appréhender de façon plus précise le fonctionnement des écosystèmes, il est nécessaire de mettre en relation les structures identifiées au préalable pour chaque groupe de descripteurs. Pour l'étude des relations entre les peuplements et leur habitat dans un cadre spatio-temporel, il est fréquent de chercher à déterminer les facteurs du milieu susceptibles d'influer sur l'organisation spatio-temporelle des peuplements (D'elbée et Castel, 1995 ; Maes *et al.*, 1998b), ou bien encore de tester l'hypothèse selon laquelle la structure des

assemblages d'espèces dépend de celle de l'habitat (Gorman et Karr, 1978 ; Bart, 1989 ; Pusey, 1993 ; Jordan *et al.*, 1998). Ainsi, dans l'exemple précédent concernant un estuaire (chapitre 6), la relation spatio-temporelle entre les peuplements de poissons et les variables du milieu au cours d'un cycle saisonnier a été examinée à l'aide d'une analyse de co-inertie globale (Dolédec et Chessel, 1994).

Afin d'étudier plus précisément ces relations selon les axes spatiaux et temporels, il peut être intéressant de chercher à se focaliser sur la relation soit au niveau spatial (Franquet *et al.*, 1995 ; Grasmück *et al.*, 1995; Haury *et al.*, 1995; Conradi *et al.*, 1997), soit au niveau temporel (Lair et Sargos, 1993 ; Franquet et Chessel, 1994 ; Romo et Van Tongeren, 1995 ; Nacorda et Yap, 1997). L'évolution de ces relations, respectivement dans le temps (Dudgeon, 1984 ; Flores-verdugo *et al.*, 1990 ; Armitage *et al.*, 1995 ; Green, 1996 ; Rodriguez et Lewis, 1997), et dans l'espace (Peterson et Ross, 1991 ; Pearson, 1984), peut ensuite être étudiée.

Pour caractériser ainsi la stabilité des relations observées entre deux groupes de descripteurs à une échelle spatiale ou temporelle donnée, une première voie de réponse a été proposée par Franquet et Chessel (1994) et appliquée ensuite par Franquet *et al.* (1995). Il s'agit des analyses de co-inertie intra-classes ou inter-classes. Plus récemment, la méthode STATICO, combinant la logique des méthodes multitableaux de type STATIS et celle des couplages de co-inertie, a été développée comme une seconde voie de réponse (Simier *et al.*, 1999). Dans le cadre de ce travail, nous avons utilisé des analyses de co-inerties inter-classes afin d'étudier la co-structure spatiale (chapitre 6 et 7) ou la co-structure temporelle (chapitre 6). Concernant la méthode STATICO, nous ne connaissons à ce jour aucun exemple d'application de cette méthode en écologie aquatique. En revanche, sa présentation est illustrée d'un exemple issu de recherches en phytopathologie menées par l'IRD en Nouvelle-Calédonie en vue d'appréhender les relations entre l'état phytosanitaire de plantations de caféier et leur environnement (sol et climat). Dans cet exemple, sur lequel nous reviendrons dans le chapitre suivant, STATICO permet de mettre en évidence une typologie originale des sites de culture fondée sur l'évolution temporelle de la liaison entre leurs caractéristiques phytosanitaires et environnementales.

En conclusion, il apparaît que les méthodes multitableaux sont fréquemment en adéquation avec les problèmes d'identification de structures spatio-temporelles. Il s'agit donc à présent de définir ce qu'elles apportent effectivement par rapport aux méthodes d'ordination plus simples couramment mises en oeuvre en cernant mieux leurs intérêts mais aussi leurs limites.

Chapitre 9. Intérêts et limites des méthodes multitableaux en écologie

9.1. Apport des méthodes d'analyse simultanée de K tableaux par rapport aux autres stratégies d'analyses

L'étude de tout écosystème dans ses dimensions "espace-temps" à travers un ou plusieurs descripteurs, conduit à l'obtention d'un ensemble complexe de données. Cette acquisition aboutit à la formation de tableaux de données nécessitant un recours aux méthodes d'analyses multidimensionnelles. Celles-ci ont pour but d'étudier globalement les caractéristiques des données et d'en rechercher la structure, c'est-à-dire de faire apparaître des groupes homogènes, des types ou des gradients (Legay, 1980). Comme le soulignent Lebart *et al.* (1995), il ne s'agit pas seulement de présenter, mais d'analyser, de découvrir, parfois de vérifier et prouver, éventuellement de mettre à l'épreuve certaines hypothèses. L'utilisation toujours plus importante de ces méthodes en écologie (Dolédec, 1999) démontre leur intérêt et leur capacité pour répondre aux problèmes soulevés par les écologues. Afin de dégager des structures spatiales ou temporelles des données, les écologues ont recours à différentes stratégies d'analyse identifiées au chapitre 1.

9.1.1. Par rapport aux analyses séparées et mélangées

Des *analyses séparées* sont fréquemment effectuées pour chaque date d'échantillonnage, ou par station prospectée, selon que l'on s'intéresse respectivement à la structure spatiale (Armitage *et al.*, 1995 ; Fischer et Eckmann, 1997 ; Rodriguez et Lewis, 1997), ou à la structure temporelle (Boulton et Lake, 1992 ; Romo et Van Tongeren, 1995). L'examen des variations temporelles ou spatiales se fait alors en comparant "à vue" les structures mises en évidence séparément (Herreira-Silveira, 1994 ; Fujita *et al.*, 1995). A partir de cette comparaison, certains cherchent à faire une synthèse correspondant à la structure stable (Jouffre *et al.*, 1991 ; Gabriel, 1992). Si elle a l'avantage d'être simple, cette démarche devient rapidement délicate lorsque les tableaux à comparer sont nombreux ou de grande taille. En effet, les analyses effectuées séparément ne sont pas coordonnées et donnent autant de jeux d'axes factoriels (orientés de manière aléatoire) qu'il y a de tableaux à analyser. Comme nous avons pu nous en apercevoir à plusieurs reprises dans ce travail (chapitres 3, 4 et 5), il devient ainsi difficile de comparer les typologies 2 à 2, et encore plus d'en faire une synthèse. Coordonner ces analyses dans un cadre rigoureux et reproductible apparaît alors nécessaire. Les méthodes multitableaux ont l'avantage d'effectuer des analyses simultanées de plusieurs tableaux, coordonnées pour orienter les axes de manière unique. Elles autorisent de cette façon, d'une part une identification optimale d'une structure commune à tous les

tableaux, et d'autre part une comparaison précise des analyses des sous-tableaux entre elles. Elles permettent ainsi de juger de la stabilité d'une structure dans le temps ou dans l'espace.

Une autre approche très souvent utilisée en écologie consiste à rassembler toutes les données dans un seul tableau sans considérer *a priori* les informations relatives au temps ou à l'espace mais en les faisant apparaître *a posteriori* dans la représentation des résultats (Pusey, 1993 ; Hansen et Ramm, 1994 ; Rodriguez et Lewis, 1994 ; Hutagalung *et al.*, 1997). L'avantage de cette stratégie d'analyse, dite "mélangée", est qu'elle permet, à la différence des analyses séparées de comparer directement les effets spatiaux et temporels visibles sur les mêmes plans factoriels (Bunn *et al.*, 1986 ; Boulton et Lake, 1992 ; Maes *et al.*, 1998b). De plus, et c'est souvent dans cette perspective que nous avons effectué de telles analyses mélangées (chapitres 5 et 6), celles-ci permettent d'obtenir rapidement un aperçu de la structure des données. Mais ces avantages peuvent être aussi considérés comme des inconvénients (Dolédec et Chessel, 1989). En effet, le mélange des effets spatiaux et temporels peut porter à confusion (Matthews *et al.*, 1991 ; Cortes, 1992) et rendre l'interprétation délicate. De plus, cette stratégie aboutit à la mise en évidence de l'effet le plus fort au détriment du plus faible alors que ce dernier peut être justement celui qui nous intéresse (Letourneur et Chabanet, 1994). Se fait donc ressentir la nécessité d'une méthode permettant de séparer les effets spatiaux ou temporels. Les méthodes multitableaux, en permettant de se focaliser sur l'identification d'une structure spatiale ou temporelle, et en autorisant également l'étude de la permanence de ces structures dans le temps ou dans l'espace, apparaissent ici aussi comme une bonne alternative à cette stratégie d'analyse mélangée.

9.1.2. Par rapport aux analyses inter et intra-classes

Outre les stratégies précédentes d'analyses séparées ou mélangées, certains écologues cherchent, selon les objectifs, soit à éliminer un effet, soit au contraire à le mettre en valeur. Pour cela, les données peuvent être simplement regroupées en effectuant des calculs élémentaires d'addition ou de moyenne avant d'effectuer l'analyse (Masundire, 1994 ; Carrel *et al.*, 1995 ; Louis *et al.*, 1995). Dans cette même logique de regroupement préalable des données, les *analyses inter et intra-classes* ont été proposées comme des outils appropriés à l'analyse de données tri-dimensionnelles variables, temps, espace (cf. chapitre 2.1.2., figure 2.2). En prenant en compte *a priori* les informations spatiales et temporelles sur les relevés, ces méthodes permettent une séparation optimale des effets spatiaux et temporels souvent imbriqués entre eux. L'analyse inter-classes met l'accent sur ce qui différencie les classes en maximisant simplement la dispersion des centres de gravité par classe (Bornette *et al.*, 1994a ; Laroche *et al.*, 1997). La projection des données initiales en individus supplémentaires restitue la dispersion des relevés par rapport à la structure moyenne. Au contraire, l'analyse intra-classes recherche ce qui est commun aux classes (Befly et Dolédec, 1991 ; Bornette et

Large, 1995). Elle se concentre sur l'écart à la structure moyenne en maximisant la dispersion des relevés dans une classe donnée. Ces analyses inter et intra-classes sont en fait les plus simples des ordinations sous contrainte dites aussi "analyses sur variables instrumentales" (cf. chapitre 2.1.3.). Dans le cadre d'études spatio-temporelles, ces dernières méthodes peuvent être utilisées pour quantifier le rôle respectif de plusieurs facteurs (dont le temps ou l'espace mais aussi des variables environnementales) sur l'abondance ou l'occurrence des organismes (Lair et Sargos, 1993 ; D'elbée et Castel, 1995 ; Romo et Van Tongeren, 1995 ; Augustin *et al.*, 1997).

Les analyses multitableaux, comme les analyses inter et intra-classes, poursuivent ainsi par des principes différents un même objectif : la recherche de la partie commune aux analyses séparées. Mais contrairement aux analyses inter- et intra-classes, elles ne cherchent pas à décomposer la variabilité des mesures selon l'espace ou le temps mais à décrire directement les structures induites dans les données par l'organisation du plan d'échantillonnage spatio-temporel (Blanc *et al.*, 1998).

En première approche de l'étude des effets spatiaux ou temporels, nous avons souvent effectué des analyses inter-classes (chapitre 6, figures 6.4, 6.11, 6.12 ; chapitre 7, figures 7.7, 7.8, 7.9) et testé à l'aide du test de permutation associé à cette analyse (Manly, 1991) la signification de ces variabilités inter-classes (chapitre 5, figures 5.6, 5.7, 5.14). L'exemple du chapitre 7, concernant l'étude des variables du milieu dans une baie guadeloupéenne, est repris ici à titre d'illustration. Dans ce cas, l'intention est de se focaliser sur la structure spatiale. Une image de cette dernière ainsi que de la permanence temporelle de cette structure a été obtenue par une analyse triadique partielle mise en oeuvre sur les tableaux mensuels [espèces x dates] (cf. figure 8.2 ci-dessus). Mais pour mettre en évidence la structure spatiale de façon optimale, une analyse inter-stations, ou encore une analyse intra-dates peuvent également être effectuées (figure 9.1). L'analyse inter-stations, se focalisant sur "l'effet station", fait essentiellement ressortir le rôle des variables densité (Dens) et longueur (Long) des herbiers, dont les variations sont uniquement spatiales. Dans l'analyse intra-dates, qui élimine "l'effet date", les autres variables sont mieux représentées, hormis la température dont les variations sont essentiellement temporelles (cf. tableau 7.2). Il en est de même dans l'analyse triadique partielle.

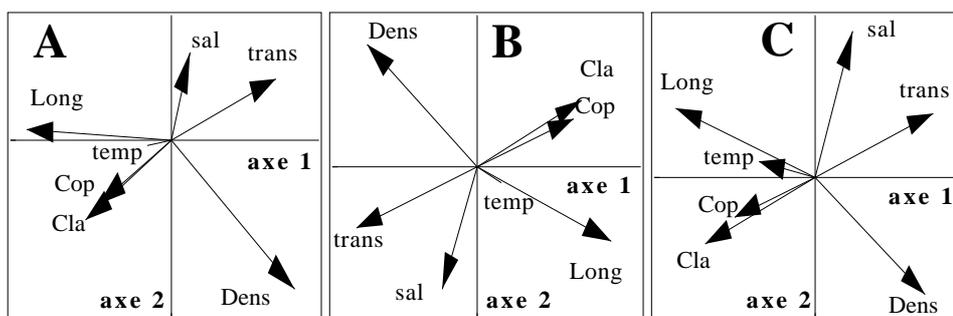


Figure 9.1 : Typologies spatiales de variables de milieu obtenues par une ACP inter-stations (A), par une analyse intra-dates (B), par une analyse triadique partielle (C).

Globalement, les images de la typologie spatiale des variables données par chacune de ces analyses sont très proches.

La typologie des stations correspondante est décrite par l'analyse inter-stations (chapitre 7, figure 7.7B, figure 9.2A) ou bien par le compromis (figure 8.2 ci dessus, figure 9.2B). Elle exprime un double gradient côte-récif lié essentiellement à la composition en herbiers et à la salinité, mais aussi, de façon moins importante, à la teneur en plancton et à la transparence de l'eau (figure 9.1). La projection en individus supplémentaires de l'ensemble des relevés sur la carte factorielle de l'inter-stations permet de visualiser la variabilité temporelle de la structure moyenne (figure 9.2A).

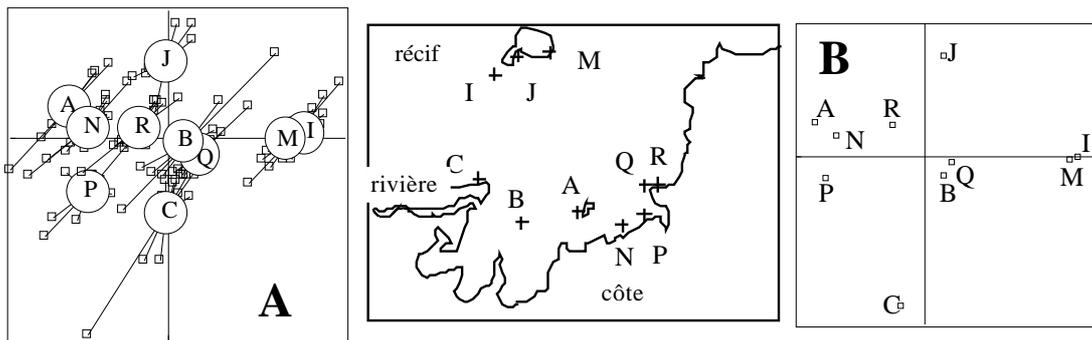


Figure 9.2 : Typologies moyennes des stations liées à leur caractéristique environnementale obtenues par une ACP inter-stations (A) et par le compromis d'une analyse triadique partielle (B). Dans l'inter-stations, la typologie moyenne est représentée par les centres des classes (O) auxquels sont reliés les relevés projetés en individus supplémentaires (□).

La déformation au cours du temps de cette typologie moyenne des stations est étudiée grâce à l'analyse intra-dates ou à l'analyse triadique partielle (cf. figure 9.3A et figure 7.6, chapitre 7). Dans l'intra-dates, cette déformation représente l'écart entre la structure donnée par l'analyse globale qui aurait été effectuée sur l'ensemble des relevés et la structure associée à l'analyse inter-stations ci-dessus. Dans l'analyse triadique partielle, cette déformation représente à chaque mois l'écart entre la structure compromis ci-dessus et la structure donnée par chaque analyse séparée. Ici, les coordonnées factorielles des relevés correspondant à chacune de ces analyses sont très proches (figure 9.3B).

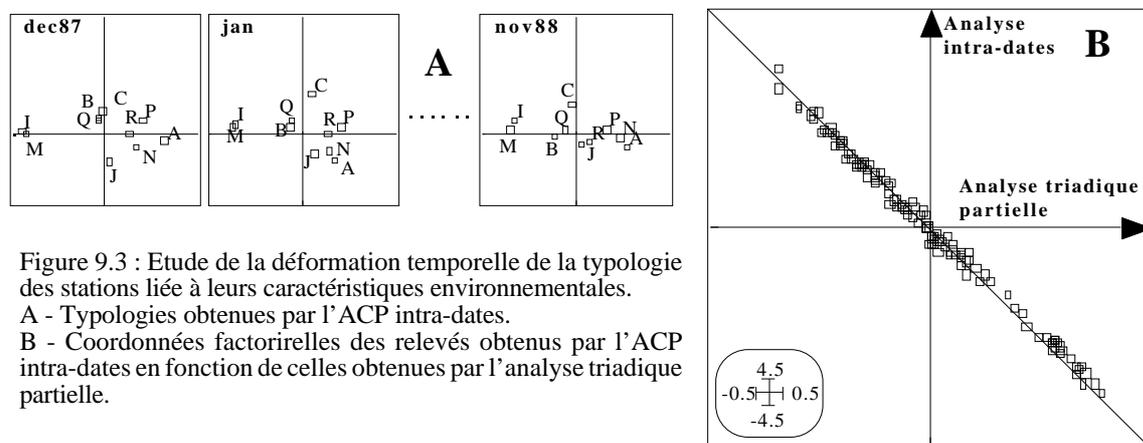


Figure 9.3 : Etude de la déformation temporelle de la typologie des stations liée à leurs caractéristiques environnementales.
 A - Typologies obtenues par l'ACP intra-dates.
 B - Coordonnées factorielles des relevés obtenus par l'ACP intra-dates en fonction de celles obtenues par l'analyse triadique partielle.

Pour interpréter la déformation temporelle de cette structure spatiale, seule l'analyse triadique partielle fournit également une représentation de la déformation temporelle de la typologie spatiale des variables (cf. figure 8.2 ci-dessus). C'est cette représentation qui donne à l'analyse triadique partielle un intérêt particulier par rapport à l'analyse intra-dates en autorisant une approche plus dynamique de l'écosystème étudié dans la mesure où on peut suivre à chaque date l'influence de chacune des variables du milieu sur la structure spatiale. Ainsi, ni l'analyse inter-stations, ni l'analyse intra-dates ne permettent d'obtenir toutes les représentations qu'il est possible d'obtenir avec l'analyse triadique partielle.

Dans cet exemple, comme dans celui traité au chapitre 6 concernant l'étude de la dynamique spatio-temporelle d'un milieu estuarien, les facteurs environnementaux retenus pour l'analyse varient tous de façon significative dans le temps et/ou dans l'espace. Dans de tels cas, l'apport des analyses multitableaux par rapport aux analyses de type inter et intra-classes est évident. En effet, si la comparaison des structures obtenues par les analyses inter et intra-classes correspondantes peuvent déjà révéler des interactions spatio-temporelles, la supériorité des analyses multitableaux dans l'interprétation de ces interactions et des particularités propres à chaque tableau est souvent manifeste.

Dans le cas où les paramètres étudiés, qu'il s'agisse de facteurs du milieu ou d'espèces, ne varient pas de façon significative dans le temps ou dans l'espace, l'intérêt des analyses multitableaux apparaît alors plus discutable. Une telle situation a été observée au chapitre 7 lors de l'analyse de la structure spatiale des peuplements de poissons d'une baie guadeloupéenne. En effet, sur les 38 espèces étudiées, si la majorité ont une biomasse qui varient de façon significative dans l'espace, les biomasses de seulement 4 d'entre elles varient significativement dans le temps. Par suite, l'effet-date sur la structure faunistique, s'est révélé insignifiant. Dans ce cas, puisque la structure faunistique ne varie pas dans le temps, il n'apparaît pas utile d'effectuer une analyse multitableaux pour étudier la permanence temporelle de la structure spatiale faunistique. De même, une analyse intra-dates serait superflue car elle n'apporterait pas plus d'information que l'analyse du tableau global. Ainsi, pour identifier la structure spatiale, c'est l'analyse inter-stations qui se révèle être la plus adaptée dans ce cas. Néanmoins, selon l'objectif de l'étude et le niveau de précision désiré, et même si les analyses inter-classes ne sont pas significatives, la mise en oeuvre d'analyses multitableaux peut être profitable. Par exemple, dans l'étude de la structure spatiale des peuplements de poissons des régions Languedoc-Roussillon et Provence-Alpes-Côte d'Azur (chapitre 3), les variations inter-années de la structure faunistique n'étaient pas significatives. Néanmoins, l'analyse triadique partielle ainsi que l'AFC de Foucart utilisées ont permis de mettre en évidence, malgré une forte stabilité de la structure spatiale, des fluctuations ponctuelles à relier à des perturbations d'origine anthropique ou climatique.

Quelle que soit la situation, il apparaît donc que la mise en oeuvre d'analyses multitableaux par rapport à celles d'analyses séparées, mélangées ou groupées permet le plus souvent une acquisition optimale des informations pour l'identification des structures spatiales ou temporelles et l'étude de la permanence de ces structures.

9.2. Comparaison des méthodes d'analyses multitableaux utilisées

Nous nous limiterons ici aux méthodes multitableaux utilisées dans la deuxième partie de ce travail : l'analyse de co-inertie multiple (ACOM, exemple chapitre 4), l'AFC de Foucart (exemples chapitre 3) et des méthodes de la famille STATIS, c'est-à-dire, l'analyse triadique partielle (ATP, exemples chapitres 3, 6 et 7), et la méthode STATIS proprement dite (exemple chapitre 5).

9.2.1. Généralités

L'ATP, qui s'applique dans une logique d'ACP, ainsi que l'AFC de Foucart, qui s'applique dans une logique d'AFC, sont les plus simples des analyses multitableaux. Mais elles ne sont utilisables que lorsqu'on dispose d'un cube de données, c'est-à-dire que les mêmes variables sont mesurées à chaque date dans les mêmes stations. Si ce n'est pas le cas, on a recours à la méthode STATIS sur les opérateurs ou à l'ACOM, qui nécessitent tout de même d'avoir au moins une des deux dimensions, lignes ou colonnes, commune à tous les tableaux.

En permettant toutes l'analyse simultanée de plusieurs tableaux, ces méthodes poursuivent le même objectif : rechercher la structure commune à celles obtenues par les analyses séparées de chacun de ces tableaux et étudier la variabilité autour de cette structure. Cependant, si les principes sous-jacents à l'AFC de Foucart et aux méthodes STATIS sont les mêmes, celui de l'ACOM est différent. Alors que les premières commencent par chercher une structure moyenne (dite "compromis"), en font l'analyse puis étudient la variabilité autour de cette moyenne, l'ACOM fait K analyses coordonnées et en trouve une moyenne (dite "structure de référence"). Nous ne reviendrons pas ici sur le principe de chacune de ces étapes détaillé chapitre 2 et à diverses reprises dans la deuxième partie. Nous ne ferons qu'en rappeler brièvement les grandes lignes.

9.2.2. Recherche de la structure commune et représentation des tableaux

Dans le cas de l'AFC de Foucart, le compromis est construit en prenant simplement une moyenne uniformément pondérée des tableaux (cf. exemple d'application chapitre 3).

Pour les méthodes STATIS, l'étape de recherche du compromis comprend en plus une première phase dite "d'interstructure". Celle-ci aboutit à la formation et à la diagonalisation d'une matrice de corrélation vectorielle (Rv) ou de covariances vectorielles ($Covv$), entre tableaux dans le cas de l'ATP, ou entre opérateurs dans le cas du STATIS sur les opérateurs.

Cette première étape d'interstructure permet d'obtenir une image euclidienne de la ressemblance entre les tableaux (ou entre les opérateurs) par projection de ces derniers sur les axes issus de la diagonalisation de la matrice des $Covv$ ou des Rv . Ce sont les composantes du premier vecteur propre qui fournissent les coefficients de pondération affectés à chaque tableau ou opérateur dans le calcul du compromis.

Ainsi, l'image de l'interstructure permet d'une part, de se rendre compte visuellement de la participation de chaque tableau (ou opérateur) à la formation du compromis, et d'autre part de mettre en évidence des ressemblances ou des différences entre eux. En revanche, elle ne permet pas d'interpréter ces différences, ce qui peut être considéré comme une source de confusion et remettre en cause la légitimité du compromis. En effet, dans le cas où l'hétérogénéité des tableaux (ou des opérateurs) est importante, à la fois dans leur participation au compromis (vue à travers les coordonnées sur le premier axe), et selon l'axe 2, on peut effectivement se demander s'il est judicieux de rechercher une structure commune (figure 9.4C). Par contre, dans les cas où la participation au compromis est relativement homogène, et à la condition que le premier axe soit nettement dominant, l'hétérogénéité visible selon l'axe 2 ne doit pas selon nous remettre en cause l'existence du compromis (figure 9.4A et 9.4D). A partir de cette représentation, on peut par exemple supposer une évolution progressive de la situation (figure 9.4A), ou l'existence de mois particuliers (figure 9.4B). Dans ce dernier exemple, l'originalité observée des mois 8 et 10 pourrait ainsi conduire à les éliminer de l'analyse après observation de leurs particularités.

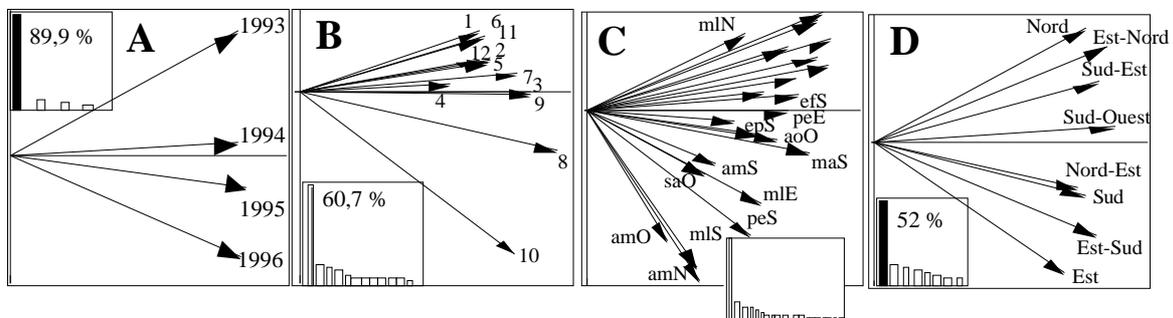


Figure 9.4 : Différents types d'images obtenues lors de l'étape d'interstructure par une analyse triadique partielle effectuée sur 4 tableaux-années faunistiques (A), ou 12 tableaux-mois environnementaux (B), ou par un STATIS effectué sur 22 tableaux-zones (C) ou 8 tableaux-zones (D).

Dans tous les cas, nous pensons que cette première étape des méthodes STATIS, qui autorise une représentation euclidienne des tableaux, apporte souvent des informations intéressantes, même si elle doit remettre en cause la légitimité du compromis. D'après nous, cette légitimité dépend essentiellement de l'objectif de l'étude et de la connaissance qu'a l'utilisateur du phénomène et des données étudiés. Il revient alors pour une grande part à ce dernier le choix de poursuivre ou pas l'analyse.

Cette première étape d'interstructure n'existe pas dans l'ACOM. Le principe de cette dernière consiste à trouver k systèmes d'axes qui maximisent chacun la covariance des coordonnées des projections des objets (lignes ou colonnes) communs à tous les tableaux avec des axes de référence, appelés "variables auxiliaires". Elle fournit ainsi pour chaque tableau de départ, un système d'axes de co-inertie que l'on peut comparer aux axes d'inertie définis par chaque analyse séparée de chaque tableau. Les variables auxiliaires jouent le rôle de compromis qui est donc construit axe par axe.

Dans l'ACOM, la représentation des tableaux exprime le critère optimisé. Elle se fait par les valeurs de la covariance entre les coordonnées des objets communs sur les axes de co-inertie et les variables auxiliaires. Cette représentation permet donc d'identifier les tableaux pour lesquels les covariances calculés sont les plus fortes, donc ceux exprimant le mieux la structure de référence (figures 4.6 et 4.13, chapitre 4). En revanche, elle ne permet pas de voir la ressemblance entre les tableaux. Seule la méthode STATIS laisse envisager à travers l'interstructure une typologie des tableaux (ou des opérateurs) en permettant de visualiser ceux qui se ressemblent, et d'identifier ainsi des tableaux (ou des opérateurs) "atypiques".

9.2.3. Analyse des résultats

Dans le cas d'un cube de données, les compromis de l'ATP et de l'AFC de Foucart fournissent une typologie des lignes et des colonnes commune à tous les tableaux. L'analyse de la stabilité de la structure du compromis est réalisée en projetant les lignes et les colonnes des K tableaux de départ, sur les axes et composantes principales du compromis dans le cas de l'ATP, et sur les axes issus de l'AFC du tableau moyen dans le cas de l'AFC de Foucart.

Dans le cas où les tableaux n'ont qu'une seule dimension commune, par exemple les p colonnes, le compromis de STATIS et les variables auxiliaires de l'ACOM fournissent une typologie unique des p colonnes communes à chaque tableau. Les n_k lignes de chacun des tableaux sont ensuite projetées sur les axes du compromis dans STATIS et sur les variables auxiliaires dans l'ACOM. Bien souvent, malgré des principes différents, on observe des résultats très semblables entre les deux méthodes, que ce soit dans la représentation des p colonnes (figure 9.5A et 9.5B) ou des n_k lignes (figure 9.5C et 9.5D).

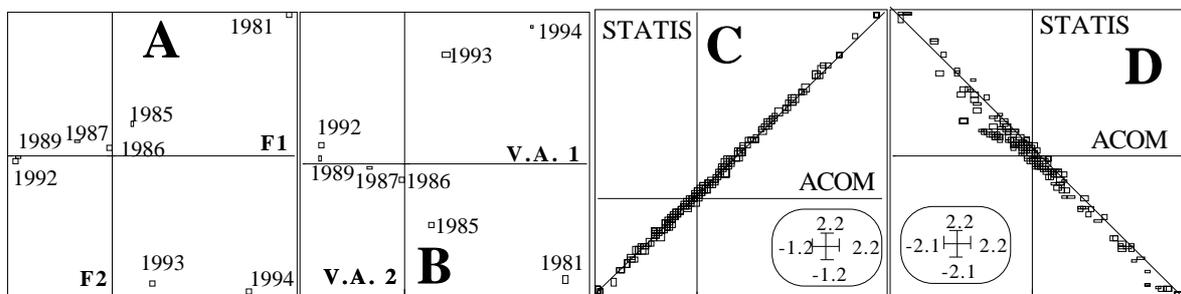


Figure 9.5 : Comparaison des méthodes STATIS et ACOM pour l'étude de la stabilité spatiale de typologie temporelle de peuplements de macrophytes. A- Plan 1-2 du compromis obtenu par STATIS. B- Plan de référence défini par les 2 premières variables auxiliaires de l'ACOM. C et D- Coordonnées des projections des lignes des tableaux initiaux obtenus par STATIS en fonction de celles obtenues par l'ACOM, sur les premiers (C) et deuxièmes axes (D).

Qu'il s'agisse des méthodes STATIS ou de l'ACOM, de nombreuses aides à l'interprétation sont proposées permettant de juger de l'adéquation entre les analyses de chaque tableau initial et le compromis et donc d'évaluer la qualité de la représentation des différents tableaux (ou opérateurs) par le compromis. Ces aides à l'interprétation peuvent être graphiques (projections des axes des analyses séparées, sur les axes du compromis pour STATIS, ou sur les axes de co-inertie pour l'ACOM), ou numériques (pour STATIS : valeurs des poids et des variances vectorielles, valeurs de corrélations à travers les RV et les Cos^2 , pour l'ACOM : pourcentage d'inertie projetée sur les axes de co-inertie, valeurs des carrés de covariance et de corrélation).

Si l'ACOM et STATIS apparaissent souvent équivalentes, le problème de la représentation dans le compromis des objets communs (lignes ou colonnes) à chaque tableau se pose dans le cas du STATIS sur les opérateurs. En effet, les tableaux initiaux n'ayant pas les mêmes dimensions, les objets communs n'appartiennent pas au même espace. Par exemple, si on considère que des tableaux-dates ont en commun les variables, celles-ci peuvent avoir été mesurées dans 10 stations à une date et dans 8 autres stations à la date suivante. Représenter alors ces variables sur le même plan compromis ne constitue pas une solution optimale. Ce problème ne se pose pas dans le cas d'un STATIS dans sa version AFC du fait du centrage initialement effectué (cf. chapitre 2), ni bien sûr avec l'ATP ou l'AFC de Foucart où les mêmes variables sont mesurées à toutes les dates dans les mêmes stations. De même, l'ACOM aboutit par sa fonction optimisée à une représentation satisfaisante des objets communs par projection sur les axes de co-inertie sans toutefois assurer la non-corrélation des coordonnées (Chessel et Hanafi, 1996 ; Tillard et Faye, 1997). Ainsi, dans le cas où les tableaux n'ont qu'une seule dimension commune, l'ACOM propose une meilleure représentation des objets communs que ne le fait la méthode STATIS.

9.2.4. Conclusion

En conclusion, nous proposons ici une démarche méthodologique à adopter pour étudier, par exemple la permanence d'une structure spatiale faunistique.

Dans un premier temps, la variabilité spatio-temporelle des espèces doit être examinée. Pour cela, des analyses inter-classes peuvent être rapidement effectuées. S'il n'y a pas de variabilité temporelle significative, la structure spatiale est directement obtenue par l'analyse inter-stations et on peut s'en tenir là. Si au contraire il existe un effet date significatif, une analyse intra-dates permettra d'étudier la déformation de cette structure au cours du temps de façon plus précise que ne le ferait l'inter-stations. Si, à partir de ces premières analyses inter- et intra-classes, des interactions spatio-temporelles ont pu être mises en évidence, l'intra-dates ne permettra pas de les interpréter car elle ne fournit qu'une typologie unique des espèces. Donc pour une interprétation optimale des interactions en jeu dans le cadre d'études spatio-temporelles, il est nécessaire de recourir aux méthodes multitableaux. Celles-ci permettront,

d'une part d'étudier la variabilité de la structure spatiale par rapport à la meilleure image moyenne, d'autre part d'identifier les espèces responsables de la déformation de cette structure. Elles fourniront également de nombreuses aides à l'interprétation permettant de juger de façon plus objective de l'adéquation de chaque date à la structure compromise et d'identifier ainsi les dates qui rendent le mieux compte de la structure compromise.

Dans le cas de cube de données, l'ATP ou l'AFC de Foucart seront les méthodes les plus simples à mettre en oeuvre. Cependant, il existe des situations plus complexes pour lesquelles l'utilisation de STATIS ou de l'ACOM sera préférable. En effet, il se peut qu'à chaque date on retrouve la même typologie d'espèces mais que les groupes d'espèces identifiées ne soient pas situés forcément dans les mêmes stations à chaque fois. Ainsi, alors que la typologie des espèces est stable, celle des stations engendrée par leur contenu faunistique ne le sera pas. En travaillant directement sur les tableaux, l'ATP ne pourra pas révéler ce phénomène, elle montrera juste qu'il existe de fortes différences entre les tableaux et fera donc douter de la signification d'une structure stable. Par contre, STATIS en travaillant sur les matrices de covariance entre espèces, ou l'ACOM en fonctionnant dans des espaces géométriques différents, mettront en évidence ce phénomène. Ainsi, dans le chapitre 4, nous avons vu qu'avec un contenu faunistique différent, des typologies temporelles comparables étaient obtenues pour chaque station. Cependant, il faut reconnaître que cette situation n'est pas très fréquente et que généralement dans le cas d'un cube de données, on préférera utiliser l'analyse triadique partielle.

Dans le cas de tableaux de données irréguliers, plusieurs critères doivent être pris en compte pour choisir entre l'ACOM et STATIS : la qualité des analyses de départ et les objectifs. En effet, dans la mesure où l'ACOM construit son compromis en partant des analyses séparées, il est préférable de s'assurer que chacune de ces analyses effectuées séparément soit correcte, ce qui peut être rapidement visualisé avec l'histogramme des valeurs propres. Si ces derniers sont tous bien structurés, l'ACOM fonctionnera correctement, sinon, il vaut mieux s'orienter vers la méthode STATIS. Si l'objectif est essentiellement de vérifier l'existence d'une structure spatiale stable dans le temps, STATIS conduira alors à la meilleure image compromise des espèces. De plus, elle est la seule à laisser envisager une typologie de tableaux à travers l'étape d'interstructure. Par contre, si on veut étudier également la variabilité des espèces autour du compromis, l'ACOM propose une représentation plus satisfaisante que STATIS, même si dans le cas d'un STATIS dans sa version AFC, le problème de la représentation conjointe des objets communs ne se pose plus (Gaertner *et al.*, 1998).

L'ensemble de ces méthodes permettent donc une étude précise des structures spatio-temporelles faunistiques ou mésologiques. Si on souhaite passer à l'étude de la relation dans

le temps ou dans l'espace de deux ensembles de descripteurs, on passe alors d'une analyse simultanée de K tableaux à celle de K couples de tableaux.

9.3. Analyses simultanées de K couples de tableaux par la méthode STATICO

Les méthodes les plus fréquemment utilisées pour étudier les relations espèces-milieu sont les ordinations indirectes (Flores-Verdugo *et al.*, 1990 ; Cortes 1992 ; Winemiller et Leslie, 1992 ; Conradi *et al.*, 1997) ou les analyses sur variables instrumentales (D'elbée et Castel, 1995 ; Romo et Van Tongeren ; Rodriguez et Lewis, 1997). Lorsque ces études font l'objet d'échantillonnage spatio-temporel, l'intégration des variabilités spatiales et temporelles des espèces et du milieu dans l'analyse des données, constitue une difficulté supplémentaire. Bien souvent, celle-ci est détournée en ayant recours aux diverses stratégies d'analyses (séparées, mélangées, groupées) identifiées dans le chapitre 1 de ce travail. Nous avons montré ci-dessus l'intérêt de l'approche par les analyses simultanées de plusieurs tableaux par rapport à ces stratégies couramment mises en oeuvre (cf. chapitre 9.1.).

Lors de l'étude des relations espèces-milieu dans leurs dimensions espace-temps, se pose de plus un problème conceptuel d'importance, qui est celui de l'interaction des plans faunistiques, environnementaux et spatio-temporel (Baran, 1995). Par exemple, pour l'étude effectuée en milieu estuarien (chapitre 6), la relation spatio-temporelle entre les peuplements de poissons et les variables du milieu au cours d'un cycle saisonnier a été examinée à l'aide d'une analyse de co-inertie globale (Dolédec et Chessel, 1994). Cette dernière a mis en évidence l'existence d'une co-structure significative entre les variables environnementales et les peuplements de poissons, liée à des paramètres variant essentiellement dans l'espace tels que la salinité, la distance à l'embouchure ou la profondeur (chapitre 6.3). Or, l'analyse préalable des peuplements de poissons a montré une forte structuration spatiale des espèces selon leur position par rapport à l'embouchure (chapitre 6.2.2). Il en est de même pour la plupart des facteurs du milieu qui ressortent dans l'analyse de co-structure. On peut alors se demander si la co-structure entre les variables faunistiques et environnementales mise en évidence par l'analyse n'est pas en fait un "artefact" lié aux variations simultanées de ces variables dans un même plan spatial. Cette constatation justifie d'autant plus un examen précis des relations selon les axes spatiaux et temporels, en cherchant dans un premier temps à se focaliser sur la relation au niveau spatial ou au contraire au niveau temporel, puis en étudiant l'évolution de cette relation dans le temps, ou réciproquement dans l'espace. Pour cela, nous avons vu que deux voies de réponse étaient proposées : celle des analyses de co-inerties inter et intra-classes, et celle de l'analyse STATICO.

Comme nous l'avons analysé en détail ci-dessus, l'apport des analyses multitableaux par rapport aux analyses de type inter et intra-classes est souvent manifeste car elles seules permettent une interprétation poussée des interactions spatio-temporelles en proposant une

représentation simultanée des variables et des relevés correspondant à chaque analyse. Néanmoins, dans le cadre de ce travail, l'intérêt la méthode STATICO n'a pas pu être mis en valeur à travers les exemples traités pour l'étude des relations espèces-milieu (chapitres 6 et 7).

En effet, suite à l'analyse de co-inertie globale entre les peuplements de poissons et des facteurs environnementaux en milieu estuarien (chapitre 6), nous avons cherché à dégager des co-structures spatiales et temporelles. Pour cela, nous avons dans un premier temps effectué des tests de permutations sur les analyses de co-inerties inter-stations et inter-campagnes qui ont révélé que ni la co-structure spatiale, ni celle temporelle n'étaient significatives (cf. chapitre 6.3.2). Ces résultats laissent donc penser qu'au sein du système estuarien étudié, il n'existe pas de lien direct entre les structurations spatiales et temporelles du milieu et celles des peuplements de poissons. Tout au moins, ces liens ne peuvent être mis en évidence à partir des variables mesurées et aux échelles spatiale et temporelle considérées. Dans ce contexte, l'utilisation de la méthode STATICO s'avère délicate. A titre d'argumentation, nous avons tout de même effectué cette analyse en choisissant d'étudier l'évolution temporelle de la co-structure spatiale, donc en considérant des tableaux faunistiques et mésologiques [stations-variables] à chaque date. La figure 9.6 ci-dessous montre l'image obtenue lors de l'étape d'interstructure.

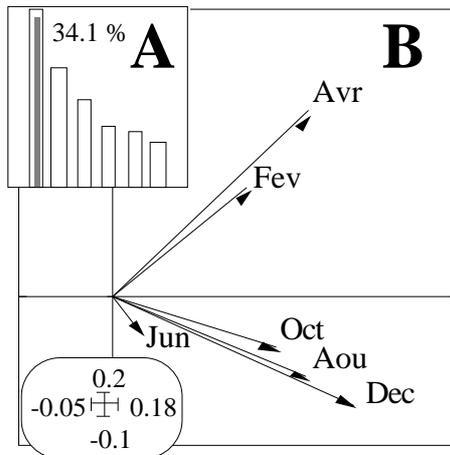


Figure 9.6 : “Contre-exemple” d’application de la méthode STATICO, analyse triadique partielle des tableaux croisés de co-inertie faune-milieu : étape d’interstructure. A - Histogramme des valeurs propres. B - Projections des tableaux-dates de co-inertie sur les axes 1 et 2 de l’interstructure.

Plusieurs remarques peuvent être faites à partir de cette représentation. On constate tout d'abord que le premier axe, qui est justement celui dont la fonction est de définir une moyenne, n'est pas dominant. De plus, au vu des projections sur cet axe, nous pouvons d'ores et déjà dire que le compromis ne refléterait que la co-structure observée lors des campagnes d'avril, février, octobre, août et décembre, la campagne de juin ne rentrant quasiment pas en compte dans la construction de ce dernier. Par ailleurs, étant donné la part d'inertie non négligeable exprimée selon l'axe 2 (22.5 %), il est difficile de ne pas tenir compte des différences entre les tableaux exprimées sur cet axe, ce qui est confirmé par des valeurs très médiocres des coefficients de corrélations entre les tableaux de co-inertie (entre 0 et 0.4). A la lumière des résultats fournis par cette première étape de l'analyse, il apparaît évident que poursuivre l'analyse, si c'est effectivement faisable, n'est pas raisonnable : on ne

peut pas mettre en évidence de co-structure spatiale commune à toutes les campagnes basée sur les covariances entre les espèces et les variables de milieu. Néanmoins, les résultats obtenus sont déjà intéressants en eux-mêmes et conduisent à la formulation de différentes hypothèses. On peut ainsi supposer qu'aux échelles spatio-temporelles considérées, les peuplements de poissons ne sont pas déterminés mais au contraire stochastiques (Belkessam et Oberdoff, 1998) puisqu'ils semblent varier de manière imprévisible, même avec des conditions environnementales, dont les analyses triadiques partielles ont montré au préalable qu'elles variaient dans l'espace et dans le temps autour d'une moyenne. Ou bien, l'absence de co-structures spatiale et temporelle peut s'expliquer par un mauvais choix des variables mesurées ou des échelles spatiales ou temporelles.

Contrairement à l'exemple cité ci-dessus, l'analyse de co-inertie inter-stations utilisée au chapitre 7 a révélé l'existence d'une co-structure spatiale significative entre les peuplements de poissons d'une baie guadeloupéenne et les paramètres du milieu. L'utilisation de la méthode STATICO apparaît alors envisageable. Cependant, la forte stabilité temporelle de la structure des peuplements de poissons montrée au préalable nous a conduit à nous en tenir à l'analyse de co-inertie inter-stations pour l'étude de la co-structure spatiale. Dans ce cas, bien que la méthode STATICO soit adaptée, on estime son utilisation comme superflue par rapport aux objectifs visés.

En revanche, l'intérêt de la méthode STATICO dans l'exemple illustrant sa présentation est manifeste (Simier *et al.*, 1999). Dans cet exemple, issu de recherches en phytopathologie, l'objectif est d'appréhender les relations entre l'état phytosanitaire de plantations de caféier et leur environnement (sol et climat). Comme l'aurait fait une analyse de co-inertie intra-dates, la méthode STATICO a mis en évidence une double typologie des sites de culture fondée sur l'évolution temporelle de la liaison entre leurs caractéristiques phytosanitaires et environnementales (figure 9.7A). Cette dernière méthode a permis de plus de relier la typologie des sites aux évolutions temporelles de chacune de ces variables (figure 9.7B), évolutions que l'analyse de co-inertie intra-dates n'aurait pas permis de voir en ne fournissant qu'une typologie unique des variables mésologiques et pathologiques. La méthode STATICO donne ainsi une image particulièrement explicite de la mise en place progressive de la co-structure entre la variabilité "pathologique" qui augmente au cours du temps et la variabilité "mésologique" qui reste stable. Aux dates 1 et 2, la variabilité "pathologique" est très faible et il n'y a aucune correspondance. La co-structure s'installe en 3 et 4. Elle est bien en place de 5 à 7 et se dégrade légèrement en 8. Pour ces dates, la représentation suggère une partition des sites en trois groupes (identifiés ici par des cercles) définis conjointement par la nature et la gravité de l'attaque des pathogènes et par leurs caractéristiques environnementales.

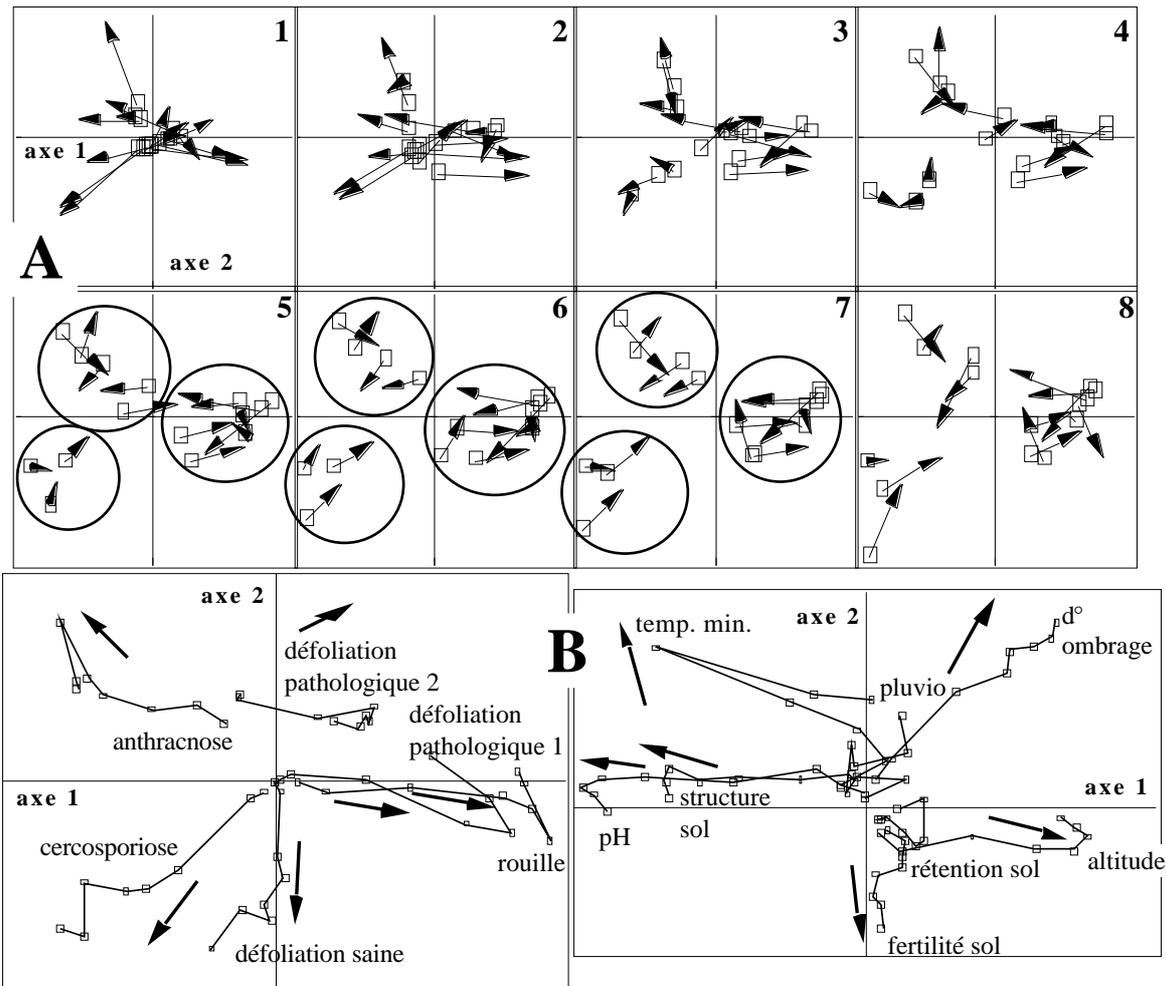


Figure 9.7 : Application de la méthode STATICO à l'étude des relations entre l'état phytosanitaire de plantations de caféier et leur environnement. A - A chaque date (fenêtres 1 à 8), les 15 couples de points-sites sont projetés simultanément. Pour un relevé donné, la position du point de vue pathologique (marquée par un carré) et celle du point de vue environnemental (marquée par l'extrémité de la flèche) sont d'autant plus proches que la co-variation pathologie-milieu est forte. B - Etude de la reproductibilité de la moyenne : trajectoires temporelles des variables de pathologie (à gauche) et de milieu (à droite) (d'après Simier *et al.*, 1999).

En conclusion, l'intérêt de la méthode STATICO permettant une approche simultanée de K couples de tableaux dépend à la fois de la structure des données de chaque groupe de variables mis en relation mais surtout de l'objectif de l'étude et du degré de précision désiré. Bien sûr, cette remarque qui apparaît de façon particulièrement explicite à travers les 3 exemples cités ci-dessus, est également valable pour toutes les méthodes d'analyses multitableaux. Se situe à ce niveau la question délicate de l'adaptation de la méthode au problème posé, et plus généralement des interactions entre les données récoltées par les écologues et les méthodes proposées par la statistique.

Chapitre 10 : Interactions "données-méthodes" en analyse des données écologiques

10.1. Nécessité d'une formulation précise de l'objectif

Au cours des deux chapitres précédents, nous nous sommes tout d'abord attachés à montrer la bonne adéquation des méthodes multitableaux aux problèmes d'identification des structures dans le cadre d'études spatio-temporelles. Puis, nous avons montré en quoi les différentes méthodes multitableaux utilisées dans le cadre de ce travail sont dans de nombreux cas plus riches que les autres stratégies d'analyses couramment utilisées pour explorer la structure des données spatio-temporelles. Au terme de cette synthèse, nous voudrions insister sur ce qui constitue selon nous la principale difficulté lors de la mise en oeuvre de ces méthodes. Celle-ci réside dans le choix de la face du cube de données à traiter en fonction des objectifs expérimentaux de l'utilisateur.

Parmi les 6 dispositions fondamentales associées à un cube de données et présentées au chapitre 2 (figure 2.6), la figure 10.1 ci-dessous montre les trois plus courantes. Dans le cas d'une AFC de Foucart, ces 3 situations sont les seules possibles étant donnée la symétrie sous-jacente à l'AFC. On peut ainsi obtenir un compromis spatial "stations-variables" et étudier sa stabilité temporelle (figure 10.1A), ou un compromis temporel "dates-variables" et étudier son homogénéité spatiale (figure 10.1B), ou encore un compromis "stations-dates" et étudier sa reproductibilité par chaque variable mesurée (figure 10.1C).

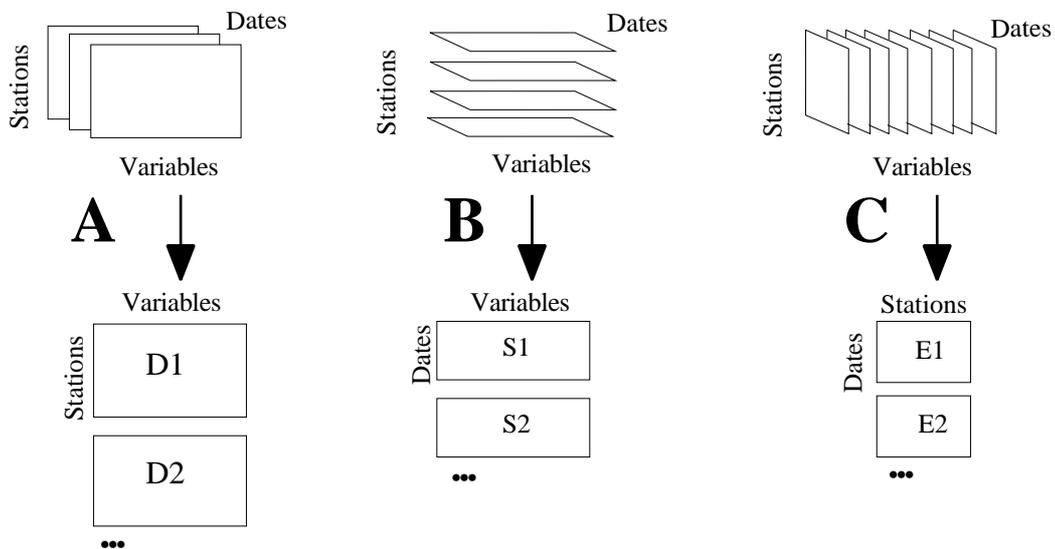


Figure 10.1 : Trois dispositions fondamentales associées à un cube de données stations-dates-variables (d'après Blanc *et al.*, 1998).

Avec l'analyse triadique partielle, outre ces 3 possibilités, on peut aussi envisager des tableaux sous la forme [variables x stations], [variables x dates] ou [stations x dates] avec

d'autres transformations préalables que le centrage ou la normalisation des variables ; on obtiendra alors des résultats différents.

Lorsque le cube de données n'est pas régulier, les structures moyennes, correspondant alors à des compromis d'opérateurs de STATIS ou aux variables auxiliaires de l'ACOM, représentent la dimension commune à tous les tableaux. Par exemple, en considérant un tableau par date, toutes les variables peuvent être mesurées à chaque date mais pas dans les mêmes stations, on obtiendra alors quelle que soit la méthode retenue une typologie unique des variables correspondant à la structure commune à toutes les dates. Par contre, si les stations sont toutes échantillonnées à chaque date mais que les variables mesurées ne sont pas les mêmes à chaque fois, on obtiendra alors une typologie unique des stations.

La multiplicité des cas envisageables par les analyses multitableaux est donc considérable. Sachant que chaque point de vue possible correspond à un objectif, il est indispensable de formuler ce dernier avec précision avant de mettre en oeuvre l'analyse. Le problème le plus délicat à résoudre lorsqu'on souhaite utiliser de telles méthodes se situe sans doute à ce niveau. Supposons qu'on s'intéresse à la structure spatio-temporelle de peuplements, on peut citer à titre d'exemple 3 questions pouvant être posées :

(a) Veut-on obtenir une typologie d'espèces commune à toutes les dates et traduisant leur répartition spatiale ? Il faut alors considérer un tableau par date, les espèces constituant la dimension commune aux tableaux, c'est-à-dire que le nombre d'espèces doit rester constant d'une date à l'autre. Il est ainsi possible d'étudier la stabilité temporelle de cette typologie spatiale des espèces. Par exemple, Gaertner *et al.* (1998) identifient la part stable de l'organisation spatiale d'assemblages de poissons démersaux et étudient les variations temporelles de cette distribution spécifique autour de la structure spatiale de référence.

(b) Veut-on obtenir une typologie d'espèces commune à toutes les stations et traduisant leur répartition temporelle ? Il faut alors considérer un tableau par station, les espèces constituant toujours la dimension commune aux tableaux, c'est-à-dire que le nombre d'espèces doit rester constant d'une station à l'autre. Cette situation permettra d'étudier l'homogénéité spatiale de cette typologie temporelle d'espèces alors que dans le cas précédent on étudiait la stabilité temporelle de la structure spatiale spécifique. Ainsi, au chapitre 5, l'objectif était d'abord d'identifier une structure temporelle des rendements de pêche par espèce commune à l'ensemble des zones de pêche définies à l'échelle de l'archipel du Vanuatu ou à celle d'une seule île. Puis, on cherchait à voir si cette structure spécifique se retrouvait de façon identique d'une zone de pêche à l'autre.

(c) Veut-on obtenir une typologie des dates commune à toutes les stations et engendrée par leur caractéristique faunistique ? Il faut également considérer un tableau par station, mais cette fois ce sont les dates d'échantillonnage qui constituent la dimension commune à tous les tableaux. Le nombre d'espèces identifié à chaque date peut alors varier d'une station à l'autre. Par exemple, au chapitre 4, l'objectif était de comparer les dynamiques temporelles de deux

lônes engendrées par les variations de leur contenu en espèces de macrophytes. Pour chaque lône, il s'agissait donc d'identifier la structure temporelle "moyenne" et d'étudier la variation spatiale de celle-ci d'un transect à l'autre à l'intérieur de chacune d'elles.

Ainsi, face à la diversité des situations écologiques et des objectifs se trouvent une diversité de solutions proposées par les méthodes multitableaux qui permettent de répondre avec précision à la question posée. La possibilité d'orienter l'analyse suivant différents points de vue constitue donc un élément décisif et renvoie l'utilisateur-écologue à l'expression claire de ses objectifs. Cependant, avant d'en arriver à la mise en oeuvre de ces méthodes multitableaux, il est toujours profitable d'effectuer un examen préalable et critique des données pour une meilleure exploitation de ces dernières.

10.2. Examen des données

Les données à analyser résultent le plus souvent d'un échantillonnage de plusieurs stations effectué à plusieurs dates. Comme nous l'avons vu dans le premier chapitre de ce travail, cet échantillonnage dépend bien sûr de l'objectif de l'étude, de l'écosystème considéré et donc du ou des descripteurs utilisés (faunistique, floristique, physico-chimique...), mais aussi du choix des échelles spatiales et temporelles auxquelles se rapporte le phénomène étudié. Il peut dépendre également des exigences des méthodes qu'on souhaite mettre en oeuvre ensuite pour analyser les données. A ce niveau, il est donc important de s'interroger sur la signification des données qui seront obtenues suite à cet échantillonnage pour permettre une étude correcte du phénomène concerné. Ainsi, on peut se demander si la fréquence d'échantillonnage retenue est bien adaptée pour étudier la variabilité désirée. Par exemple, pour mettre en évidence un phénomène saisonnier, il paraît insuffisant de n'effectuer qu'un prélèvement par saison au cours d'une année. De même, n'échantillonner qu'une station par cours d'eau sur plusieurs cours d'eau d'une région limite l'étude de la structure spatiale. Par ailleurs, si on souhaite rendre compte de la variabilité à la fois dans le temps et dans l'espace, il faut prendre garde à ce qu'il n'y ait pas une trop forte disproportion entre le nombre de dates et de stations échantillonnées qui pourrait conduire à une sous-évaluation d'un des deux effets dans les résultats (Letourneur et Chabanet, 1994). Cela étant, les aléas et les diverses contraintes de terrain ne permettent pas toujours d'obtenir toutes les données souhaitées. Quelles qu'elles soient, il est nécessaire de se faire une opinion sur leur qualité.

Pour cela, des représentations simples peuvent déjà mettre en évidence des valeurs aberrantes pour lesquelles il conviendra de prendre une décision afin qu'elles n'affectent pas la suite de l'analyse. De plus, elles permettent d'avoir un premier aperçu sur la structure des données : les variations apparaissent-elles essentiellement spatiales ? temporelles ? Laissent-elles supposer une interaction ?

Cet examen critique préalable des données doit orienter le choix de la méthode à utiliser, quitte à modifier ce dernier s'il était déjà fait. Se pose alors le problème du choix de la transformation initiale des données à effectuer. La plupart des programmes d'analyses de données transforment implicitement ces dernières en même temps que l'analyse. Or, et particulièrement dans le cas des analyses multitableaux, cette question de transformation initiale des données conditionne pour une part non négligeable les résultats obtenus. Le logiciel ADE-4, dans lequel sont programmées toutes les méthodes utilisées dans le cadre de ce travail, propose à l'utilisateur d'effectuer ces transformations avant de lancer l'analyse proprement dite. C'est pourquoi il nous a semblé important d'y revenir ici, ne serait-ce que brièvement.

Face à un tableau de variables quantitatives exprimées dans des unités différentes, l'ACP normée est généralement utilisée (Carrel *et al.*, 1986). Dans le cas où on traite plusieurs tableaux [relevés x variables] simultanément, nous avons déjà noté au chapitre 6 que deux options de centrage étaient possibles (figure 10.2) : (1) les tableaux sont considérés séparément et les variables sont centrées et réduites par tableau, ce qui a pour effet de ramener à l'unité l'inertie de chaque tableau, (2) tous les tableaux forment un seul tableau contenant autant de blocs de lignes qu'il y a de tableaux. Les variables peuvent être centrées alors par bloc de lignes (toutes les variables de chacun des blocs ont une moyenne nulle) et réduites globalement (la variance globale est alors ramenée à 1, Bouroche, 1975).

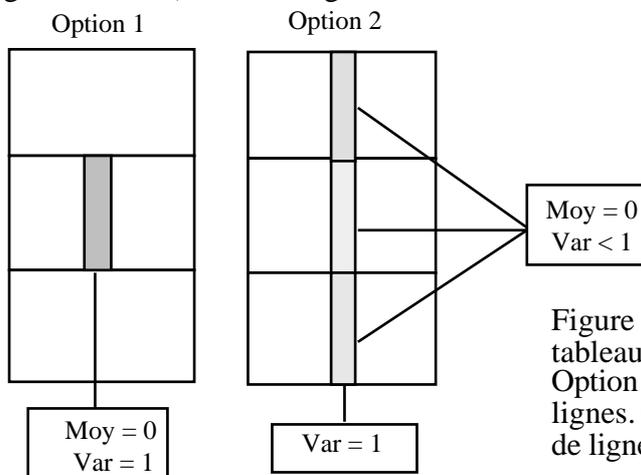


Figure 10.2 : Deux options de centrage d'un K -tableaux avec les variables situées en colonnes. Option 1 : normalisation par colonne et par bloc de lignes. Option 2 : Centrage par colonne et par bloc de lignes et réduction globale par colonne.

Il n'existe pas un choix de transformation qui soit meilleur que l'autre. Cela dépendra encore une fois des données et des objectifs : dans le cas où on dispose d'un tableau par date, on voudra insister ou pas sur la variance propre à chaque date (ce qui peut sembler trivial dans certaines situations). Lors de l'étude des variables environnementales en milieu estuarien (chapitre 6) ou en milieu côtier (chapitre 7), nous avons choisi de laisser s'exprimer la variance interne à chaque tableau en choisissant la normalisation de Bouroche. Par contre, dans le cas où les échantillonnages se sont déroulés de façon très hétérogène d'une visite à l'autre et qu'on ne veut pas prendre en compte ce fait, on pourra préférer ramener les variances des variables d'un bloc à l'unité (choix de l'option 1).

Concernant l'analyse de données floro-faunistique, plusieurs questions doivent être soulevées concernant les choix de la forme des données (densités, abondances, classes, rangs d'abondances, présence/absence ; Field *et al.*, 1982), de la transformation de ces données (brutes, Log, puissance ; Field *et al.*, 1982) et de la logique d'analyse (ACP centrée par espèces ou AFC, Dolédec et Chessel, 1991). Le problème des espèces rares à éliminer ou à conserver est également souvent posé (Field *et al.*, 1982 ; Frontier, 1983 ; Digby et Kempton, 1987). Nous avons évoqué et développé à plusieurs reprises ces questions (chapitres 3 et 6), nous n'en rediscuterons donc pas à nouveau ici. Par contre, nous voudrions insister sur l'importance de ces choix préalables pour la suite de l'analyse.

A titre d'illustration, nous pouvons citer l'exemple traité au chapitre 5 concernant les captures de pêche au Vanuatu. Les données traitées sont des captures par unité d'effort (CPUE) après transformation $\log(x+1)$. Dans une logique d'ACP, donc en mettant l'accent sur les variations d'abondance des espèces, les variabilités inter-zones et inter-années sont significatives (cf. figures 5.6 et 5.7). Au contraire dans une logique d'AFC, donc en cherchant à mettre en évidence des associations d'espèces indépendamment de leur abondance, ces mêmes variabilités n'apparaissent plus significatives ($p > 0.5$ dans les deux cas). Ainsi, le choix de l'une ou l'autre de ces analyses peut conduire à des conclusions différentes, d'où l'importance de faire son choix de façon raisonnée en fonction de ce que l'on souhaite étudier.

Dans le cadre de ce travail, nous avons choisi d'effectuer des ACP centrées par espèces afin d'étudier les structures faunistiques sur la base des variations d'abondance des espèces (chapitres 4, 6 et 7). En revanche, en adoptant une logique d'AFC, les effets liés aux variations d'abondance, tant entre espèces qu'entre relevés, ont été éliminés pour l'étude des peuplements de macrophytes dans les anciens bras du Rhône (chapitre 4). Ces deux analyses présentant souvent une complémentarité, la comparaison des résultats obtenues par chacune d'elles s'est avérée très intéressante pour l'étude de la stabilité des peuplements piscicoles en région méditerranéenne (chapitre 1). Cependant, concernant l'AFC, Gimaret-Carpentier *et al.* (1998) et Gimaret-Carpentier (1999) remettent en cause une utilisation excessive de cette dernière. Ils font ainsi remarquer que l'AFC devrait être réservée aux cas où l'on recherche une ordination réciproque des relevés et des espèces le long d'un gradient unique, ce qui correspond à l'origine de son introduction en écologie par Hill (1973), ou aux cas où le tableau espèces-relevés constitue effectivement une liste d'occurrences, comme lorsque l'on ne maîtrise pas l'effort d'échantillonnage.

Par ailleurs, comme le soulèvent plusieurs auteurs (Grossman *et al.*, 1982 ; Yant *et al.*, 1984 ; Rahel, 1990), les paramètres servant à décrire les peuplements ont un rôle déterminant sur la manière de percevoir leur évolution spatio-temporelle. Rahel (op. cit.) note ainsi que plus on analyse la structure d'un peuplement à une échelle d'analyse fine, plus elle apparaît fluctuante. Il se peut par exemple qu'un peuplement se révèle instable à partir des données

d'abondance mais stable à partir des données de présence-absence. Ces mêmes auteurs ont également montré que l'identification de la stabilité des peuplements est très fortement liée au nombre d'espèces considérées, au niveau taxonomique retenu, aux tests et aux analyses statistiques utilisés, mais aussi aux sites d'étude et aux échelles spatiales et temporelles choisies.

L'importance de la prise en compte et du choix de ces échelles spatiales et temporelles pour comprendre l'organisation des communautés et des écosystèmes est soulevé par de nombreux écologues (Wiens *et al.*, 1986 ; O'Neill, 1988 ; Wiens, 1989 ; Auger *et al.*, 1992 ; Poff et Allan, 1995 ; Palmer et Poff, 1997 ; Chesson, 1998 ; Cooper *et al.*, 1997, 1998 ; McCreadie et Adler, 1998). Nous avons pu nous-mêmes nous en rendre compte lors de l'étude de la relation entre les dynamiques des peuplements de poissons et des facteurs environnementaux en milieu estuarien (chapitre 6). En effet, alors que la relation espèces-milieu s'est révélée globalement significative, celle-ci n'a pu être mise en évidence de façon plus précise à l'une des échelles spatiale ou temporelle. On peut donc supposer qu'il s'agit d'un problème de décalage entre les échelles de variation spatio-temporelle de chaque groupe de descripteurs.

En conclusion, nous voudrions insister sur le fait que "tout traitement brutal des données est voué aux pires ennuis, si ce n'est aux erreurs grossières " (Legay, 1980). Par ailleurs, l'analyse de données a pour but, rappelons-le, de rechercher la structure de ces données. C'est pourquoi, il est indispensable d'avoir une réflexion préalable sur la signification et la qualité des données vis-à-vis de l'objectif visé avant d'effectuer sur celles-ci toute analyse. Cette démarche est d'autant plus nécessaire lorsqu'on souhaite mettre en oeuvre des méthodes multitableaux étant donné, d'une part, la complexité des fondements théoriques sous-jacents, et, d'autre part, leur exigence de précision concernant la formulation de l'objectif. Cela étant, la capacité de ces méthodes à répondre si précisément à autant de questions diverses concernant la permanence des structures fait qu'une diffusion plus large en écologie est fortement souhaitable. Pour favoriser cette diffusion, des outils existent, comme les logiciels ou des ouvrages bibliographiques dont le développement, qu'il soit pris en charge par des statisticiens ou par des écologues, ne peut se faire correctement que dans le cadre d'échanges interdisciplinaires.

10.3. Importance des échanges interdisciplinaires

Étant donné la complexité des phénomènes étudiés par les écologues et donc celle des données récoltées, la demande méthodologique des écologues vis-à-vis des statisticiens est devenue de plus en plus forte. Dans ce contexte, le développement des échanges interdisciplinaires se révèle d'autant plus nécessaire. Pourtant, bien que nécessaires, ces échanges ne se font pas aussi facilement que l'on pourrait croire. Ainsi, "l'écologue situe

donc, sans le savoir, sa demande à un niveau souvent mathématiquement élevé et l'exprime suffisamment mal pour que le mathématicien ne reconnaisse pas les problèmes" (Legay, 1984). Il apparaît donc des difficultés de dialogue, sans doute liées pour une part au fait que "les langages des différentes disciplines ne sont pas les mêmes" (Legay, 1976). Un effort de collaboration est par conséquent à faire, que ce soit de la part de l'écologue qui doit s'efforcer de formuler précisément ses questions et ses objectifs, que de la part du statisticien qui doit savoir écouter ces objectifs et rechercher ou affiner des méthodes adaptées.

Cette question de l'adaptation de la méthode à la question posée est en effet fondamentale car elle se situe au centre du dialogue entre les écologues et les statisticiens. On peut en effet se demander à quoi sert la création de méthodes statistiques toujours plus sophistiquées si elles ne sont pas utilisées, et pourquoi récolter des données si c'est pour ne pas les exploiter ou mal les exploiter. Un statisticien ne peut juger seul, sans rien connaître du contexte biologique dans lequel ont été récoltées les données, de la bonne adéquation de sa méthode à la problématique écologique. De même, l'écologue a souvent besoin du conseil du statisticien pour s'assurer qu'il utilise bien la bonne méthode pour traiter ses données. Concernant ce traitement, s'il apparaît regrettable de ne pas exploiter de façon optimale des données dont le contenu est manifestement riche d'informations, nous pensons qu'il faut aussi se préserver d'un acharnement méthodologique sur des données dont la structure est manifestement simple. C'est ce que nous avons voulu montrer à diverses reprises à travers nos exemples (chapitre 6 et 7). S'il n'y a pas de variation temporelle, il n'y a pas lieu d'aller plus loin qu'une analyse inter-stations pour faire ressortir la structure spatiale. Au contraire, lorsque la variation temporelle est très importante, il faudra savoir rester critique lors de l'interprétation de la structure commune mise en évidence par une analyse multitableaux. Dans ce dernier cas, peut-être faudra-t-il s'orienter vers un autre type d'analyse.

En résumé, il est évident qu'il n'existe pas une méthode permettant de répondre à toutes les questions à la fois et qu'il n'existe pas non plus de données permettant d'illustrer les potentialités de toutes les méthodes à la fois. C'est donc seulement dans cette interaction données-méthodes et dans un cadre d'échanges entre écologues et statisticiens que pourra se développer une écologie dite statistique.

Dans ce contexte, il faut bien sûr rajouter l'importance d'outils et notamment le rôle des logiciels statistiques sans lesquels ces échanges ne pourraient avoir lieu. Ces trois axes : méthodologie statistique, outil informatique et applications biologiques constituent la biométrie (Thioulouse, 1996). Le logiciel ADE-4, dont le développement est essentiellement dû au "trio" "statisticien, écologue, informaticien" représente ainsi un exemple typique d'outil biométrique, facilement accessible par le réseau Internet. Cet outil, par l'intermédiaire d'une interface utilisateur convivial propose une large gamme de méthodes statistiques multivariées, dont l'ensemble des analyses multitableaux utilisées dans ce travail. Sont également associées

de nombreuses possibilités d'expression graphique, indispensable pour l'exploration des données et l'interprétation des résultats.

Cependant, concernant l'utilisation de l'ordinateur dans le recherche biologique, Legay (1980) note qu'il ne s'agit "ni d'un travail de routine ni d'un jeu" et "toute déviation dans l'un ou l'autre sens est sanctionnée par l'inefficacité et le gaspillage". Pour éviter cela et pour au contraire favoriser une utilisation optimale des ordinateurs et des logiciels, nous soulignerons encore l'importance du dialogue entre les utilisateurs-écologues, les statisticiens mais aussi les informaticiens sans lesquels tous ces programmes ne seraient pas disponibles. En témoigne d'ailleurs le succès des forums électroniques qui s'ouvrent autour de l'utilisation des différents logiciels statistiques (ADE-4, S-Plus, Ordnews...) et auxquels participent étudiants, ingénieurs, chercheurs et techniciens issus de disciplines aussi diverses que variées.

Conclusion et perspectives

Au terme de ce travail, portant sur l'examen de la relation entre les méthodes statistiques multitableaux et les données spatio-temporelles récoltées en écologie, il apparaît que ces méthodes sont tout à fait adaptées aux questions posées par les écologues. Du fait de la nature fondamentalement multitableaux des données acquises, ces méthodes, en effectuant une analyse simultanées de plusieurs tableaux, permettent d'aborder dans un cadre rigoureux les problèmes d'identification de structures spatiales ou temporelles et l'étude de la permanence de ces structures dans le temps ou dans l'espace. En outre, la possibilité de caractériser avec précision la stabilité des peuplements est d'une grande utilité pour l'analyse des réponses des écosystèmes face aux perturbations (Connell et Sousa, 1983 ; Pimm, 1984 ; Grossman *et al.*, 1990 ; Holbrook *et al.*, 1994 ; Rodriguez et Lewis, 1994, 1997). Ainsi, l'analyse des variations spatiales et/ou temporelles des peuplements, constitue déjà une approche fonctionnelle des écosystèmes en révélant la façon dont les peuplements réagissent aux multiples processus qui les affectent (Wiens, 1989). Néanmoins, pour étudier de façon plus précise le fonctionnement des écosystèmes, il est nécessaire de prendre également en compte la variabilité temporelle et spatiale du milieu. De l'analyse simultanée de K -tableaux, on passe à celle de K couples de tableaux autorisée par la méthode STATICO (Simier *et al.*, 1999). Outre l'étude des relations espèces-milieu, cette méthode laisse également envisager celle de la permanence spatiale ou temporelle de ces relations. De plus, la mise en relation des variations spatiales et temporelles des peuplements avec celles des facteurs environnementaux permet d'appréhender les modes de régulation des peuplements pouvant être "déterminés" ou "stochastiques" (Gorman et Karr, 1978 ; Grossman *et al.*, 1982 ; Yant *et al.*, 1984 ; Moyle et Vondracek, 1985 ; Sale *et al.*, 1994 ; Belkessam et Oberdoff, 1998). La capacité des méthodes multitableaux à traiter toutes ces questions qui s'inscrivent dans les problématiques actuelles de l'écologie prouve leur intérêt d'application dans cette discipline.

Par ailleurs, ce travail a montré l'apport dans de nombreux cas des méthodes multitableaux par comparaison avec d'autres stratégies d'analyses, comme celle de l'analyse séparée des tableaux ou celle de l'analyse mélangée de tous les tableaux. De même, par rapport aux analyses sous-contraintes de type inter et intra-classes, il apparaît également que la supériorité des analyses multitableaux, dans l'interprétation des interactions spatio-temporelles et des particularités propres à chaque tableau, est souvent manifeste.

Cela étant, il s'est aussi révélé que dans des situations où aucune variabilité spatiale ou temporelle ne peut être mise en évidence, l'utilisation d'analyse plus simple à un seul tableau peut être suffisante si bien que celle des analyses multitableaux n'est pas forcément justifiée. Au contraire, dans d'autres cas où une forte variabilité apparaît entre les structures des différents tableaux, la question de la signification d'une structure commune doit être posée et peut parfois rendre délicate l'interprétation des résultats.

Quelle que soit la situation traitée, l'intérêt des méthodes multitableaux est fortement lié à l'objectif de l'étude et au degré de précision désiré par l'écologue lors de l'exploitation des résultats. En particulier, une formulation précise de l'objectif est indispensable lors de la mise en oeuvre de ces méthodes. En effet, à la diversité des questions posées correspond une diversité de façons de considérer le cube de données, et par conséquent le choix du point de vue constitue un élément décisif pour l'analyse.

Concernant les différentes méthodes multitableaux présentées dans ce travail, chacune d'elles propose une représentation optimisée selon un critère particulier (au sens mathématique du terme), mais aucune ne peut assurer à la fois toutes les représentations de façon optimisée. Dans ces conditions, nous ne pouvons conclure sur la supériorité d'une méthode par rapport aux autres. Comme nous l'avons discuté dans la dernière partie, le choix de l'une ou l'autre dépend encore une fois de l'objectif visé mais aussi des données récoltées. Ce choix peut être également motivé par le degré de complexité théorique qu'on se sent capable d'aborder. Ainsi, l'analyse triadique partielle et l'AFC de Foucart sont les plus simples de ces méthodes mais en revanche elles ne sont applicables qu'à des cubes "parfaits" de données, lesquels ne peuvent être toujours constitués. Par ailleurs, alors que les méthodes de la famille STATIS et l'analyse de co-inertie multiple permettent de traiter aussi bien des tableaux ayant les mêmes variables que des tableaux ayant les même individus, l'analyse factorielle multiple (non utilisée ici mais dont le principe a été détaillé au chapitre 2) a été créée pour analyser des tableaux portant sur les mêmes individus uniquement. Enfin, aucune méthode ne permet de faire de la typologie de structures (c'est-à-dire de la typologie de tableaux). Seule la méthode STATIS laisse envisager une telle typologie lors de l'étape d'interstructure en proposant une représentation euclidienne des tableaux. Néanmoins, elle ne fournit pas les moyens d'expliquer les différences observées. Aussi, même si elle montre qu'il existe des groupes de tableaux qui pourraient correspondre chacun à un compromis, il est difficile de pousser plus loin l'interprétation. Par conséquent, le développement de techniques qui permettraient d'identifier une telle typologie de structures, et donc l'identification et la caractérisation de plusieurs états stables (plusieurs compromis), reste encore un problème ouvert.

Dans le champs actuel de l'écologie, et en ne se restreignant pas forcément à des problématiques spatio-temporelles, les perspectives envisageables à l'aide des analyses multitableaux sont nombreuses.

Concernant l'étude des relations espèces-milieu, outre la méthode STATICO (Simier *et al.*, 1999) dont nous avons déjà noté l'intérêt, il existe aussi l'analyse de concordance (Lafosse et Hanafi, 1997 ; cf. chapitre 2) qui permet l'examen des relations entre une série de K tableaux et un tableau de référence. Il est ainsi possible d'envisager la recherche de liens entre plusieurs groupes de variables d'habitat et le peuplement dans le but de déterminer les

groupes de variables les plus concordants avec le peuplement, ou bien entre plusieurs groupes fonctionnels d'espèce et leur occupation de l'habitat afin d'identifier des redondances taxonomiques (Clarke et Warwick, 1998 in Dolédec, 1999).

Parallèlement à l'examen des relations entre la structure des peuplements et celle du milieu, les écologues s'intéressent de plus en plus aux traits biologiques des espèces (mesures morphométriques, régime alimentaire, période de reproduction, fécondité, etc.) (Statzner *et al.*, 1994 ; Townsend et Hildrew, 1994 ; Poff et Allan, 1995 ; Townsend *et al.*, 1997 ; Mérigoux, 1998). Des tableaux de traits biologiques peuvent être ainsi constitués, chaque trait étant défini par plusieurs modalités. On peut donc concevoir chaque trait biologique comme un tableau, et par suite l'analyse de l'ensemble des variables biologiques avec des méthodes multitableaux (Chessel et Dolédec, 1998).

Par ailleurs, nous avons souligné à plusieurs reprises dans ce mémoire l'importance de la prise en compte et du choix des échelles spatiales et temporelles pour comprendre l'organisation des peuplements et des écosystèmes. En particulier, la prise en compte de plusieurs échelles simultanément est recommandée par de nombreux écologues afin d'identifier les niveaux hiérarchiques dans l'organisation des écosystèmes (Wiens, 1989 ; Allen et Hoekstra, 1991 ; Burel, 1992 ; Sale, 1998). Ainsi, la mesure des relations entre différentes échelles d'observation, ou entre différentes échelles d'observation et la structure des peuplements obtenue à une certaine échelle pourrait être abordée en première approche à l'aide de méthodes multitableaux.

Outre une approche multi-échelles, les analyses multitableaux permettent également une approche multi-compartiments en considérant simultanément plusieurs composantes de l'écosystème. Gaertner *et al.* (1999) examinent de cette façon à l'aide de l'analyse factorielle multiple les relations entre la distribution spatiale des assemblages démersaux (poissons et céphalopodes) du golfe du Lyon et celles de la macrofaune benthique et du type de substrat. La question de la valeur typologique des groupes faunistiques peut être également examinée à l'aide de ces méthodes, qu'il s'agisse de peuplements faunistiques différents, ou de plusieurs groupes trophiques, ou de différents groupes taxonomiques (exemple de Friday (1987) traité dans Chessel et Hanafi, 1996).

Enfin, il faut noter la potentialité des méthodes multitableaux dans d'autres disciplines que l'écologie *sensu stricto*. Ainsi, en dynamique des populations, on peut envisager par exemple une analyse de l'évolution temporelle des structures de taille d'une population en considérant les tableaux en tant qu'individus statistiques, c'est-à-dire en considérant un tableau par espèce. En taxonomie moléculaire, Grossi *et al.* (1998) ont utilisé la méthode STATIS pour proposer d'abord une taxonomie globale de plusieurs espèces de roses en prenant en compte différents groupes de marqueurs, puis pour établir une hiérarchie de ces marqueurs par rapport à cette taxonomie. Dans le domaine de la génétique, des méthodes multitableaux pourraient être aussi utilisées pour analyser des tableaux de fréquence allélique

afin de déterminer ceux les plus influants sur le phénomène étudié. En complément de l'information génétique, il est possible de prendre en compte d'autres informations (morphologiques, phénotypiques...) en traitant conjointement les tableaux génétiques et ceux décrivant les autres paramètres.

Pour conclure, nous voudrions encore une fois insister sur l'importance des échanges interdisciplinaires pour faciliter la diffusion de telles méthodes statistiques dans toutes les disciplines susceptibles de les utiliser (écologie, biologie, agronomie, socio-économie...). La réussite de ces échanges implique le développement d'un dialogue approfondi entre chaque interlocuteur concerné afin d'établir, au-delà de la simple consultation statistique, une véritable collaboration scientifique.

Bibliographie

- Albaret, J.J. (1987) Les poissons : biologie et peuplements. *Revue d'Hydrobiologie Tropicale* : 20, 291-310.
- Albaret, J.J. (1994) Les poissons : biologie et peuplements. In : *Environnement et ressources aquatiques de Côte d'Ivoire. Tome II - Les milieux lagunaires*. Durand, Dufour, Guiral, & Zabi. (Eds.) Editions de l'OTSTOM, Paris. 239-279.
- Albaret, J.J. & Diouf, P.S. (1994) Diversité des poissons des lagunes et des estuaires ouest-africains. In : *Diversité biologique des poissons d'eaux douces et saumâtres d'Afrique*. Teugels, G., Guegan, J.F. & Albaret, J.J. (Eds.) Symposium PARADI, Dakar, Ann. Mus. r. Afr. Centr. Zool. 275, 165-177.
- Albaret, J.J. & Ecoutin, J.M. (1990) Influence des saisons et des variations climatiques sur les peuplements de poissons d'une lagune tropicale en Afrique de l'Ouest. *Acta Œcologica, Œcologia Generalis* : 11, 557-583.
- Aliaume, C. (1990) *Ichtyofaune des herbiers à Thalassia du Grand Cul-de-sac Marin en Guadeloupe : organisation spatio-temporelle du recrutement-liaisons avec les variables de l'environnement*. Thèse de doctorat, Université Paris VII. 226 p.
- Aliaume, C., Louis, M. & Lasserre, G. (1993a) L'écosystème des herbiers à *Thalassia testudinum* en Guadeloupe (Antilles française) : relations entre le recrutement des poissons et l'habitat. *Acta Œcologica, Œcologia Generalis* : 14, 627-641.
- Aliaume, C., Monteiro, C., Louis, M., Lam Hoai, T. & Lasserre, G. (1993b) Organisation spatio-temporelle des peuplements ichtyologiques dans deux lagunes côtières : au Portugal et en Guadeloupe. *Acta Œcologica, Œcologia Generalis* : 16, 291-301.
- Allardi, J. & Keith, P. (1991) *Atlas préliminaire des poissons d'eau douce de France*. Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris/Conseil Supérieur de la Pêche/Centre National du Machinisme Agricole du Génie Rural, des Eaux et des Forêts/Ministère de l'Environnement, Paris. 232 p.
- Allen, T.F.H. & Hoekstra, T.W. (1991) Role of heterogeneity in scaling of ecological systems under analysis. In : *Ecological heterogeneity*. Kolosa, J. & Pickett, S.T.A. (Eds.) Ecological studies 86. Springer-Verlag, New-York. 47-68.
- Amanieu, M., Guelorget, O. & Nougier-Soule, J. (1981) Analyse de la diversité de la macrofaune benthique d'une lagune littorale méditerranéenne. *Vie Milieu* : 31, 303-312.
- Amoros, C. & Petts, G.E. (1993) *Hydrosystèmes fluviaux*. Masson, Paris. 300 p.
- Amoros, C. & Wade, P.M. (1988) Successions écologiques. In : *Hydrosystèmes fluviaux*. Amoros, C. & Petts, G.E. (Eds.) Masson, Paris. 201-232.
- Angermeier, P.R. & Winston, M.R. (1997) Assessing conservation values of stream communities: a comparison of approaches based on centres of density and species richness. *Freshwater Biology* : 37, 699-710.

- Armitage, P.D., Pardo, I. & Brown, A. (1995) Temporal constancy of faunal assemblages in "mesohabitats" - Application to management? *Archiv für Hydrobiologie* : 133, 367-387.
- Auda, Y. (1983) *Rôle des méthodes graphiques en analyse des données : application au dépouillement des enquêtes écologiques*. Thèse de 3^o cycle, Université Lyon I. 127 p.
- Auger, P., Baudry, J. & Fournier, F. (1992) *Hierarchies et échelles en écologie*. SCOPE, Paris. 300 p.
- Augustin, D., Galzin, R., Legendre, P. & Salvat, B. (1997) Variation interannuelle des peuplements récifaux du récif-barrière de Tiahura (île de Moorea, Polynésie française). *Oceanologica acta* : 20, 743-756.
- Baelde, P. (1990) Differences in the structure of fish assemblages in *Thalassia testudinum* beds in Guadeloupe, French West Indies, and their ecological significance. *Marine Biology* : 105, 163-173.
- Banarescu, P. (1990) General distribution and dispersal of freshwater animals. In : *Zoogeography of fresh waters*. P. Banarescu. (Ed.) Aula-Verlag. Wiesbaden. n°1, 511 p.
- Baran, E. (1995) *Dynamique spatio-temporelle des peuplements de Poissons estuariens en Guinée (Afrique de l'Ouest)*. Thèse de Doctorat, Université de Bretagne Occidentale. 204 p. + annexes.
- Barbault, R. (1992a) *Ecologie des peuplements - Structure, dynamique et évolution*. Masson, Paris. 273 p.
- Barbault, R. (1992b) Dynamique des peuplements. Effets de la variabilité à différentes échelles, de l'individu aux systèmes de populations interconnectées. In : *Hierarchies et échelles en écologie*. Auger, P., Baudry, J. & Fournier, F. (Eds.) SCOPE, Paris. 127-155.
- Barbault, R. (1997) *Ecologie générale - Structure et fonctionnement de la biosphère*. 4^{ème} édition. Masson, Paris. 286 p.
- Bart, H.L. (1989) Fish habitat association in an Ozark stream. *Environmental Biology of Fishes* : 24, 173-186.
- Baudry, J. (1992) Introduction générale. In : *Hierarchies et échelles en écologie*. Auger, P., Baudry, J. & Fournier, F. (Eds.) SCOPE, Paris. 1-18.
- Beffy, J.L. (1993) *Approche des structures ternaires en écologie par l'analyse en composantes principales à trois modes*. Thèse de doctorat, Université Lyon I. 320 p.
- Beffy, J.L. & Dolédec, S. (1991) Mise en évidence d'une typologie spatiale dans le cas d'un fort effet temporel : un exemple en hydrobiologie. *Bulletin d'Ecologie* : 22, 3-11.

- Begon, M., Harper, J.L. & Townsend, C.R. (1996) *Ecology - Individuals, populations and communities*. Blackwell Science, Oxford, London, Edinburgh, Cambridge. 1068 p.
- Belkessam, D. & Oberdoff, T. (1998) Variabilité à moyen terme des peuplements de poissons des cours d'eau bas-normands. *Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture* : 350-351, 413-427.
- Bengen, D., Lim, P. & Belaud, A. (1992) Qualité des eaux de trois bras morts de la Garonne : variabilité spatio-temporelle. *Revue des Sciences de l'Eau* : 5, 131-156.
- Berrebi, P., Lamy, G., Cattaneo-Berrebi, G. & Renno, J.F. (1988) Variabilité génétique de *Barbus meridionalis risso* (Cyprinidae) : une espèce quasi monomorphe. *Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture* : 310, 77-84.
- Bianchi, G. (1992) Demersal assemblages of the continental shelf and upper slope of Angola. *Marine Ecology Progress Series* : 81, 101-120.
- Birks, H.J.B., Peglar, S.M. & Austin, A.A. (1996) An annotated bibliography of canonical correspondance analysis and related constrained ordination methods 1986-1993. *Abstracta Botanica* : 56, 739-757.
- Blaber, S.J.M. & Blaber, T.J.G. (1980) Factors affecting the distribution of juvenile estuarine and inshore fish. *Journal of Fish Biology* : 17, 143-162.
- Blaber, S.J.M., Young, J.W. & Dunning, M.C. (1985) Community structure and zoogeographic affinities of the coastal fishes of the Dampier Region of North-Western Australia. *Australian Journal of Marine and Freshwater Research* : 36, 247-266.
- Blanc, L. & Beaudou, D. (1998) Stabilité temporelle des structures spatiales des peuplements piscicoles des régions Languedoc-Roussillon et Provence-Alpes-Côte d'Azur. *Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture* : 348, 23-45.
- Blanc, L., Chessel, D. & Dolédec, S. (1998) Etude de la stabilité temporelle des structures spatiales par analyses d'une série de tableaux de relevés faunistiques totalement appariés. *Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture* : 348, 1-21.
- Boet, P., Allardi, J. & Leroy, J. (1991) Le peuplement ichthyologique du bassin de l'Yonne. *Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture* : 320, 7-28.
- Bornette, G., Amoros, C. & Collilieux, G. (1994a) Role of seepage supply on the aquatic vegetation dynamics in former river channels: prediction testing using a hydroelectric construction. *Environmental Management* : 18, 223-234.
- Bornette, G., Amoros, A. & Chessel, D. (1994b) Effect of allogenic processes on successional rates in former rivers channels. *Journal of Vegetation Science* : 5, 237-246.
- Bornette, G. & Large, A.R.G. (1995) Groundwater-surface water ecotones at the upstream part of confluences in former river channels. *Hydrobiologia* : 310, 123-137.

- Boulton, A.J. & Lake, P.S. (1992) The ecology of two intermittent streams in Victoria, Australia. III. Temporal changes in faunal composition. *Freshwater Biology* : 27, 123-138.
- Bournaud, M. & Amoros, C. (1984) Des indicateurs biologiques aux descripteurs de fonctionnement : quelques exemples dans un système fluvial. *Bulletin d'Ecologie* : 15, 57-66.
- Bournaud, M., Cellot, B., Richoux, P. & Berrahou, A. (1996) Macroinvertebrate community structure and environmental characteristics along a large river: congruity of patterns for identification to species or family. *Journal of the North American Benthological Society* : 15, 232-253.
- Bouroche, J.M. (1975) *Analyse des données ternaires: la double analyse en composantes principales*. Thèse de 3^e cycle, Université de Paris VI. 57 p + annexes.
- Bove, G. & Di Ciaccio, A. (1994) A user-oriented overview of multiway methods and software. *Computational Statistics and Data Analysis* : 18, 15-37.
- Braun-Blanquet, J. (1932) *Plant sociology : The study of plant communities*. Translated by G.D. Fuller and H.S. Conrad, McGraw-Hill. New-York. 430 p.
- Bravard, J.P., Amoros, C. & Pautou, G. (1986) Impacts of civil engineering works on the successions of communities in a fluvial system: a methodological and predictive approach applied to a section of the Upper Rhône River. *Oikos* : 47, 92-111.
- Brouard, F. & Grandperrin, R. (1982) *Les poissons profonds de la pente récifale externe à Vanuatu*. Notes et documents Océanographiques. Mission ORSTOM, Port-Vila. n°11, 131 p.
- Brown, J.H. (1984) On the relationship between abundance and distribution of species. *The American Naturalist* : 124, 255-279.
- Bunn, S.E. (1986) Spatial and temporal variation in the macroinvertebrate fauna of streams of the northern jarrah forest, Western Australia: functional organisation. *Freshwater Biology* : 16, 621-632.
- Bunn, S.E., Edward, D.H. & Loneragan, N.R. (1986) Spatial and temporal variation in the macroinvertebrate fauna of streams of the northern jarrah forest, Western Australia: community structure. *Freshwater Biology* : 16, 67-91.
- Burel, F. (1992) Utilisation de l'analyse multivariée pour détecter des niveaux d'organisation écologique dans un paysage. In : *Hierarchies et échelles en écologie*. Auger, P., Baudry, J. & Fournier, F. (Eds.) SCOPE, Paris. 173-186.
- Carbiener, R., Trémolières, M., Ortscheit, A. & Klein, J.P. (1988) Les associations végétales, biorévélatrices des échanges hydrologiques eaux de surface, eaux souterraines. In : *Nitratbelastung der Grundwassers*. Kobus, H.R. & Zilliox, L. (Eds.) Mitteilungen Inst. f. Wasserbau, Stuttgart, Heft 71. 171-200.

- Carbiener, R., Trémolières, M., Mercier, J.L. & Ortscheit, A. (1990) Aquatic macrophyte communities as bioindicators of eutrophication in calcareous oligo-saprobe stream waters (Upper Rhine plain, Alsace). *Vegetatio* : 86, 71-88.
- Carrel, G., Pont, D. & Rivier, B. (1995) Variabilité temporelle des peuplements piscicoles dans la section médiane du Bas-Rhône. *Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture* : 337/338/339, 101-111.
- Carrol, J.D. (1968) A generalization of canonical correlation analysis to three or more sets of variables. *Proceeding of the 76th Convention of the American Psychological Association* : 3, 227-228.
- Castella, E. & Speight, M.C.D. (1996) Knowledge representation using fuzzy coded variables: an example based on the use of Syrphidae (Insecta, Diptera) in the assessment of riverine wetlands. *Ecological Modelling* : 85, 13-25.
- Cazes, P. (1980) L'analyse de certains tableaux rectangulaires décomposé en blocs : généralisation des propriétés rencontrées dans l'étude des correspondances multiples. I. Définitions et applications à l'analyse canonique des variables qualitatives. II. Questionnaires : variantes des codages et nouveaux calculs de contributions. *Les Cahiers de l'Analyse des Données* : 5, 145-161 & 387-406.
- Centofanti, M., Chessel, D. & Doledec, S. (1989) Stabilité d'une structure spatiale et compromis d'une analyse statistique multi-tableaux : Application à la physico-chimie d'un lac réservoir. *Revue des Sciences de l'Eau* : 2, 71-93.
- Cernohous, F. & Husak, S. (1986) Macrophyte vegetation of eastern and north-eastern Bohemia. *Folia Geobotanica et Phytotaxonomica* : 21, 1-112.
- Chancerel, F. (1994) Note technique - La répartition de l'Anguille en France. *Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture* : 335, 289-294.
- Chandler, J.R. (1970) A biological approach to water quality management. *Water Pollution Control* : 69, 415-422.
- Changeux, T. (1995) Structure du peuplement piscicole à l'échelle d'un grand bassin européen : organisation longitudinale, influence de la pente et tendances régionales. *Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture* : 337/338/339, 63-74.
- Changeux, T. & Pont, D. (1995) Current status of the riverine fishes of the french mediterranean basin. *Biological Conservation* : 72, 137-158.
- Chessel, D. (1992) *Echanges interdisciplinaires en analyse de données écologiques*. Mémoire d'habilitation à diriger des recherches. Université Lyon I. 108 p.
- Chessel, D. & Dolédec, S. (1998) *Traits biologiques : variables ou K-tableau ?* Documentation de la programmathèque ADE-4 "Analyses multivariées et expression graphique des données environnementales". Université Lyon I. <ftp://pbil.univ-lyon1.fr/pub/mac/ADE/ADE4/DocThemPDF/Thema81.pdf>. 35 p.

- Chessel, D. & Gaertner, J.C. (1997) *Analyse des correspondances et K-tableaux*. Documentation de la programmathèque ADE-4 "Analyses multivariées et expression graphique des données environnementales". Université Lyon I. <ftp://pbil.univ-lyon1.fr/pub/mac/ADE/ADE4/DocThemPDF/Thema59.pdf>. 24 p.
- Chessel, D. & Hanafi, M. (1996) Analyses de la co-inertie de K nuages de points. *Revue de Statistique Appliquée* : 44, 35-60.
- Chessel, D. & Hanafi, M. (1997a) *Analyse de co-inertie multiple : introduction*. Documentation de la programmathèque ADE-4 "Analyses multivariées et expression graphique des données environnementales". Université Lyon I. <ftp://pbil.univ-lyon1.fr/pub/mac/ADE/ADE4/DocThemPDF/Thema55.pdf>. 24 p.
- Chessel, D. & Hanafi, M. (1997b) *ACOM et ordinations de K ensembles de relevés*. Documentation de la programmathèque ADE-4 "Analyses multivariées et expression graphique des données environnementales". Université Lyon I. <ftp://pbil.univ-lyon1.fr/pub/mac/ADE/ADE4/DocThemPDF/Thema56.pdf>. 21 p.
- Chessel, D., Lebreton, J.D. & Yoccoz, N. (1987) Propriétés de l'analyse canonique des correspondances. Une utilisation en hydrobiologie. *Revue de Statistique Appliquée* : 35, 4, 55-72.
- Chessel, D. & Mercier, P. (1993) Couplage de triplets statistiques et liaisons espèces-environnement. In : *Biométrie et Environnement*. Lebreton, J.D. & Asselain, B. (Eds.) Masson, Paris. 15-44.
- Chessel, D., Thioulouse, J. & Hanafi, M. (1997a) *STATIS et valeurs typologiques des groupes faunistiques*. Documentation de la programmathèque ADE-4 "Analyses multivariées et expression graphique des données environnementales". Université Lyon I. <ftp://pbil.univ-lyon1.fr/pub/mac/ADE/ADE4/DocThemPDF/Thema51.pdf>. 30 p.
- Chessel, D., Thioulouse, J. & Hanafi, M. (1997b) *STATIS et ordinations de plusieurs ensembles de relevés*. Documentation de la programmathèque ADE-4 "Analyses multivariées et expression graphique des données environnementales". Université Lyon I. <ftp://pbil.univ-lyon1.fr/pub/mac/ADE/ADE4/DocThemPDF/Thema52.pdf>. 34 p.
- Chesson, P. (1998) Spatial scales in the study of reef fishes: a theoretical perspective. *Australian Journal of Ecology* : 23, 209-215.
- Cillaurren, E., Simier, M. & Blanc, L. (1998) Structuration spatiale de la ressource halieutique : exemple d'une pêcherie démersale à Vanuatu (Océanie). In : *Biométrie et Halieutique*. Duby, C., Gouet, J.P. & Laloë F. (Eds.) Société Française de Biométrie. 15, 93-105.
- Cillaurren, E., Gilbert, D., & Grandperrin, R. (sous-presses). *Pêche et développement à Vanuatu : un bilan décennal*. Editions IRD, Paris. 265 p.
- Clarke, K.R. & Warwick, R.M. (1998) Quantifying structural redundancy in ecological communities. *Oecologia* : 113, 278-289.

- Coimbra, C.N., Graça, M.A.S. & Cortes, R.M. (1996) The effects of a basic effluent on macroinvertebrate community structure in a temporary mediterranean river. *Environmental Pollution* : 94, 301-307.
- Connell, J.H. (1978) Diversity in tropical rain forests and coral reefs. *Science* : 199, 1302-1310.
- Connell, H.J. & Sousa, W.P. (1983) On the evidence needed to judge ecological stability of persistence. *American Naturalist* : 121, 789-825.
- Conradi, M., Lopez-Gonzalez, P.J. & Garcia-Gomez, C. (1997) The amphipod community as a bioindicator in Algeciras bay (southern Iberian peninsula) based on a spatio-temporal distribution. *Marine Ecology* : 18, 97-111.
- Cooper, S.D., Barmuta, L., Sarnelle, O., Kratz, K. & Diehl, S. (1997) Quantifying spatial heterogeneity in streams. *Journal of the North American Benthological Society* : 16, 174-188.
- Cooper, S.D., Diehl, S., Kratz, K. & Sarnelle, S. (1998) Implications of scale for patterns and processes in stream ecology. *Australian Journal of Ecology* : 23, 27-40.
- Coppi, R. & Di Ciaccio, A. (1994) Multiway data analysis - Software et applications. *Computational Statistics and Data Analysis* : 18, 1-2.
- Cortes, R.M.V. (1992) Seasonal pattern of benthic communities along the longitudinal axis of river systems and the influence of abiotic factors on the spatial structure of those communities. *Archiv für Hydrobiologie* : 126, 85-103.
- Crespin, L. & Berrebi, P. (1994) L'hybridation naturelle entre le Barbeau commun et le barbeau méridional en France : compte rendu de dix années de recherche. *Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture* : 334, 177-189.
- D'Elbée, J. & Castel, J. (1995) Evolution spatio-temporelle du zooplancton dans le bassin d'Arcachon : le rôle des variables de milieu. *Cahier de Biologie Marine* : 36, 33-45.
- Day, Jr. J. W., Hall, C.A.S., Kemp, M.W. & Yanez-Arancibia, A. (1989) *Estuarine ecology*. New-York, Chichester, Brisbane, Toronto, Singapore. John Willey & Sons. 558 p.
- Day, Jr. J. W. & Yanez-Arancibia, A. (1985) Coastal lagoons and estuaries as an environment for nekton. In : *Fish community ecology in estuaries and coastal lagoons: toward an ecosystem integration*. Yanez-Arancibia, A. (Ed.) Mexico. 17-34.
- Dazy, F. & Le Barzic, J.F. (1996) *L'analyse des données évolutives, méthodes et applications*. GERI, ed. Technip, Paris. 225 p.
- De Lury, D.B. (1947) On the estimation of biological populations. *Biometrics* : 3, 145-167.
- Den Boer, P.J. (1968) Spreading of risk and stabilization of animal numbers. *Acta Biotheoretica* : 18, 165-194.

- Digby, P. G. N. & Kempton, R. A. (1987) *Multivariate Analysis of Ecological Communities*. Chapman and Hall, Population and Community Biology Series, London. 205 p.
- Diouf, P.S. (1996) *Les peuplements de poissons des milieux estuariens de l'Afrique de l'ouest : l'exemple de l'estuaire hypersalin du Sine-Saloum*. Thèse de doctorat, Université Montpellier II. 267 p. + annexes.
- Dolédec, S. (1988) Les analyses multi-tableaux en écologie factorielle. II Stratification longitudinale de l'Ardèche à partir des descripteurs physico-chimiques. *Acta Œcologica, Œcologia Generalis* : 9, 119-135.
- Dolédec, S. (1999) *Pratique et fonction de l'analyse des données en écologie*. Mémoire d'habilitation à diriger des recherches, Université Lyon I. 96 p.
- Dolédec, S. & Chessel, D. (1987) Rythmes saisonniers et composantes stationnelles en milieu aquatique I- Description d'un plan d'observations complet par projection de variables. *Acta Œcologica, Œcologia Generalis* : 8, 403-426.
- Dolédec, S. & Chessel, D. (1989) Rythmes saisonniers et composantes stationnelles en milieu aquatique II- Prise en compte et élimination d'effets dans un tableau faunistique. *Acta Œcologica, Œcologia Generalis* : 10, 207-232.
- Dolédec, S. & Chessel, D. (1991) Recent developments in linear ordination methods for environmental sciences. *Advances in Ecology, India* : 1, 133-155.
- Dolédec, S. & Chessel, D. (1994) Co-inertia analysis: an alternative method for studying species-environment relationships. *Freshwater Biology* : 31, 277-294.
- Dudgeon, D. (1984) Longitudinal and temporal changes in functional organization of macroinvertebrate communities in the Lam Tsuen River, Hong Kong. *Hydrobiologia* : 111, 207-217.
- Escofier, B. & Pagès, J. (1986) Le traitement des variables qualitatives et des tableaux mixtes par l'analyse factorielle multiple. In : *Data Analysis and Informatics IV*. Diday, E. & Coll. (Eds.) Elsevier, North-Holland. 179-191.
- Escofier, B. & Pagès, J. (1989) Multiple factor analysis: results of a three-year utilization. In : *Multiway data analysis*. Coppi, R. & Bolasco, S. (Eds.) Elsevier Science Publishers B.V., North-Holland. 277-285.
- Escofier, B. & Pagès, J. (1990) *Analyses factorielles simples et multiples : objectifs, méthodes et interprétation*. Dunod, Paris. 267 p.
- Escofier, B. & Pagès, J. (1994) Multiple factor analysis (AFMULT package). *Computational Statistics and Data Analysis* : 18, 121-140.
- Escoufier, Y. (1973) Le traitement des variables vectorielles. *Biometrics* : 29, 750-760.

- Escoufier, Y. (1987) The duality diagram: a means of better practical applications. In : *Development in numerical ecology*. Legendre, P. & Legendre, L. (Eds.) NATO advanced Institute, Serie G .Springer Verlag, Berlin. 139-156.
- Falkenhaus, T., Tande, K. & Timonin, A. (1997) Spatio-temporal patterns in the copepod community in Malagen, Northern Norway. *Journal of plankton research* : 19, 449-468.
- Field, C.D., Clarke, K.R. & Warwick, R.M. (1982) A practical strategy for analysing multispecies distributions patterns. *Marine Ecology Progress Series* : 8, 37-52.
- Fisher, P. & Eckmann, R. (1997) Spatial distribution of littoral fishes in a large European lake, Lake Constance, Germany. *Archiv für Hydrobiologie* : 140, 91-116.
- Flores-Verdugo, F., Gonzàles-Farias, F., Ramires-Flores, O., Amezcua-Linares, F., Yanez-Arancibia, A., Alvarez-Rubio, M. & Day, Jr., J.W. (1990) Mangrove ecology, aquatic primary productivity, and fish community dynamics in the Teacapan-Agua brava lagoon-estuarine system (Mexican Pacific). *Estuaries* : 13, 219-230.
- Foucart, T. (1978) Sur les suites de tableaux de contingence indexés par le temps. *Statistique et Analyse des données* : 2, 67-84.
- Foucart, T. (1983) Une nouvelle approche de la méthode STATIS. *Revue de Statistique Appliquée* : 31, 61-75.
- Franquet, E. & Chessel, D. (1994) Approche statistique des composantes spatiales et temporelles de la relation faune-milieu. *Compte Rendu de l'Académie des Sciences. Paris, Sciences de la vie* : 317, 202-206.
- Franquet, E., Dolédec, S. & Chessel, D. (1995) Using multivariate analyses for separating spatial and temporal effects within species-environment relationships. *Hydrobiologia* : 300-301, 425-431.
- Freeman, M.C., Crawford, M.K., Barrett, J.C., Facey, D.E., Flood, M.G., Hill, J., Stouder, D.J. & Grossman, G.D. (1988) Fish assemblage stability in a Southern Appalachian stream. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* : 45, 1949-1958.
- Friday, L.E. (1987) The diversity of macroinvertebrate and macrophyte communities in ponds. *Freshwater Biology* : 18, 87-104.
- Frontier, S. (1983) *Stratégies d'échantillonnage en écologie*. Masson, Paris. 494 p.
- Frontier, S. & Pichod-Viale, D. (1998) *Ecosystèmes - structure, fonctionnement, évolution*. Masson, Paris. 447 p.
- Fujita, T., Inada, T. & Ishito, Y. (1995) Depth-gradient structure of the demersal fish community on the continental shelf and upper slope off Sendai bay, Japan. *Marine Ecology Progress Series* : 118, 13-23.

- Gabriel, W.L. (1992) Persistence of demersal fish assemblages between Cape Hatteras and Nova Scotia, Northwest Atlantic. *Journal of Northwest Atlantic Fisheries Science* : 14, 29-46.
- Gaertner, J.C. (1997) *Organisation des assemblages démersaux dans le golfe du Lion : structures spatiales et stabilité temporelle*. Thèse de doctorat, université de la méditerranée, centre d'océanologie de Marseille. 139 p. + annexes.
- Gaertner, C., Chessel, D. & Bertrand, J. (1998) Stability of spatial structures of demersal assemblages: a multitable approach. *Aquatic Living Resources* : 11, 75-85.
- Gaertner, J.C., Mazouni, N., Sabatier, R. & Millet, B. (1999) Spatial structure and habitat associations of demersal assemblages in the Gulf of Lions: a multicompartmental approach. *Marine Biology* : 135, 199-208.
- Garcia Charton, J.A. & Pérez Ruzafa, A. (1998) Correlation between habitat structure and a rocky reef fish assemblage in the southwest mediterranean. *Marine Biology* : 19, 111-128.
- Gelwick, F.P. (1990) Longitudinal and temporal comparisons of riffle and pool fish assemblages in a northeastern Oklahoma Ozark stream. *Copeia* : 4, 1072-1082.
- Gimaret-Carpentier, C. (1999) *Analyse de la biodiversité à partir d'une liste d'occurrences d'espèces : nouvelles méthodes d'ordination appliquées à l'étude de l'endémisme dans les Ghâts occidentaux*. Thèse de doctorat, Université Lyon I. 241 p. + annexes.
- Gimaret-Carpentier, C., Chessel, D. & Pascal, J.P. (1998) Non-symmetric correspondence analysis: an alternative for species occurrences data. *Plant Ecology* : 138, 97-112.
- Gittins, R. (1979) Ecological applications of canonical analysis. In : *Multivariate methods in ecological work*. Orloci, L., Rao, C.R. & Stiteler, W.M. (Eds.) Statistical Ecology Series. Vol. 7, International co-operative publishing house, Burtonsville. 309-335.
- Gittins, R. (1985) *Canonical analysis, a review with applications in ecology*. Springer-Verlag, Berlin. 351 p.
- Gorman, O.T. & Karr, J.R. (1978) Habitat structure and stream fish communities. *Ecology* : 59, 507-515.
- Grandmottet, J.P. (1983) *Principales exigences de 30 téléostéens dulcicoles vis-à-vis de l'habitat aquatique*. Annales Scientifiques de l'Université de Franche-Comté Besançon : 4° série, 3-32.
- Grandperrin, R. (1982) *Les pêcheries à Vanuatu : état actuel et perspectives de développement et de recherche*. Notes et documents Océanographiques. Mission ORSTOM, Port-Vila. n°1, 33 p.
- Grasmück, N., Haury, J., Léglize, L. & Muller, S. (1995) Assessment of the bio-indicator capacity of aquatic macrophytes using multivariate analysis. *Hydrobiologia* : 300/301, 115-122.

- Green, A.L. (1996) Spatial, temporal and ontogenic patterns of habitat use by coral reef fishes (family Labridae). *Marine Ecology Progress Series* : 133, 1-11.
- Grossi, C., Raymond, O., Sanlaville-Boisson, C. & Jay, M. (1999) Rosa taxonomy and hierarchy of markers defined by ACT STATIS. *Verlag der Zeitschrift für Naturforschung* : 54c, 25-34.
- Grossman, G.D., Dowd, J.F. & Crawford, M. (1990) Assemblage stability in stream fishes: a review. *Environmental Management* : 14, 661-671.
- Grossman, G.D., Freeman, M.C., Moyle, P.B. & Whitaker, J.O. (1985) Stochasticity and assemblage in an indiana stream fish assemblage. *The American Naturalist* : 126, 275-285.
- Grossman, G.D., Moyle, P.B. & Whitaker, J.O. (1982) Stochasticity in structural and functional characteristics of an indiana stream fish assemblage: a test of community theory. *The American Naturalist* : 120, 423-454.
- Guiral, D. (1992) L'instabilité physique, facteur d'organisation et de structuration d'un écosystème tropical saumâtre peu profond : la lagune Ebrié. *Vie Milieu* : 42, 73-92.
- Hanafi, M. (1997) *Structure de l'ensemble des analyses multivariées des tableaux de données à trois entrées : éléments théoriques et appliqués*. Thèse de doctorat, Université Lyon I. 175 p.
- Hanafi, M. & Chessel, D. (1997) ACOM et mesure de la valeur typologique. Documentation de la programmathèque ADE-4 "Analyses multivariées et expression graphique des données environnementales". Université Lyon I. <ftp://pbil.univ-lyon1.fr/pub/mac/ADE/ADE4/DocThemPDF/Thema5C.pdf>. 14 p.
- Hansen, M.J. & Ramm, C.W. (1994) Persistence and stability of fish community structure in a southwest New York stream. *American Midland Naturalist* : 132, 52-67.
- Haslam, S., Sinker, C. & Wolseley, P. (1986) British water plants. *Field studies* : 4, 243-351.
- Haury, J. (1996) Assessing fonctionnal typology involving water quality, physical features and macrophytes in a Normandy River. *Hydrobiologia* : 340, 43-49.
- Haury, J. & Baglinière, J.L. (1990) Relations entre le populations de truites communes (*Salmo Trutta*), les macrophytes et les paramètres du milieu sur un ruisseau. *Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture* : 318, 118-131.
- Haury, J., Baglinière, J.L., Cassou, A.I. & Maise, G. (1995) Analysis of spatial and temporal organization in a salmonid brook in relation to physical factors and macrophytic vegetation. *Hydrobiologia* : 300-301, 269-277.
- Henry, C. & Amoros, C. (1995) Restoration ecology of riverine wetlands: I. A scientific base. *Environmental Management* : 19, 891-902.

- Henry, C. & Amoros, C. (1996) Restoration ecology of riverine wetlands: III: Vegetation survey and monitoring optimization. *Ecological Engineering* : 7, 35-58.
- Herreira-Silveira, J.A. (1994) Spatial heterogeneity and seasonal patterns in a tropical coastal lagoon. *Journal of Coastal Research* : 10, 738-746.
- Hill, M.O. (1973) Reciprocal averaging: an eigenvector method of ordination. *Journal of Ecology* : 61, 237-249.
- Hill, M.O. (1974) Correspondence analysis: a neglected multivariate method. *Journal of the Royal Statistical Society, C* : 23, 340-354.
- Hill, M.O. & Gauch, H.G. (1980) Detrended correspondence analysis: an improved ordination technique. *Vegetatio* : 42, 47-58.
- Holbrook, S.J., Kingsford, M.J., Schmitt, R.J. & Stephens, Jr.J.S. (1994) Spatial and temporal patterns in assemblages of temperate reef fish. *American Zoologist* : 34, 463-475.
- Horwitz, R.J. (1978) Temporal variability patterns and the distributional patterns of stream fishes. *Ecological Monographs* : 48, 307-321.
- Hotelling, H. (1936) Relations between two sets of variates. *Biometrika* : 28, 321-377.
- Huet, M. (1954) Biologie, profil en long et en travers des eaux courantes. *Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture* : 175, 41-53.
- Hugueny, B. (1990) Richesse des peuplements de poissons dans le Niandan (Haut-Niger, Afrique) en fonction de la taille de la rivière et de la diversité du milieu. *Revue Hydrobiologique Tropicale* : 23, 351-364.
- Hutagalung, R.A., Lim, P., Belaud, A. & Lagarrigue, T. (1997) Effets globaux d'une agglomération sur la typologie ichtyenne d'un fleuve : cas de la Garonne à Toulouse (France). *Annales de Limnologie* : 33, 263-279.
- Illies, J. & Botosaneanu, M. (1963) Problèmes et méthodes de la classification et de la zonation écologique des eaux courantes, considérées surtout du point de vue faunistiques. *Verhandlungen der Internationalen Vereinigung für theoretische und angewandte Limnologie* : 12, 1-52.
- Jacobsen, D. & Encalada, A. (1998) The macroinvertebrate fauna of Ecuadorian highland streams in the wet and dry season. *Archiv für Hydrobiologie* : 142, 53-70.
- Jordan, F., Babbitt, K.J. & McIvor, C.C. (1998) Seasonal variation in habitat use by marsh fishes. *Ecology of Freshwater Fish* : 7, 159-166.
- Jordan, S.J., Vaas, P.A. & Uphoff, J. (1990) Fish assemblages as indicators of environmental quality in Chesapeake bay. *Biological criteria: Research and Regulation* : 1-8.

- Jouffre, D., Lam-Hoai, T., Millet, B. & Amanieu, M. (1991) Structuration spatiale des peuplements zooplanctoniques et fonctionnement hydrodynamique en milieu lagunaire. *Oceanologica acta* : 14, 489-504.
- Karjalainen, J., Holopainen, A.L. & Huttunen, P. (1996) Spatial patterns and relationships between phytoplankton, zooplankton and water quality in the Saimaa lake system, Finland. *Hydrobiologia* : 322, 267-276.
- Kettinger, R.J. (1971) Canonical analysis of several sets of variables. *Biometrika* : 58, 433-451.
- Kingsford, M.J. (1992) Spatial and temporal variation in predation on reef fishes by coral trout (*Plectropomus leopardus*, Serranidae). *Coral reefs* : 11, 193-198.
- Kohler, A. (1975) Submerse Makrophyten und ihre Gesellschaften als Indikatoren der Gewässerbelastung. *Beitr. Naturkd. Forsch. Südwestdschl* : 34, 149-159.
- Kohler, A., Brinkmeier, R. & Vollrath, H. (1974) Verbreitung und Indikatorwert der submersen Makrophyten in den Fließgewässern der Friedberger Au. *Ber. Bayer. Bot. Ges. Erforsch. Heim. Flora* : 45, 5-36.
- Krause, W. (1981) Characeen als Bioindikatoren für der Gewässerzustand. *Limnologica* : 13, 399-418.
- Krebs, C.J. (1972) *Ecology*. Harper & Row, New-York. Introduction.
- L'Hermier des Plantes, H. (1976) *Structuration des tableaux à trois indices de la statistique. Théorie et applications d'une méthode d'analyse conjointe*. Thèse de 3^o cycle, Université Montpellier II. 98 p.
- Lafosse, R. & Hanafi, M. (1997) Concordance d'un tableau avec K tableaux : définition de $K+1$ uples synthétiques. *Revue de Statistique Appliquée* : 45, 111-126.
- Lair, N. & Sargos, D. (1993) A 10 years study at four sites of the middle course of the River Loire. I - Patterns of change in hydrological, physical and chemical variables in relation to algal biomass. *Hydroécologie Appliquée* : 5, 1-27.
- Lamouroux, N., Pellegrin, F., Nandris, D. & Kohler, F. (1995) The *Coffea arabica* fungal pathosystem in New Caledonia: interactions at two different spatial scales. *Journal of Phytopathology* : 143, 403-413.
- Laroche, J., Baran, E. & Rasoanandrasana, N.B. (1997) Temporal patterns in a fish assemblage of a semiarid mangrove zone in Madagascar. *Journal of Fish Biology* : 51, 3-20.
- Lascaux, J.M. (1996) Analyse de la variabilité morphologique de la truite commune (*Salmo trutta* L.) dans les cours d'eau du bassin pyrénéen méditerranéen. Thèse de doctorat en sciences agronomiques, INP Toulouse. 160 p.

- Lavit, Ch. (1988) *Analyse conjointe de tableaux quantitatifs*. Masson, Paris. 240 p.
- Lavit, Ch., Escoufier, Y., Sabatier, R. & Traissac, P. (1994) The ACT (STATIS method). *Computational Statistics and Data Analysis* : 18, 97-119.
- Lebart, L., Morineau, A. & Piron, M. (1995) *Statistique exploratoire multidimensionnelle*. Dunod, Paris. 439 p.
- Lebreton, J.D. & Asselain, B. (1993) *Biométrie et environnement*. Masson. Paris. 332 p.
- Lebreton, J.D., Chessel, D., Prodon, R. & Yoccoz, N. (1988a) L'analyse des relations espèces-milieu par l'analyse canonique des correspondances. I. Variables de milieu quantitatives. *Acta Œcologica, Œcologia Generalis* : 9, 53-67.
- Lebreton, J.D., Richardot-Coulet, M., Chessel, D. & Yoccoz, N. (1988b) L'analyse des relations espèces-milieu par l'analyse canonique des correspondances . II Variables de milieu qualitatives. *Acta Œcologica, Œcologia Generalis* : 9, 137-151.
- Lebreton, J.D., Sabatier, R., Banco, G. & Bacou, A.M. (1991) Principal component and correspondence analyses with respect to instrumental variables : an overview of their role in studies of structure-activity and species- environment relationships. In : *Applied Multivariate Analysis in SAR and Environmental Studies*. Devillers, J. & Karcher, W. (Eds.) Kluwer Academic Publishers. 85-114.
- Legay, J.M. (1976) Un outil précieux dans un comité : le groupe méthodologie. *Le Progrès Scientifique* : 183, 34-58.
- Legay, J.M. (1980) Bio-informatique. In : *Encyclopaedia Universalis*, Suppl. 1980. Encyclopaedia Universalis Ed. 288-291.
- Legay, J.M. (1984) Sur les relations Biométrie-Ecologie. *Bulletin d'Ecologie* : 15, 117-119.
- Legay, J.M. (1993) Une expérience est-elle possible ? In : *Biométrie et Environnement*. Lebreton, J.D. & Asselain, B. (Eds.) Masson, Paris. 1-14.
- Leger, L. (1937) Economie biologique générale des cours d'eau alpins. *Bulletin français de pisciculture* : 109, 5-13.
- Letourneur, Y. & Chabanet, P. (1994) Variations spatio-temporelles de l'ichtyofaune de platiers récifaux à la Réunion. *Cybium* : 18, 25-38.
- Levin, S.A. (1992) The problem of pattern and scale in Ecology. *Ecology* : 73, 1943-1967.
- Livingston, R.J. (1982) Trophic organization of fishes in a coastal seagrass system. *Marine Ecology Progress Series* : 7, 1-12.
- Livingston, R.J. (1984) The relationships of physical factors and biological response in coastal seagrass meadows. In : *Faunal relationships in seagrass and marsh ecosystems*. Orth, Heck, & Weinstein. (Eds.) Estuaries. 7, 377-390.

- Loneragan, N.R., Potter, I.C. & Lenanton, R.C.J. (1989) Influence of site, season and year on contributions made by marine, estuarine, diadromous and freshwater species to the fish fauna of a temperate Australian estuary. *Marine Biology* : 103, 461-479.
- Louis, M., Bouchon, C. & Bouchon-Navaro, Y. (1995) Spatial and temporal variations of mangrove fish assemblages in Martinique (French West Indies). *Hydrobiologia* : 295, 275-284.
- Maes, J., Taillieu, A., Van Damme, A., Cottenie, K. & Ollevier, F. (1998a) Seasonal patterns in the fish and crustacean community of a turbid temperate estuary (Zeeschelde estuary, Belgium). *Estuarine, Coastal and Shelf Science* : 47, 143-151.
- Maes, J., Van Damme, A., Taillieu, A. & Ollevier, F. (1998b) Fish communities along an oxygen-poor salinity gradient (Zeeschelde estuary, Belgium). *Journal of Fish Biology* : 52, 534-546.
- Magnan, P., Rodriguez, M.A., Legendre, P. & Lacasse, S. (1994) Dietary variation in a freshwater fish species: relative contribution of biotic interactions, abiotic factors, and spatial structure. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* : 51, 2856-2865.
- Manly, B.F.J. (1991) *Randomization and Monte Carlo methods in biology*. Chapman and Hall, London. 281 p.
- Masundire, H.M. (1994) Seasonal trends in zooplankton densities in Sanyati basin, lake Kariba : multivariate analysis. *Hydrobiologia* : 272, 211-230.
- Masundire, H.M. (1997) Spatial and temporal variations in the composition and density of crustacean plankton in the five basins of lake Kariba, Zambia-Zimbabwe. *Journal of Plankton Research* : 19, 43-62.
- Matthews, G.B., Matthews, R.A. & Hachmöller, B. (1991) Mathematical analysis of temporal and spatial trends in the benthic macroinvertebrate communities of a small stream. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* : 48, 2184-2190.
- McCreadie, J.W. & Adler, P.H. (1998) Scale, space, and predictability: species distributions of preimaginal black flies (Diptera: Simuliidae). *Oecologia* : 114, 79-92.
- McLusky, D.S. (1993) Marine and estuarine gradients - An overview. *Netherlands Journal of Aquatic Ecology* : 27, 489-493.
- Mercier, P. (1991) *Analyses des relations espèces-environnement et étude de la co-structure d'un couple de tableaux*. Thèse de doctorat, Université Lyon I. 168 p.
- Mercier, P., Chessel, D. & Dolédec, S. (1992) Complete correspondence analysis of an ecological profile data table: a central ordination method. *Acta Oecologica, Oecologia Generalis*: 13, 25-44.
- Mérigoux, S. (1998) *Variabilité spatio-temporelle de l'environnement et structure des peuplements de juvéniles de poissons : cas d'un fleuve intertropical soumis à un aménagement hydroélectrique*. Thèse de doctorat, Université Lyon I. 42 p. + Articles.

- Mérigoux, S., Ponton, D. & de Mérona, B. (1998) Fish richness and species-habitat relationships in two coastal streams of French Guiana, South America. *Environmental Biology of Fishes* : 51, 25-39.
- Mérigoux, S. & Ponton, D. (1999) Spatio-temporal distribution of young fish in tributaries of natural and flow regulated sections of a neotropical river in French Guiana, South America. *Freshwater Biology* : 41, 1-22.
- Moyle, P.B. & Vondracek, B. (1985) Persistence and structure of the fish assemblage in a small California stream. *Ecology* : 66, 1-13.
- Müller, R. & Meng, H.J. (1990) The fate of the fish population in the Rhine after Schweitzerhalle accident. In : *Biologie des Rheins. Limnologie aktuell*. Kinzelbach, R. & Friedich, G. (Eds.) 1, Gustav Fischer Verlag, Stuttgart. 405-421.
- Muylaert, K., Van Kerckvoorde, A., Vyverman, W. & Sabbe, K. (1997) Structural characteristics of phytoplankton assemblages in tidal and non-tidal freshwater systems: a case study from the Schelde basin, Belgium. *Freshwater Biology* : 38, 263-276.
- Nacorda, H.M.E. & Yap, H.T. (1997) Structure and temporal dynamics of macroinfaunal communities of a sandy reef flat in the northwestern Philippines. *Hydrobiologia* : 353, 91-106.
- Noy-Meir, I. (1973) Data transformations in ecological ordination. I. Some advantages of non-centering. *Journal of Ecology* : 61, 329-341.
- O'Neill, R.V. (1988) Hierarchy theory and global change. In : *Scales and global change*. Roqqwall, T., Woodmansee, R.G. & Risser, P.G. (Eds.) SCOPE, John Wiley & Sons Ltd. 29-45.
- Obadia, J. (1978) L'analyse en composantes explicatives. *Revue de Statistique Appliquée* : 24, 5-28.
- Oberdoff, T., Guilbert, E. & Lucchetta, J.C. (1993) Patterns of fish species richness in the Seine River basin, France. *Hydrobiologia* : 259, 157-167.
- Ortscheit, A. (1985) Evolution de la végétation aquatique du Waldrhein près de Strasbourg, un ancien bras du Rhin à statut hydrologique original. *Bull Ass. Phil. Alsace-Lorraine* : 21, 195-237.
- Pages, J. & Citeau, J. (1990) Rainfall and salinity of a Sahelian estuary between 1927 and 1987. *Journal of Hydrology* : 113, 325-341.
- Palmer, M.A. & Poff, N.L. (1997) Heterogeneity in streams. The influence of environmental heterogeneity on patterns and processes in streams. *Journal of the North American Benthological Society* : 16, 169-173.
- Pearson, R.G. (1984) Temporal changes in the composition and abundance of the macro-invertebrate communities of the River Hull. *Archiv für Hydrobiologie* : 100, 273-298.

- Pearsons, T.N., Li, H.W. & Lamberti, G.A. (1992) Influence of habitat complexity on resistance to flooding and resilience of stream fish assemblages. *Transactions of the American Fisheries Society* : 121, 427-436.
- Persat, H. & Berrebi, P. (1990) Relative ages of present population of *Barbus barbus* and *Barbus meridionalis* (Cyprinidae) in southern France : preliminary considerations. *Aquatic Living Resources* : 3, 253-263.
- Peterson, M.S. & Ross, S.T. (1991) Dynamics of littoral fishes and decapods along a coastal river-estuarine gradient. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* : 33, 467-483.
- Pialot, D. (1985) *Analyse des données de milieu en hydrobiologie. Apport des techniques d'analyses multivariées*. Thèse de 3^o cycle, Université Lyon I. 233 p.
- Pickett, S.T.A., Kolasa, J., Armesto, J.J. & Collins, S.L. (1989) The ecological concept of disturbance and its expression at various hierarchical levels. *Oikos* : 54, 129-136.
- Pimm, S.L. (1984) The complexity and stability of ecosystems. *Nature* : 307, 321-326.
- Pimm, S.L. & Hyman, J.B. (1987) Ecological stability in the context of multispecies fisheries. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* : 44, 84-94.
- Pinder, L.C.V. & Farr, I.S. (1987) Biological surveillance of water quality - 2. Temporal and spatial variation in the macroinvertebrate fauna of the river Frome, a dorset chalk stream. *Archiv für Hydrobiologie* : 109, 321-331.
- Pinto, L. (1987) Environmental factors influencing the occurrence of juvenile fish in the mangroves of Pagbilao, Philippines. *Hydrobiologia* : 150, 283-301.
- Pritchard, D. (1967) What is an estuary: physical viewpoint. In : *Estuaries*. Lauff, G.H. (Ed.) American Association for the advancement of Science, Publication 83, Washington, DC. 3-5.
- Prochazka, K. (1998) Spatial and trophic partitioning in cryptic fish communities of shallow subtidal reefs in False bay, South Africa. *Environmental Biology of Fishes* : 51, 201-220.
- Prodon, R. & Lebreton, J.D. (1994) Analyses multivariées des relations espèces-milieu : structure et interprétation écologique. *Vie Milieu* : 44, 69-91.
- Pusey, B.J. (1993) Spatial and temporal variation in fish assemblage structure in the Mary River, South-eastern Queensland: the influence of habitat structure. *Environmental Biology of Fishes* : 37, 355-380.
- Rahel, F.J. (1990) The hierarchical nature of community persistence: a problem of scale. *The American Naturalist* : 136, 328-344.
- Ramade, F. (1993) *Dictionnaire encyclopédique de l'écologie*. Ediscience International, Paris.

- Rao, C.R. (1964) The use and interpretation of principal component analysis in applied research. *Sankhya, A* : 26, 329-359.
- Rencher, A.C. (1988) On the use of correlations to interpret canonical functions. *Biometrika* : 75, 363-365.
- Resh, V.H., Brown, A.V., Covitch, A.P., Gurtz, M.E., Li, H.L., Minshall, G.W., Reice, S.R., Shelton, A.L., Wallace, J.B. & Wissmar, R.C. (1988) The role of disturbance in stream ecology. *Journal of the North American Benthological Society* : 7, 433-455.
- Richards, C. & Host, G.E. (1993) Identification of predominant environmental factors structuring stream macroinvertebrate communities within a large agricultural catchment. *Freshwater Biology* : 29, 285-294.
- Rizzi, A. & Vichi, M. (1995) Representation, synthesis, variability and data preprocessing of a three-way data set. *Computational Statistics and Data Analysis* : 19, 203-222.
- Robinson, C.L.K. & Tonn, W.M. (1989) Influence of environmental factors and piscivory in structuring fish assemblages of small Alberta lakes. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* : 46, 81-89.
- Rodriguez, M.A. & Lewis, Jr. W.M. (1994) Regulation and stability in fish assemblages of neotropical floodplain lakes. *Oecologia* : 99, 166-180.
- Rodriguez, M.A. & Lewis, W.M.Jr. (1997) Structure of fish assemblages along environmental gradients in floodplain lakes of the Orinoco river. *Ecological Monographs* : 67, 109-128.
- Rodriguez-Romero, J., Abitia-Cardenas, L.A., Galvan-Magana, F., Gutierrez-Sanchez, F.J., Aguilar-Palomino, B. & Arvizu-Martinez, J. (1998) Ecology of fish communities from the soft bottoms of Bahia Concepcion, Mexico. *Archives of Fisheries Marine Research* : 46, 61-73.
- Romo, S. & Van Tongeren, O. (1995) Multivariate analysis of phytoplankton and related environmental factors, in a shallow hypertrophic lake. *Hydrobiologia* : 299, 93-101.
- Sabatier, R., Lebreton, J.D. & Chessel, J.D. (1989) Principal component analysis with instrumental variables as a tool for modelling composition data. In : *Multiway data analysis*. Coppi, R. & Bolasco, S. (Eds.) Elsevier Science Publishers B.V., North-Holland. 341-352.
- Sale, P.F. (1998) Appropriate spatial scales for studies of reef-fish ecology. *Australian Journal of Ecology* : 23, 202-208.
- Sale, P.F., Guy, J.A. & Steel, W. J. (1994) Ecological structure of assemblages of coral reef fishes on isolated patch reefs. *Oecologia* : 98, 83-99.
- Schmider, F. & Ottow, J.C.G. (1985) Characterization of differently polluted ponds by submerged macrophytes and various denitrifying bacteria. *Verhandlungen der*

- Internationalen Vereinigung für theoretische und angewandte Limnologie* : 22, 2303-2308.
- Schoener, T.W. (1968) The Anolis lizards of Bimini: resource partitioning in a complex fauna. *Ecology* : 49, 704-726.
- Schoener, T.W. (1974) Ressource partitioning in ecological communities. *Science* : 185, 27-39.
- Shannon, E.C. & Weaver, W. (1963) *The mathematical theory of communication*. University of Illinois Press, Urbana. 117 p.
- Short, T.M., Black, J.A. & Birge, W.J. (1991) Ecology of a saline stream : community responses to spatial gradients of environmental conditions. *Hydrobiologia* : 226, 167-178.
- Simier, M., Blanc, L., Pellegrin, F. & Nandris, D. (1999) Approche simultanée de K couples de tableaux : Application à l'étude des relations pathologie végétale-environnement. *Revue de Statistique Appliquée* : 47, 31-46.
- Simier, M., Hanafi, M. & Chessel, D. (1996) Analyse simultanée de K couples de tableaux. In : *Recueil des résumés des communications des XVIIIème Journées de statistique*, 27 au 30 mai 1996. Université Laval, Québec, Canada.
- Simpson, E.H. (1949) Measurement of diversity. *Nature* : 163, 688.
- Southwood, T.R.E. (1988) Tactics, strategies and templets. *Oikos* : 52, 3-18.
- Statzner, B., Resh, V. & Dolédec, S. (Eds.) (1994) Ecology of the upper Rhône river: a test of habitat templet theories. *Special issue of Freshwater Biology*. 31, 253-554.
- Ter Braak, C.J.F. (1986) Canonical correspondence analysis: a new eigenvector technique for multivariate direct gradient analysis. *Ecology* : 69, 69-77.
- Ter Braak, C.J.F. (1987) *Unimodal models to relate species to environment*. Agricultural Mathematics Group, Box 100, NL-6700, AC Wageningen, The Netherlands. 152 p.
- Ter Braak, C.J.F. (1989) CANOCO-an extension of DECORANA to analyse species-environment relationships. *Hydrobiologia* : 184, 169-170.
- Ter Braak, C.J.F. (1990) Interpreting canonical correlation analysis through biplots of structure correlations and weights. *Psychometrika* : 55, 519-531.
- Ter Braak, C.J.F. & Prentice, I. C. (1988) A theory of gradient analysis. In : *Advances in ecological research*, vol. 18. Academic Press Inc. London.
- Thioulouse, J. (1985) *Structures spatio-temporelles en biologie des populations d'insectes. Application à l'étude de l'Altise du Colza (Psylliodes chrysocephalla L.) : Résultats méthodologiques et biologiques*. Thèse de 3^o cycle, Université Lyon I. 213 p.

- Thioulouse, J. (1996) *Outils logiciels, méthodes statistiques et implications biologiques : une approche de la biométrie*. Mémoire d'habilitation à diriger des recherches. Université Lyon I. 81 p.
- Thioulouse, J. & Chessel, D. (1987) Les analyses multi-tableaux en écologie factorielle. I - De la typologie d'état à la typologie de fonctionnement par l'analyse triadique. *Acta Œcologica, Œcologia Generalis* : 8, 463-480.
- Thioulouse, J., Chessel, D., Doledec, S. & Olivier, J.M. (1997) ADE-4 : a multivariate analysis and graphical display software. *Statistics and Computing* : 7, 75-83.
- Thioulouse, J. & Lobry, J.R. (1995) Co-inertia analysis of amino-acid physico-chemical properties and protein composition with the ADE package. *Computer Applications in the Biosciences* : 11, 321-329.
- Tillard, E. & Faye, B. (1997) *Analyse d'un tableau de taux*. Documentation de la programmathèque ADE-4 "Analyses multivariées et expression graphique des données environnementales". Université Lyon I. <ftp://pbil.univ-lyon1.fr/pub/mac/ADE/ADE4/DocThemPDF/Thema5B.pdf>. 50 p.
- Torre, F. (1996) *Analyse de co-structure de deux tableaux totalement appariés : application à la comparaison de deux méthodes d'échantillonnage en écologie*. Thèse de doctorat, Université Lyon I. 175 p.
- Townsend, C.R. (1989) The patch dynamics concept of stream community ecology. *Journal of the North American Benthological Society* : 8, 36-50.
- Townsend, C.R., Dolédec, S. & Scarsbrook, M.R. (1997) Species traits in relation to temporal and spatial heterogeneity in streams: a test of habitat templet theory. *Freshwater Biology* : 37, 367-387.
- Townsend, C.R. & Hildrew, A.G. (1994) Species traits in relation to a habitat templet for river systems. *Freshwater Biology* : 31, 265-275.
- Tucker, L.R. (1958) An inter-battery method of factor analysis. *Psychometrika* : 23, 111-136.
- Tzeng, W.N. & Wang, Y.T. (1992) Structure, composition and seasonal dynamics of the larval and juvenile fish community in the mangrove estuary of Tanshui river, Taiwan. *Marine Biology* : 113, 481-490.
- Usseglio-Polatera, P. (1994) Theoretical habitat templets, species traits, and species richness: aquatic insects in the Upper Rhône River and its floodplain. *Freshwater Biology* : 31, 417-437.
- Vannote, R.L., Minshall, G.W., Cummins, K.W., Sedell, J.R. & Cushing, C.E. (1980) The river continuum concept. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* : 37, 130-137.

- Verneaux, J. (1973) *Cours d'eau de Franche-Comté (Massif du Jura). Recherches écologiques sur le réseau hydrographique du Doubs. Essai de biotypologie.* Thèse d'état, Besançon. 257 p.
- Verneaux, J. (1981) Les poissons et la qualité des cours d'eau. *Annales Scientifiques de l'Université de Franche-Comté Besançon* : 4^o série, 33-41.
- Verneaux, J., Schmitt, A. & Verneaux, V. (1995) Classification biologique des lacs jurassiens à l'aide d'une nouvelle méthode d'analyse des peuplements benthiques III Relations entre données biologiques et variables du milieu. *Annales de Limnologie* : 31, 277-286.
- Weinstein, M.P. (1979) Shallow marsh habitats as primary nurseries for fishes and shellfish, Cape Fear River, North Carolina. *Fishery Bulletin* : 77, 339-357.
- Weinstein, M.P., Weiss, S.L. & Walters, M.F. (1980) Multiple determinants of community structure in shallow marsh habitats Cape Fear River estuary, North Carolina, U.S.A. *Marine Biology* : 58, 227-243.
- Whittaker, R.H., Levin, S.A. & Root, R.B. (1973) Niche, habitat and ecotope. *American Naturalist* : 107, 321-338.
- Whittaker, R.H. (1967) Gradient analysis of vegetation. *Biological Reviews* : 42, 207-264.
- Whittaker, R.H. (1970) The population structure of vegetation. In : *Phytosociology*. McIntosh, R.P. (Ed.) Dowden Hutchinson and Ross inc. p360-361.
- Whittaker, R.H. (1973) *Ordination and classification of communities. Handbook of vegetation science. Part V.* Dr. W. Junk b.v., The Hague. 737 p.
- Wiegand, G. (1978) Untersuchungen über den Zusammenhang zwischen hydrochemischen Umweltfaktoren und Makrophytenvegetation in stehenden Gewässern. *Archiv für Hydrobiologie* : 83, 443-484.
- Wiens, J.A. (1986) Spatial scale and temporal variation in studies of Shrubsteppe birds. In : *Community ecology*. Diamond, J. & Case, T.J. (Eds.) New-York. 154-172.
- Wiens, J.A. (1989) Spatial scaling in ecology. *Functional Ecology* : 3, 385-397.
- Wiens, J.A., Addicott, J.F., Case, T.J. & Diamond, J. (1986) Overview : the importance of spatial and temporal scale in ecological investigations. In : *Community Ecology*. Diamond, J. & Case, T.J. (Eds.) Harper & Row, New York. 145-153.
- Williams, W.T. & Stephenson, W. (1973) The analysis of three-dimensional data in marine ecology. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* : 11, 207-227.
- Winemiller, K.O. & Leslie, M.A. (1992) Fish assemblages across a complex, tropical freshwater/marine ecotone. *Environmental Biology of Fishes* : 34, 29-50.

- Wollenberg, A.L. (1977) Redundancy analysis, an alternative for canonical analysis. *Psychometrika* : 42, 207-219.
- Wootton, R.J. (1992) *Fish ecology*. Glasgow, London, New-York. Blackie and Son Limited. 212 p.
- Yanez-Arancibia, A., Lara-Dominguez, A.L., Sanchez-Gill, P., Vargas Maldonado, I., Chavance, P., Amezcua Linares, F., Aguirre Leon, A. & Diaz Ruiz, S. (1982) Ecosystem dynamics and nichthemeral and seasonal programming of fish community structure in a tropical estuarine inlet, Mexico. In : *Actes Symposium International sur les lagunes côtières, SCOR, IABO, UNESCO, Bordeaux, 8-14 septembre 1981*. Oceanologica acta. 417-429.
- Yant, P.R., Karr, J.R. & Angermeier, P.L. (1984) Stochasticity in stream fish communities : an alternative interpretation. *The American Naturalist* : 124, 573-582.