

LES PEUPLEMENTS DE POISSONS DE LA CAMARGUE

Alain J. CRIVELLI

*Station biologique de la Tour du Valat, Le Sambuc,
F 13200 Arles **

Depuis la fin de la Seconde Guerre mondiale, la recherche scientifique en Camargue n'a cessé de se développer, particulièrement dans les domaines de l'écologie des oiseaux et des invertébrés, ainsi que de l'hydrologie et de la botanique. Curieusement, cependant, rien ou presque n'a été fait sur les poissons, bien que ceux-ci jouent un rôle très important dans l'écosystème camarguais, tant par leur biomasse que par leur diversité. Quelques travaux en traitent brièvement (Schachter, 1950 ; Petit & Schachter, 1954 ; Aguesse & Marazanof, 1965) ; et il existe aussi quelques publications ichtyologiques, mais celles-ci concernent plus la biométrie et la systématique (Gourret, 1897 ; Gandolfi-Hornyold, 1931, 1935 ; Lévêque, 1957, 1963 ; Kiener, 1968 a, 1968 b ; Goubier, 1975) que l'écologie (Skubich, 1978 ; Crivelli, 1979, 1981).

Dans le cadre d'une étude approfondie sur la Carpe, *Cyprinus carpio* L. (Crivelli, 1979, 1981), nous avons eu l'occasion d'échantillonner plusieurs étangs, canaux et autres baisses de la Camargue, et d'effectuer quantités d'observations sur les diverses espèces de poissons présentes dans cette région. Très vite notre intérêt pour une meilleure connaissance et compréhension des peuplements ichtyologiques en Camargue s'accrût. Dans la mesure de nos moyens, nous avons essayé de collecter le maximum de données sur la biologie et le cycle annuel des espèces présentes, leurs interactions avec le milieu et entre elles — ainsi que sur le fonctionnement de ces peuplements. L'originalité de ces derniers réside principalement sur le fait qu'il y a en Camargue un « affrontement » permanent entre l'eau douce et l'eau salée, avec un gradient positif de salinité allant du nord au sud. Toutes les espèces réagissent à ce facteur selon leurs possibilités héréditaires et s'adaptent plus ou moins bien. Le succès de cette adaptation

* Adresse actuelle : PO Box 6015, Reynolda Station, Winston Salem, NC 27109 U.S.A.

se reflète souvent dans les abondances respectives des diverses espèces. Nos données, collectées au cours des années 1977-1980 ne nous permettront que d'effleurer les problèmes posés par les peuplements de poissons en Camargue et d'en dégager les grandes orientations.

Nous aborderons successivement les domaines suivants : la richesse spécifique des étangs camarguais, la relation entre la surface de ces étangs et leur richesse spécifique, enfin les différentes associations entre espèces. Nous traiterons également des estimations de biomasses de poissons dans deux étangs temporaires et quelques canaux situés sur la Réserve de la Tour du Valat, soit au nord de la Digue à la mer. Nous suivrons l'évolution d'un étang à caractère lagunaire relié aux étangs inférieurs et à la mer d'une façon intermittente. Enfin nous apporterons quelques précisions sur la biologie des principales espèces en Camargue. Nous terminerons par une brève analyse du fonction-

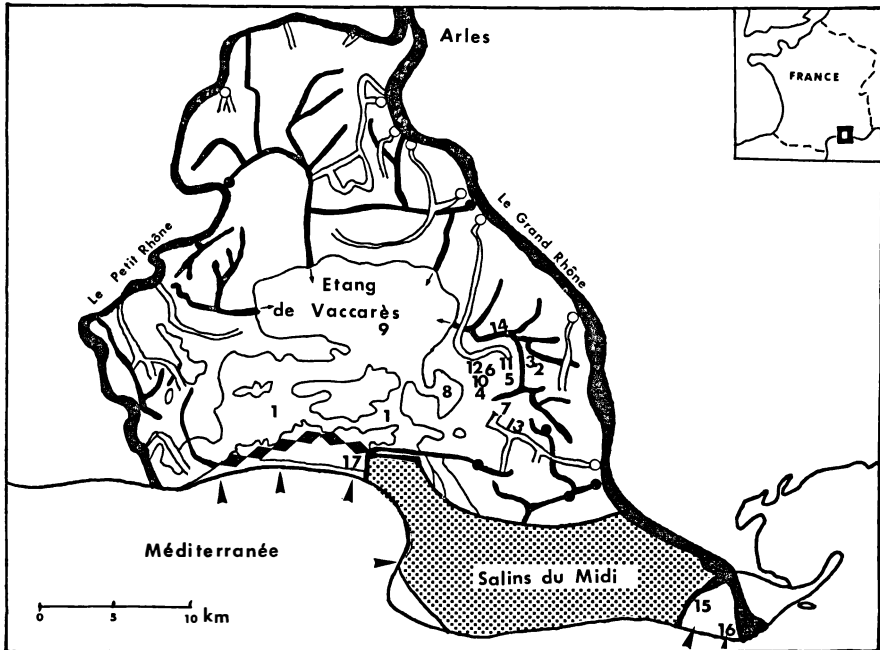


Figure 1 — Situation géographique de la Camargue et des étangs inventoriés : 1. Etangs inférieurs, 2. Petites Garcines, 3. Grandes Garcines, 4. Baisse salée, 5. Relongues, 6. Saint-Seren, 7. Redon, 8. Fournelet, 9. Vaccarès, 10 à 13. Petits canaux sur la Tour du Valat, 14. Canal du Fumemorte, 15. Piémanson, 16. Trou du Gabian et 17. Tampan.

◆◆◆◆ : Digue à la mer ; ▲ : Entrées d'eau de mer ;
 —●— : Canaux d'assainissement ; ○ : Canaux d'irrigation.

nement du « compartiment poissons » dans l'ensemble de la Camargue, et essayerons d'en dégager les caractéristiques principales. Tous ces résultats constitueront, nous l'espérons, une base utile pour des études futures.

DESCRIPTION DU MILIEU

1) LES GRANDES CARACTÉRISTIQUES ACTUELLES DU RÉSEAU HYDRAULIQUE EN CAMARGUE

Il existe en Camargue un véritable labyrinthe de canaux d'irrigation et d'assainissement (fig. 1). Il faut ajouter à ceux-ci tout un réseau de roubines (petits canaux, souvent envahis de végétation émergente) en plus ou moins bon état de fonctionnement. Au sud, une digue, munie de vannes, isole le système hydrologique camarguais de la mer Méditerranée. Sur les deux bras du Rhône se trouvent plusieurs stations de pompage ayant des vocations différentes : introduire l'eau du fleuve pour irriguer les cultures du delta, et repomper les eaux usées dans le Rhône afin d'assécher ou d'abaisser les niveaux d'eau dans les zones irriguées. Certaines de ces pompes sont privées et agissent localement (système des polders).

Comment fonctionne un tel système ? D'abord, il faut mentionner que l'individualisme camarguais s'accommode mal du plan général de gestion des ressources en eau que les pouvoirs publics tentent de mettre en place ; les opérations de pompage se font donc au coup par coup, à la suite de demandes individuelles. D'une façon schématique, la circulation de l'eau en Camargue s'effectue de la manière suivante :

a) les apports d'eau se font de deux façons :

— les pluies : 600 mm de pluie par an en moyenne, ce qui donne environ 400 millions de m³ d'eau par an sur la Grande Camargue endiguée (650 km²) ;

— le pompage de l'eau du Rhône pour usage agricole et domestique ; ce pompage a beaucoup augmenté depuis la dernière guerre à la suite de l'essor rizicole (volume total estimé, 400 millions de m³ par an, Heurteaux, comm. pers.).

b) les sorties d'eau sont de trois types :

— évaporation et évapotranspiration : très intenses à cause des vents fréquents (mistral) et des températures estivales élevées. La quantité d'eau disparue par évaporation est estimée en moyenne à 700 millions de m³ par an pour la Grande Camargue au nord de la Digue à la mer (Heurteaux, comm. pers.) ;

— les ouvertures à la mer : il s'agit de l'écoulement des eaux des étangs inférieurs, et indirectement de celles du Vaccarès,

par les vannes de la Digue à la mer. On ouvre le plus souvent par vent du nord. Il est extrêmement rare qu'on laisse pénétrer de l'eau de mer dans le système camarguais, étant donné l'opposition des agriculteurs (sortie estimée à 10 millions de m³ par an, Heurteaux, comm. pers.) ;

— le repompage : il a lieu de temps en temps afin d'assécher les terres agricoles inondées. Il a été utilisé exceptionnellement pour abaisser le niveau du Vaccarès au printemps 1978. Capacité de repompage : près de 200 millions de m³ par an. En fait, le volume rejeté au Rhône dépasse rarement 150 millions de m³ (Heurteaux, comm. pers.).

Il faut également noter la présence d'une nappe phréatique qui joue un rôle certain dans le système, notamment au moment de l'assèchement des étangs temporaires (Heurteaux, 1962). Une caractéristique intéressante de cette nappe est qu'elle est nettement plus salée que les eaux libres des étangs temporaires.

Enfin, la qualité de l'eau varie beaucoup d'un étang à un autre, et selon les saisons. D'une manière générale, elle est la suivante : un pH de 7,5 à 9,0, une alcalinité de 120-300 mg/l de CaCO₃, 60-170 mg/l de Ca, 46-950 mg/l de SO₄ et une saturation en O₂ pratiquement constante (Marazanof, 1969 ; Tourenq, 1975). La turbidité peut être très élevée (> 195 unité FTU) ; elle dépend avant tout du type de fond, et secondairement des conditions météorologiques (spécialement des vents). La température de l'eau en 1979 fut minimale en janvier (2,1° C) et maximale en juillet (22,9° C).

En conséquence, tous les étangs et marais de Camargue dépendent de la dynamique de ce système hydrologique, de la saison, de leur situation géographique et de la nature des eaux qui les alimentent.

2) LES ÉTANGS TEMPORAIRES (1)

Ce sont des étangs peu profonds (< 1 mètre), riches en végétation submergée ; leur régime dépend uniquement des pluies et de l'évaporation. Leur surface varie de 70 ha à moins de 1 ha.

Au cours de l'année, la vie d'un étang temporaire est la suivante : en général, entre la mi-octobre et le début novembre il y a une très forte pluviosité qui provoque une remise en eau rapide des étangs qui atteignent un niveau relativement élevé. Le même phénomène est observé dans toutes les roubines et canaux de la région. Souvent ces derniers débordent et presque toutes les terres sont submergées. Dès que le niveau est assez haut, le repeuplement des étangs en poissons s'effectue par ces canaux et roubines. Au cours de l'hiver et au début du printemps,

(1) Certains préfèrent les appeler « marais temporaires ».

les mouvements de poissons continuent dans les deux sens. A cette époque, le niveau d'eau varie en fonction des pluies et de l'évaporation due aux vents (mistral). Généralement, dès la fin mars, le niveau d'eau décroît progressivement. En avril-mai, avec le réchauffement de l'eau, la plupart des espèces de poissons frayent ou se préparent au frai sur les parties peu profondes et riches en végétation des étangs. Finalement, l'assèchement se produit en été et, selon les années, peut avoir lieu entre le début juillet et la fin septembre. A ce moment-là, tous les poissons qui n'ont pas retrouvé les canaux meurent et servent de nourriture aux oiseaux, à divers insectes et même aux sangliers. L'assèchement, favorable à la reminéralisation des sols durs, selon les années et les plans d'aménagement, de un à trois mois et demi.

3) LES ÉTANGS PERMANENTS

Le principal étang permanent de la Camargue est le Vaccarès (salinité : 4,2-10,8 g/l Cl⁻), peu profond (\bar{x} = 1,5 m), en communication indirecte avec la mer. Au sud de celui-ci, les étangs inférieurs (16-32 g/l Cl⁻), et à l'est l'étang du Fournelet (8-16 g/l Cl⁻), sont également, selon les années, des étangs permanents ou partiellement temporaires. Les étangs permanents de l'ouest de la Camargue (Consécanière, Ginès, Laures) n'ont pas pu être étudiés faute de temps. Il convient également de citer dans cette catégorie d'étangs, les marais de chasse qui sont la plupart du temps d'anciens étangs temporaires.

L'étang du Vaccarès (6 460 ha) joue un rôle très important pour tous les étangs temporaires de Camargue : celui de « réservoir à poissons ». En effet, après les pluies d'automne, lorsque tous les canaux et roubines sont en eau, un grand nombre de poissons remontent, depuis le Vaccarès, les canaux permanents comme le Fumemorte, puis les roubines jusqu'aux étangs temporaires. En dehors du Vaccarès et de ses satellites, la seule source secondaire de poissons est le pompage des eaux du Rhône (Aube de Bouic et Canal du Japon par exemple). Ce sont tous ces immigrants qui constitueront les communautés de poissons des étangs temporaires ; sans cet apport permanent, les étangs temporaires camarguais resteraient vides de poissons.

Le Vaccarès a beaucoup évolué depuis le début du siècle, parallèlement au développement de l'agriculture en Camargue. Les données antérieures étant très fragmentaires, nous ne décrivons la situation passée de cet étang que d'une façon schématique. Jusqu'au milieu des années trente, le régime hydraulique était lié aux influences climatiques et l'on observait de grandes fluctuations de salinité. Petit et Schachter (1954) décrivent ainsi la situation zoologique du Vaccarès à cette époque : « La faune ichtyologique rappelait celle de tous les étangs littoraux méditerranéens (dorades, turbots ?, soles, lousps, muges et athérines)... »

Ensuite, nous avons une période intermédiaire : les années quarante. Durant la guerre 1939-1945, les rizières se développent, de l'eau douce est introduite et les ouvertures à la mer sont moins fréquentes. Le niveau d'eau devient moins fluctuant, la salinité reste encore très instable (16 g/l Cl⁻ en avril 1941 et 35 g/l Cl⁻ en juin 1947 à Mornès, Schachter, 1950). La faune ichtyologique est réduite aux anguilles, athérines, quelques muges et aux crevettes grises. Les années cinquante marquent le début de la situation actuelle. Dès 1951, le Vaccarès reçoit 200 millions de m³ d'eau douce supplémentaire par an (Tallon, 1954) en provenance des rizières (18 000 ha en 1951, Petit & Schachter, 1954). La végétation submergée composée essentiellement de *Ruppia* sp. est progressivement remplacée, du nord vers le sud, par des herbiers de *Potamogeton pectinatus* ; cette situation semble s'être encore accentuée ces dernières années qui furent très humides. Le niveau d'eau fluctue très peu et les plages se font de plus en plus rares en été. La salinité se stabilise dès 1954 (9 g/l Cl⁻ en juin à Mornès, Aguesse & Marazanof, 1965) : elle dépasse rarement 10 g/l Cl⁻ (moyenne inférieure à 8 g/l Cl⁻). La principale conséquence de tous ces changements est une modification radicale de la faune ichtyologique de l'étang du Vaccarès. Cette dernière comprend à cette époque (début 1950), selon Petit & Schachter (1954), de grandes quantités de muges et de plies (il doit s'agir du flet !), des tanches, des brèmes, des carpes, des carassins (?), des brochets, des perche-soleil, des anguilles et des blageons. C'est alors aussi qu'apparaît le Sandre. Depuis cette date, la situation physico-chimique et faunistique du Vaccarès s'est légèrement modifiée, notamment du fait de la pollution par les produits phyto-sanitaires (Heurteaux et al., 1973) et d'un adoucissement encore plus prononcé de l'eau (salinité totale en 1977 : 4,2 g/l ; idem. en 1978, A. Vaquer *comm. or.*). En 1977 et 1978, les niveaux d'eau furent particulièrement élevés tout au long de l'année à cause des nombreuses précipitations. Le Fournelet et les étangs inférieurs ont suivi plus ou moins la même évolution que le Vaccarès ; du fait de leur position géographique, cependant, ils sont restés plus salés que ce dernier.

Nous avons étudié plus particulièrement deux étangs temporaires et des petits canaux sur la Réserve de la Tour du Valat et un étang à caractère lagunaire, le Tampan (N° 17, fig. 3) au sud de la Digue à la mer. Les deux premiers étangs, le Redon (N° 7) et les Grandes Garcines (N° 3) sont des étangs d'eau douce ne dépassant pas 2 g/l Cl⁻, sauf pendant l'assèchement. Les petits canaux sont du même type. Le Tampan a une salinité variant de 0,5 à 40 ‰ et une forte turbidité. Pendant l'été sa partie ouest s'assèche, alors que sa partie est reste faiblement en eau. Cet étang est naturellement et artificiellement relié avec la mer de façon intermittente ; de plus, dans sa partie nord il reçoit les eaux des étangs inférieurs (N° 1) lorsque les vannes de la Digue

à la mer sont ouvertes. D'une certaine manière cet étang a conservé l'ancienne physionomie à caractère lagunaire des étangs camarguais avant la construction de la Digue à la mer.

LES METHODES

LA RICHESSE SPÉCIFIQUE

A cause du cycle saisonnier de nombreuses espèces de poissons en Camargue, il a fallu inventorier les étangs durant toute l'année de la façon la plus systématique qu'il soit. Il fut également nécessaire de tester les moyens de capture dans les différents milieux pour connaître leur efficacité et leur sélectivité. Nous avons ainsi pu recenser la richesse spécifique des étangs et canaux camarguais avec une bonne fiabilité.

Trois types d'engin ont été utilisés : la capêchade (fig. 2), le filet trémail et les nasses. Dans les étangs, seuls les deux premiers types furent employés, alors que les nasses le furent exclusivement dans les canaux (roubines). Les capêchades, engins fixes utilisés couramment par les pêcheurs professionnels de la région, capturent des poissons de toute taille, de l'épinoche à des carpes de plus de 4 kilos. Lorsque des filets trémaux étaient calés, toute une gamme de mailles différentes (30 à 55 mm) étaient utilisées afin de réduire la sélectivité. Quant aux nasses, elles étaient constituées d'un grillage de 5 mm de côté et elles étaient posées dans les endroits les plus étroits des canaux échantillonnés afin d'accroître leur efficacité. Nous avons également bénéficié des pêches de M. Bénézet, pêcheur professionnel sur les étangs du Vaccarès (partie est) et du Fournelet (N° 8), des captures des gardes de la Réserve de Camargue sur le Vaccarès et les étangs inférieurs et enfin des collectes d'espèces de petite taille par M. Verhoeven (1980), effectuées lors de ses recherches sur *Ruppia*.

L'ESTIMATION DES BIOMASSES DE POISSONS

Nous avons estimé les biomasses de poissons dans deux étangs temporaires, le Redon et les Grandes Garcines, et dans quatre petits canaux sur la Réserve de la Tour du Valat, en utilisant

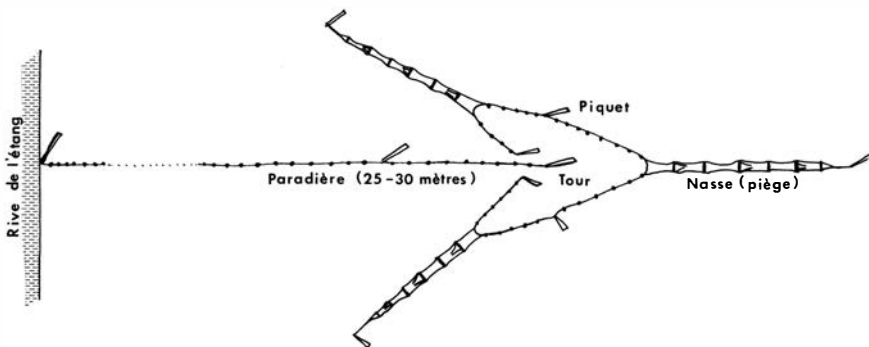


Figure 2 — Schéma d'une capêchade (d'après Pariselle, in Lasserre, 1976).

l'empoisonnement à la roténone, la seule méthode valable pour ce type d'étang (Crivelli, 1979).

Krumholz (1948) a publié une revue critique de l'utilisation de la roténone en ichtyologie, aussi nous ne décrirons que les aspects spécifiques à notre travail. Nous avons utilisé un insecticide naturel contenant 5 % de roténone du derris. Les concentrations utilisées étaient d'environ 5 ppm de roténone. Vers la fin mai, nous avons fermé avec du grillage (5 mm) tous les accès menant ou sortant de l'étang à traiter. Ensuite nous avons attendu (2 à 4 mois selon la météo) que l'étang s'assèche jusqu'à la formation d'une « dernière flaque », dans sa partie la plus profonde. Généralement ces « flaques » sont stables d'une année à l'autre et elles ont une surface de 0,5 à 1-1,5 ha et une profondeur de 30 à 60 cm. Elles sont complètement isolées naturellement, leurs bords étant asséchés, les poissons présents n'ont donc pas possibilité de s'échapper. C'est cette dernière « flaque » qui fut traitée. Après la dispersion du produit, la phase suivante, primordiale pour la validité de la méthode consiste à marcher vigoureusement dans la partie traitée pour mélanger le produit d'une façon homogène. Dès que les poissons montent à la surface, nous les capturons immédiatement ; de cette manière nous évitons que les plus gros poissons coulent au fond de l'étang. Les deux jours suivant l'expérience, un inventaire est effectué afin de récolter les poissons les plus résistants. Nous avons noté que la sensibilité des différentes espèces à la roténone est constante d'un traitement à l'autre. Les plus sensibles sont dans l'ordre : *Esox lucius*, *Mugil sp.*, *Scardinius erythrophthalmus*, *Abramis brama*, *Lepomis gibbosus*, *Atherina boyeri* ; les plus résistantes sont : *Anguilla anguilla*, *Cyprinus carpio* et *Tinca tinca* ; la plus tenace enfin est *Ictalurus melas*. Nous avons observé que la roténone n'a eu aucun effet sur les amphibiens et les ragondins, et que la majorité des invertébrés (visibles à l'œil nu) n'ont pas été affectés par le produit (Neves, 1975).

Les biais et inconvénients de la méthode appliquée en Camargue sont les suivants :

a) entre la fermeture de l'étang et son traitement, une certaine quantité de poissons est dévorée par des oiseaux piscivores. Cette prédation reste minime si l'on surveille bien l'étang et que celui-ci est traité avant que le niveau d'eau soit favorable aux oiseaux. Cette prédation est sélective à deux niveaux : la taille et l'espèce à laquelle appartiennent les poissons capturés ;

b) nous n'avons pas pu estimer la densité des gambusies (*Gambusia affinis*) et des épinoches (*Gasterosteus aculeatus*) pour les raisons suivantes : 1/ leur très petite taille, 2/ leur distribution très localisée n'obéissant à aucune loi et 3/ le fait que ces deux espèces ne se concentrent pas dans la dernière flaque comme les autres espèces. Aussi il devenait illusoire de calculer une densité (kg/ha) de ces deux espèces pour un étang ou un canal. En revanche, nous avons estimé la densité des gambusies là où ils étaient présents en utilisant une méthode décrite pour la capture des alevins (Bagenal, 1974). Ainsi, nous aurons un ordre de grandeur de la densité de ces poissons dans les lieux qu'ils fréquentent ;

c) la présence d'une très forte biomasse de macrophytes dans la partie traitée rend la récolte des poissons plus difficile.

Tous ces facteurs sont cause d'une sous-estimation des effectifs et des biomasses de poissons de l'étang traité. Lors du traitement des petits canaux, la plupart de ces biais disparaissent.

Tous les poissons capturés ont été pesés (poids frais) (à 2 g près pour les grandes espèces et à 0,1 g près pour les espèces les plus petites), mesurés (longueur à la fourche à 1 mm près) et leur sexe déterminé lorsque cela était possible macroscopiquement. Selon l'époque de l'année, nous regardions également l'état des gonades.

LE CAS D'UN ÉTANG A CARACTÈRE LAGUNAIRE

De septembre à mars, nous avons suivi l'évolution des peuplements de poissons de l'étang du Tampan (fig. 3). Le reste de l'année, du fait des températures élevées et de sa faible profondeur, les poissons ne fréquentent guère cette pièce d'eau et il est inutile d'échantillonner durant cette période. Pour nos investigations, nous avons appliqué la méthode suivante : nous récoltons, tôt le matin, la pêche d'une capêchade placée toujours au même endroit et ayant toujours la même taille de mailles (5 mm). La paradière de cette capêchade barre environ un tiers de la

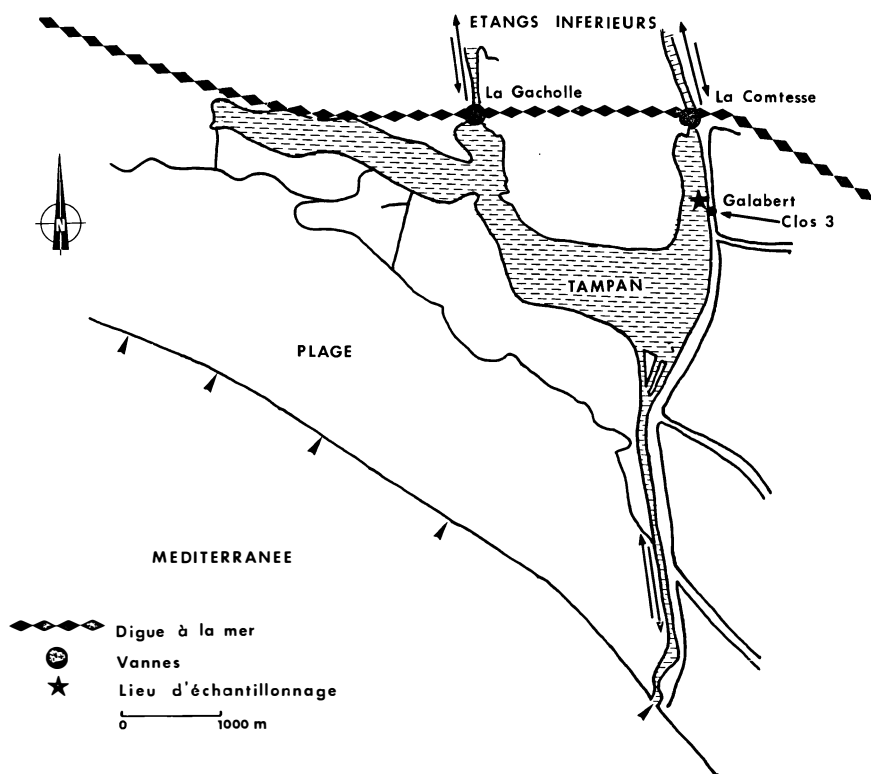


Figure 3. — Situation topographique de l'étang du Tampan.

largeur de l'étang à cet endroit. Ce filet appartient à un artisan pêcheur, M. D. Campiano, qui a collaboré bénévolement avec nous. Grâce aux autres filets calés dans le reste de l'étang, nous pouvons connaître les espèces rares qui n'auraient pas été capturées par notre capêchade-échantillon. Du fait que cette dernière était visitée 24 heures avant notre échantillonnage, nous pouvons estimer l'effort de pêche comme égal à la biomasse de poissons par 24 heures par capêchade. Nous avons généralement deux échantillonnages par semaine, étant donné qu'il s'est avéré nécessaire d'étaler nos pêches sur toute la durée de l'étude à cause de différents facteurs influençant l'activité des poissons (les phases de la lune, par exemple). Lors de chaque échantillonnage, nous mesurons la salinité (densité), le niveau d'eau (NGF) et la température de l'eau (thermoenregistreur). Tous les autres paramètres météorologiques sont disponibles au Centre d'Ecologie de Camargue (C.N.R.S.).

LE TRAITEMENT MATHÉMATIQUE DES DONNÉES

Nous avons déterminé les associations de poissons présentes au nord de la Digue à la mer grâce à une méthode de regroupement utilisant la distance de Sokal et Michener (Sokal & Rohlf, 1969) basée sur les caractères présence-absence. Aux mêmes données nous avons appliqué une analyse factorielle de correspondance pour montrer les dépendances entre les sites ($n = 14$), entre les espèces ($n = 31$) et entre les sites et les espèces.

Les relations taille-poids sont du type $P = aL^b$ ou, sous forme logarithmique, $\text{Log } P = \text{Log } a + b\text{Log } L$: P étant le poids en grammes, L la longueur à la fourche en millimètres, « a » une constante et « b » le coefficient de croissance relative du poids et de la longueur. Ce coefficient « b » a des valeurs généralement voisines de 3 ; cette valeur 3 représente une croissance telle que le poids s'accroît proportionnellement au cube de la longueur. A l'exception de la Carpe (Crivelli, 1981), nous n'avons pas traité ces relations par sexe et par période de l'année. Malgré tout, les échantillons de poissons utilisés pour le calcul de cette relation ont été capturés de septembre à novembre, soit en dehors de la période de reproduction des espèces traitées. Nous avons utilisé les logarithmes naturels et la droite de régression de Tessier ou axe majeur (Daget, 1976).

La diversité fut calculée avec l'indice de Shannon-Wiener :

$$H' = - \sum_{i=1}^n P_i \text{Log}_2 P_i$$

où P_i est la biomasse en grammes du genre i . Nous avons regroupé les poissons par genres, à cause des difficultés à déterminer l'espèce sur un grand nombre d'individus pour les genres *Gobius* et *Mugil*.

Le choix de la biomasse au lieu des effectifs se justifie par la grande différence de taille entre les genres. Il nous semble également plus approprié de travailler au niveau des biomasses dans une telle étude. L'équitabilité fut déterminée selon la formule :

$$E = H' / \text{Log}_2 N$$

où N est le nombre total de genres pris en compte. Enfin, nous avons ajusté les données au modèle log-normal (Log_2) en utilisant, comme précédemment, les biomasses comme mesures de l'abondance des différents genres. L'ajustement à un modèle de Motomura a également été réalisé, mais la qualité de cet ajustement s'est révélée moins bonne que pour le modèle log-normal. Une représentation exhaustive de ces différents modèles, ainsi que leur signification biologique peut être trouvée dans Daget (1976). Afin de pouvoir traiter statistiquement les résultats, nous avons calculé la diversité, l'équitabilité et la constante de Preston pour chaque échantillon ($n = 49$). Les valeurs trouvées ne sont pas distribuées normalement et nous n'avons pas retrouvé de loi connue ; par conséquent, pour comparer les valeurs entre elles, nous avons dû utiliser un test non paramétrique : l'analyse de variance par rang de Kruskal-Wallis (Siegel, 1956).

Les données obtenues à l'étang du Tampan ont fait l'objet d'une analyse canonique (Legendre et Legendre, 1979). Cette analyse nous permet d'estimer les liaisons entre deux groupes de variables quantitatives : a) les biomasses des sept genres les plus fréquents ; b) les valeurs de 14 facteurs du milieu (salinité, profondeur, température, phases de la lune et les vents). Il faut noter que nous avons supprimé 4 genres (*Cyprinus*, *Blicca*, *Abramis* et *Syngnathus*) trop rares du fait que le déterminant de la matrice « a » était trop petit. Les salinités sont exprimées en densité, la profondeur en cm (NGF), la température en degré C (moyenne pour les trois jours précédant l'échantillonnage, nombre de mesures : 35). Les vents, divisés en 16 directions, sont donnés en pourcentage pour les 24 heures précédant la pêche, seul les vents supérieurs à 8 m/s étant pris en compte. La lune est également exprimée en % : 100 % étant l'absence de lune et 0 % la pleine lune. Le but de cette analyse est d'essayer de dégager les variables du milieu qui ont un rôle de prévision dans l'abondance des espèces. Bien que les descripteurs ne soient pas en relation linéaire, nous n'avons pas transformé les données en logarithmes. La raison en est que les relations observées obéissent à des lois différentes d'une fois à l'autre, ce qui aurait nécessité des transformations différentes. Malgré cet inconvénient, l'analyse reste valable puisque nous voulons juste dégager les tendances entre ces deux groupes de variables et non pas construire un modèle.

RESULTATS ET DISCUSSION

A) LE CAS DES ÉTANGS ET CANAUX AU NORD DE LA DIGUE A LA MER

La richesse spécifique

La richesse spécifique des étangs et canaux camarguais inventoriés de 1977 à 1980 est présentée dans le tableau I. Dans ce dernier, nous avons également inclus les données de deux étangs situés au sud de la Digue à la mer qui ont fait l'objet d'études ichtyologiques suivies pendant la même période (Hussenot *et al.*, 1978 ; Skubich, 1978 ; Fabbiani, 1979). Les données de Lévêque (1957, 1963) sur la Camargue et le domaine des Salins du Midi, territoire que nous n'avons pas étudié, ne sont pas incluses dans ce tableau. L'Anguille a été trouvée dans tous les milieux recensés, la Carpe également à l'exception de l'étang du Piémanson constamment trop salé pour cette espèce (moyenne 18 ‰, Skubich, 1978). Ces deux espèces sont d'ailleurs les deux plus importantes en biomasse en Camargue.

TABLEAU II

*Codes, surfaces et richesse spécifique des sites inventoriés en Camargue. Pour les petits canaux 10 à 13, il s'agit de la surface traitée à la roténone (toujours plus de 100 mètres de longueur). * Données de Hussenot et al. (1978), de Skubich (1978) et de Fabbiani (1979).*

Code (S)	Nom	Surface (ha)	Richesse (N)
01	Etangs Inférieurs	5 400	14
02	Petites Garcines	1,4	6
03	Grandes Garcines	2,1	8
04	Baisse Salée	55	14
05	Relongues	66	13
06	Saint-Seren	60	11
07	Redon	40	9
08	Fournelet	411	21
09	Vaccarès	6 460	26
10	Canal entre 04 et 06	0,0491	4
11	Canal du Rendez-vous	0,0286	10
12	Canal de Bezouce	0,0328	8
13	Canal du Redon	0,0239	8
14	Canal du Fumemorte	—	19
15	Piémanson *	88	17
16	Trou du Gabian *	20	13
17	Tampan	71	22
18	Canaux Tour du Valat	—	22

Richesse et surface des étangs

Dans le tableau II sont regroupées les surfaces estimées et la richesse spécifique des sites inventoriés. La régression linéaire (fig. 4) entre la surface (Log) et le nombre d'espèces présentes (Log) est significative ($r = 0,86$, $P < 0,01$). La pente de la droite ($k = 0,1339$) et le taux d'enrichissement par unité de surface des étangs camarguais sont inférieures aux valeurs calculées pour

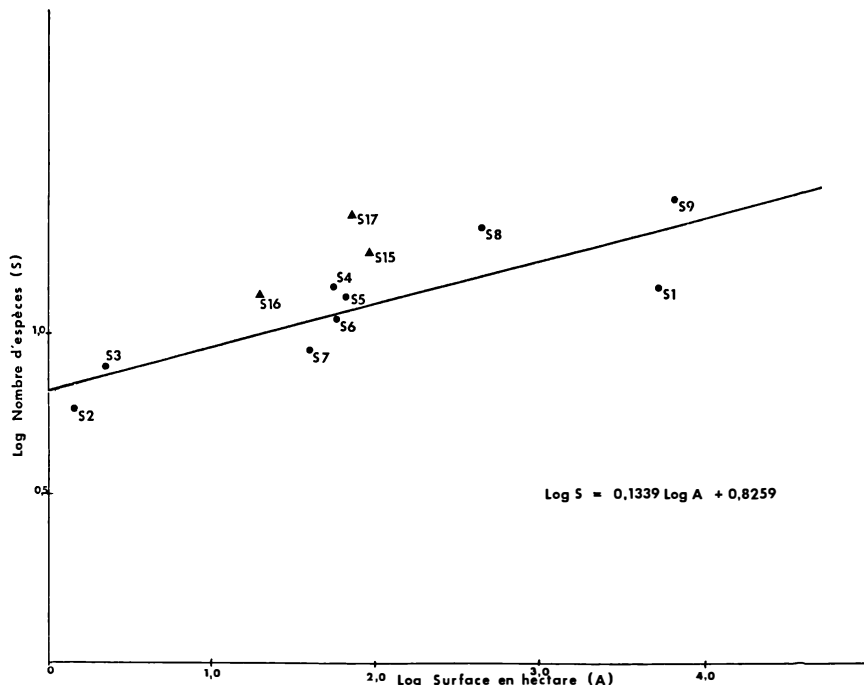


Figure 4. — Relation entre la surface des étangs ($n = 9$) situés au nord de la Digue à la mer et leur richesse spécifique. Les étangs S15, S16 et S17 sont situés au sud de cette digue et ne sont pas inclus dans le calcul de la relation précédente.

d'autres systèmes aquatiques. Barbour et Brown (1974) ont trouvé des taux (k) de 0,16 pour les lacs nord-américains et de 0,35 pour les lacs africains, alors que May (1976) recense des valeurs de 0,18 à 0,35 pour des peuplements d'organismes terrestres.

Sur la figure 4, nous constatons que les étangs du Tampan (S17), de Piémanson (S15) et du Gabian (S16), qui ne sont pas inclus dans le calcul de la droite, ont une richesse spécifique beaucoup plus élevée à surface égale que les étangs au nord de la Digue à la mer. Biogéographiquement, le stock d'espèces marines, eurythermes et euryhalines, disponibles pour peupler ces

trois étangs au sud de la Digue à la mer, est nettement supérieur à celui des espèces d'eau douce susceptibles de peupler les étangs situés au nord de cette même digue. Par conséquent, l'importance d'une liaison, permanente ou temporaire, entre mer et étangs est évidente pour le maintien de la richesse spécifique des peuplements de poissons des étangs camarguais. Cette potentialité de recrutement, différente selon la situation géographique des étangs n'est qu'un des aspects du faible taux d'enrichissement des étangs camarguais. Un autre facteur, important, qui influence la richesse spécifique des étangs est leur prévisibilité écologique. Grassle (1973) est d'avis qu'en milieu prévisible, l'hétérogénéité est plus grande et par conséquent la richesse spécifique plus élevée. Slobodkin et Sanders (1969) soutiennent aussi ce point de vue, mais ne pensent pas qu'il y ait une relation de cause à effet entre la prévisibilité et l'hétérogénéité d'un milieu. Nos observations supportent l'hypothèse des deux derniers auteurs. Nous avons, en effet, en Camargue une grande hétérogénéité des milieux aquatiques, mais leur prévisibilité est faible, aussi bien à un niveau

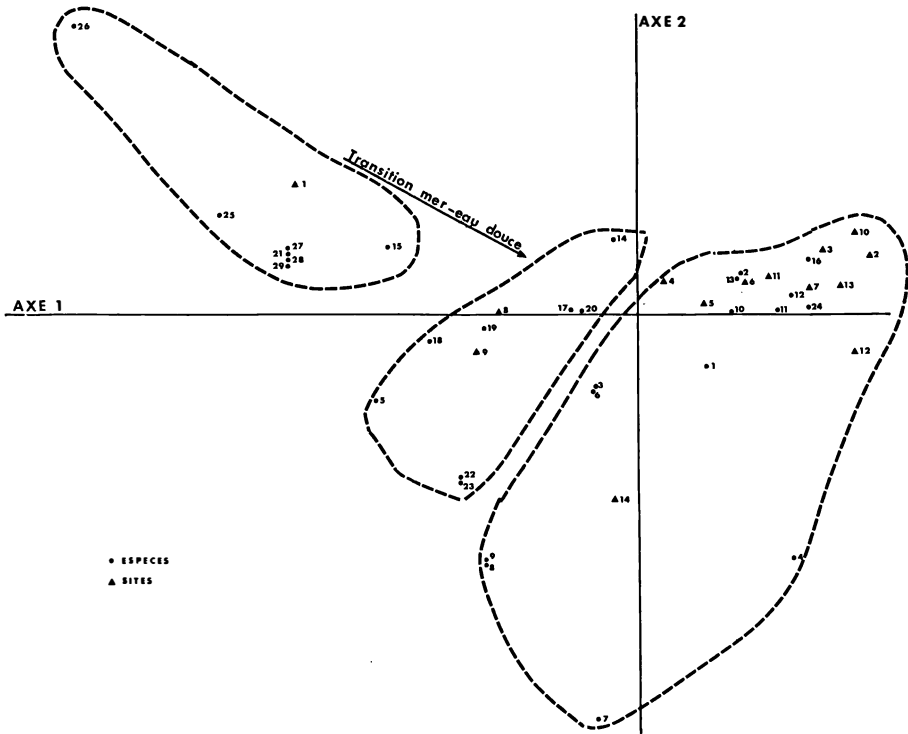


Figure 5. — Représentation par analyse factorielle des correspondances des espèces de poissons et des sites inventoriés en Camargue dans le plan factoriel 1-2.

annuel que pour une plus longue période (20 à 50 ans). L'évolution biologique de l'étang du Vaccarès au cours de ce siècle en est une preuve irréfutable. Il n'y a donc pas un seul facteur clé, mais toute une synergie de contraintes (assèchement, salinité, température, gestion des digues, etc.) qui sont responsables de l'imprévisibilité des milieux aquatiques camarguais. Il est certain que le facteur le plus important est l'action de l'homme qui transforme continuellement la Camargue et a des répercussions majeures sur les paramètres abiotiques et biotiques de ces zones humides.

Répartition des sites et des espèces en Camargue

La figure 5 représente l'ordination des espèces et des sites camarguais au nord de la Digue à la mer dans l'espace des deux premiers axes principaux de l'analyse factorielle de correspondance. Ces deux premiers axes expliquent respectivement 37,7 et 21,0 % de la variance. L'axe 1 est caractérisé par le nombre d'espèces par site et par l'occurrence de ces espèces. Nous observons une corrélation négative concentrique de ces deux facteurs. Les plus fortes contributions (tabl. III) sur l'axe 2 sont celles, d'une part du Fumemorte (S14) et des étangs inférieurs (S1), et d'autre part des espèces rares d'eau douce (Hotu, Chevaine, Gardon et Ablette). Ce second axe semble défini par la « qualité » des espèces et à un moindre degré par la salinité. En fait celle-ci paraît jouer sur les deux axes ; nous avons une transition mer-étang d'eau douce à 30° de gauche à droite de la figure 5.

D'une façon générale, nous pouvons former trois groupements d'espèces et de sites en Camargue. Le premier comprend les étangs et les canaux, permanents ou temporaires, de la Réserve de la Tour du Valat. Tous ces étangs sont oligosaumâtres (1) (salinité comprise entre 0,5 et 5 g/l Cl⁻ selon la saison). La majorité des espèces recensées au nord de la Digue à la mer appartiennent à ce groupement. Le deuxième groupe comprend l'étang du Vaccarès et l'un de ses satellites, le Fournelet. Leurs eaux sont saumâtres à des degrés divers (5-16 g/l Cl⁻). Trois espèces de muges, l'Athérine et l'Épinoche, toutes des espèces euryhalines utilisant préférentiellement cette gamme de salinité, sont associées à ce groupement. Le Barbeau méridional, espèce rare, a été capturé exclusivement dans le Vaccarès et donc fait partie de ce groupe, de même que le Sandre et la Perche, deux espèces sténohalines qui prospèrent en Camargue uniquement dans le Vaccarès. Ces deux derniers poissons peuvent être également capturés dans les grands canaux du type du Fumemorte. Enfin, le dernier groupement est représenté par les étangs inférieurs aux eaux polysaumâtres (16-

(1) Le problème difficile de la classification des eaux camarguaises selon la salinité a été traité par Aguesse (1957).

35 g/l Cl⁻). Les espèces présentes dans ce type d'étang sont toutes marines à l'exception de deux : *Syngnathus abaster* et *Pomatoschistus marmoratus*. Toutes sont euryhalines et moins tolérantes à l'eau douce que celles du groupement précédent.

TABLEAU III

Contribution absolues (COR), relatives (CTR, total 1 000), et coordonnées (F) des espèces et de 3 des 14 sites qui construisent les axes 1 et 2.

Sites et espèces	Axe 1			Axe 2		
	F	COR	CTR	F	COR	CTR
S1	— 1 239	624	335	763	237	228
S9	— 591	521	142	— 228	78	38
S14	— 93	7	3	— 1 060	877	599
E1	249	62	7	— 311	98	19
E2	378	534	31	217	176	18
E3	— 153	20	2	— 444	171	28
E4	569	49	10	— 1 401	298	110
E5	— 965	167	15	— 499	45	7
E6	— 179	29	3	— 451	187	29
E7	— 153	3	0	— 2 320	674	151
E8	— 559	108	10	— 1 410	688	111
E9	— 559	108	10	— 1 410	688	111
E10	337	261	18	11	0	0
E11	502	734	47	29	3	0
E12	562	797	64	105	28	4
E13	378	535	31	217	176	18
E14	— 90	13	1	426	274	41
E15	— 911	575	52	398	110	18
E16	622	671	72	307	163	32
E17	— 247	131	8	35	3	0
E18	— 759	624	45	— 145	23	3
E19	— 566	458	30	— 95	13	2
E20	— 217	95	6	21	1	0
E21	— 1 269	809	75	389	76	13
E22	— 646	256	20	— 940	542	74
E23	— 646	256	20	— 940	542	74
E24	622	729	66	32	2	0
E25	— 1 493	604	70	585	93	19
E26	— 2 022	365	64	1 670	249	78
E27	— 1 269	809	75	389	76	13
E28	— 1 269	809	75	389	76	13
E29	— 1 269	809	75	389	76	13

Les associations de poissons

Dans le dendrogramme (fig. 6) nous pouvons distinguer quatre associations principales de poissons en Camargue au nord de la Digue à la mer.

ASSOCIATION DITE DU BROCHET

Brochet *Esox lucius*.

Cette espèce, bien qu'appartenant au groupement des étangs oligosaumâtres (fig. 5) est fortement dissociée des autres espèces de ce groupement. Cela doit résulter de son absence dans de nombreux sites d'eau douce. Sa présence dans ces peuplements est importante puisqu'il s'agit du seul prédateur mangeur d'autres poissons capable de vivre dans ces sites oligosaumâtres. Il est difficile de cerner le ou les facteurs qui sont responsables de sa présence ou de son absence. Ni la situation géographique des sites, ni la structure de l'habitat (végétation, profondeur, etc.), ni la qualité de l'eau ne semblent intervenir dans la distribution de cette espèce. S'agirait-il d'une insuffisance de nourriture dans certains étangs, notamment les plus petits d'entre eux (S2 et S3, par exemple) ? Dans 13 estomacs pleins sur 86 examinés, 54 %

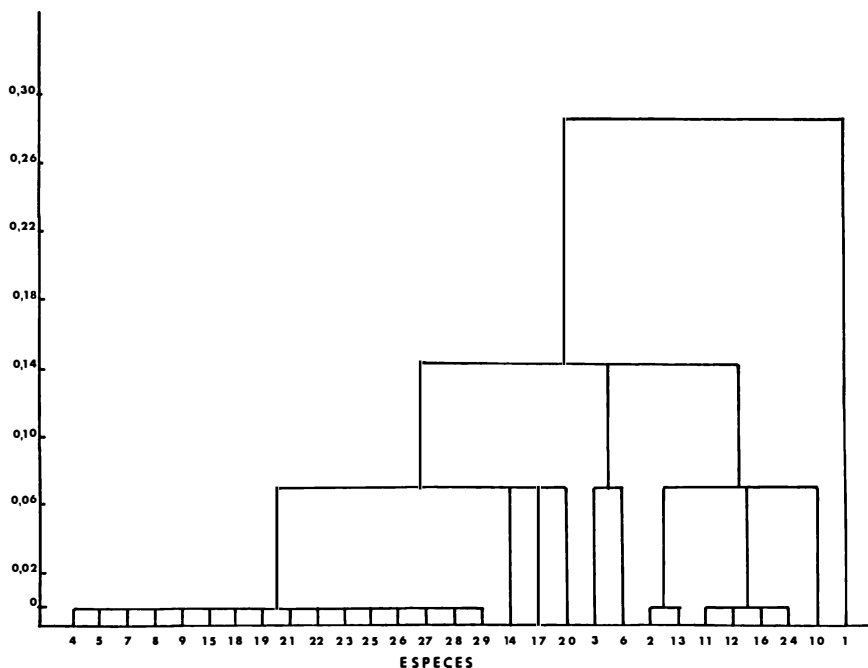


Figure 6. — Dendrogramme des associations de poissons au nord de la Digue à la mer.

des proies (n = 43) étaient des rotengles, 15 % des tanches, 15 % des invertébrés (Zygoptères) et 16 % des poissons non identifiés.

ASSOCIATION DITE DES BRÈMES

Brème *Abramis brama*.

Brème bordelière *Blicca bjoerkna*.

Ces deux espèces appartiennent au groupement des étangs et canaux oligosaumâtres, mais comme le Brochet, elles sont bien dissociées des autres espèces de ce groupe et forment une association. Les brèmes sont le plus souvent absentes des étangs d'eau douce, par contre elles abondent dans les grands canaux du type de Fumemorte (tabl. IV) et aux embouchures de ces mêmes canaux dans le Vaccarès. Occasionnellement elles peuvent fréquenter les petits canaux (roubines). La distribution des brèmes s'explique par leur préférence pour les eaux à courant faible. Depuis une dizaine d'années les pêcheurs observent une expansion de ces deux espèces dans le Vaccarès aux alentours des embouchures des grands canaux.

ASSOCIATION DITE DES SITES OLIGOSAUMATRES

Carpe	<i>Cyprinus carpio</i>
Anguille	<i>Anguilla anguilla</i>
Tanche	<i>Tinca tinca</i>
Perche-soleil	<i>Lepomis gibbosus</i>
Poisson-chat	<i>Ictalurus melas</i>
Rotengle	<i>Scardinius erythrophthalmus</i>
Gambusie	<i>Gambusia affinis</i>

Ces espèces forment la base spécifique typique des peuplements de poissons des étangs et canaux camarguais oligosaumâtres. Toutes ont pu s'installer et se développer en Camargue depuis la construction de la Digue à la mer (Gourret, 1897). Seule, la Gambusie est apparue plus tard (introduction dans les années vingt ?).

ASSOCIATION DITE DES ESPÈCES RARES OU TRÈS LOCALISÉES

Ablette	<i>Alburnus alburnus</i>
Hotu	<i>Chondrostoma nasus</i>
Gardon	<i>Rutilus rutilus</i>
Sygnathe	<i>Syngnathus abaster</i>
Mulet doré	<i>Mugil auratus</i>
Athérine joel	<i>Atherina boyeri</i>
Perche fluviatile	<i>Perca fluviatilis</i>
Daurade royale	<i>Sparus aurata</i>
Gobie marbré	<i>Pomatoschistus marmoratus</i>
Sole commune	<i>Solea vulgaris</i>
Barbeau méridional	<i>Barbus meridionalis</i>
Chevaine	<i>Leuciscus cephalus</i>
Epinoche	<i>Gasterosteus aculeatus</i>

TABLEAU IV

Nombres, mensurations et biomasses des poissons capturés pendant une semaine dans le canal du Fumemorte avec deux filets trémails (3,0 et 4,5 mm de maille) barrant complètement (en largeur et en profondeur) le canal. N : effectifs.

ESPECES	N	Biomasse totale (kg)	\bar{L} (mm)	Limite individuelle de variation	\bar{P} (g)	Limite individuelle de variation	% du total	
							N	Bio-masse
<i>Abramis brama</i>	114	52,009	303,3	144 - 417	456,2	49 - 1 200	58,2	58,3
<i>Blicca bjoerkna</i>	20	5,112	238,2	143 - 307	255,6	48 - 460	10,2	5,7
<i>Cyprinus carpio</i>	5	3,960	357,2	310 - 390	792	550 - 1 010	2,6	4,4
<i>Mugil capito (ramada)</i>	13	6,230	337,6	241 - 401	479,2	155 - 840	6,6	7,0
<i>Mugil cephalus</i>	18	8,990	348,7	295 - 418	499,4	290 - 970	9,2	10,1
<i>Mugil auratus</i>	1	0,330	311	—	330	—	0,5	0,4
<i>Stizostedion lucioperca</i>	6	5,225	401,8	225 - 570	1 020,8	105 - 2 550	3,1	5,9
<i>Perca fluviatilis</i>	2	0,335	227,5	205 - 250	167,5	100 - 235	1,0	0,4
<i>Ictalurus melas</i>	6	0,935	217,7	183 - 300	155,8	105 - 310	3,1	5,9
<i>Scardinius erythrophthalmus</i> ...	4	1,245	245,8	219 - 302	311,3	205 - 550	2,0	1,4
<i>Rutilus rutilus</i>	2	0,490	239,5	225 - 254	245	195 - 295	1,0	0,5
<i>Leuciscus cephalus</i>	2	2,410	413,5	372 - 455	1 205,0	840 - 1 570	1,0	2,7
<i>Esox lucius</i>	1	0,620	441	—	620	—	0,5	0,7
<i>Chondrostoma nasus</i>	1	0,860	402	—	860	—	0,5	1,0
<i>Tinca tinca</i>	1	0,410	297	—	410	—	0,5	0,5
TOTAL	196	89,161						

Mulet à grosse tête	<i>Mugil cephalus</i>
Mulet porc	<i>Mugil ramada</i>
Bar commun	<i>Dicentrarchus labrax</i>
Sandre	<i>Stizostedion lucioperca</i>
Blennie paon	<i>Blennius pavo</i>
Flet	<i>Platichthys flesus flesus</i>

Cette association comprend en fait plusieurs sous-groupes d'espèces que nous allons passer en revue. Dans le premier sont inclus le Sandre et la Perche. Le Sandre est apparu après la guerre à la faveur du dessalement du Vaccarès ; Lévêque (1957) note que la pêche commerciale du Sandre en Camargue débuta vers 1948-1949. Kiener (1968 a) décrit l'évolution de la population de sandres du Vaccarès. Après des pêches exceptionnelles vers 1955-1959 il se produisit une chute graduelle qui atteignit son minimum vers 1967. Depuis cette date, la population de sandres semble être restée à son niveau le plus bas. Contrairement à Kiener (1968 a), nous ne pensons pas que la pollution soit un facteur limitant pour cette espèce. La pollution du Vaccarès (Heurteaux *et al.*, 1973) notable au début des années 70 n'a pas augmentée depuis et aurait même légèrement diminuée (P. Heurteaux, *com. pers.*). La seconde cause donnée par Kiener (1968 a) serait une insuffisance de nourriture, spécialement d'athérines. Une analyse d'estomacs de sandres faite par la Réserve nationale de Camargue (E. Coulet, *comm. pers.*) sur un cycle annuel complet a donné les résultats suivants (nombre de proies : 314) : 38,5 % d'athérines, 17,9 % de *Mugil sp.*, 17,9 % de *Carides (Crangon crangon)*, 13,9 % de poissons non identifiés et 11,5 % divers. Ces résultats sont en accord avec ceux de Goubier (1975). Il est donc vraisemblable que le stock d'athérines présent dans le Vaccarès puisse influencer le développement de la population de sandres. De nouvelles recherches sur la structure de cette population devront être entreprises avant de pouvoir cerner les causes réelles des fluctuations de population des sandres dans le Vaccarès. Il est étonnant que le Sandre ne consomme aucune Carpe (Ivanov, 1969 ; Crivelli, 1981), proie la plus commune dans le Vaccarès. Il faut constater la préférence remarquable du Sandre pour les proies fines, allongées, brillantes, se déplaçant en banc, au sud de l'Europe (Vaccarès : athérines et petits mulets) comme au nord de l'Europe (Scandinavie : *Osmerus eperlanus*, Svardson, 1976 ; Hollande, *Osmerus eperlanus*, Beattie *et al.*, 1972). En Camargue, le Sandre fut accusé d'avoir éliminé deux autres prédateurs présents avant son arrivée dans cette région, le Brochet et la Perche. Selon Svardson (1976), le Sandre réduit d'une façon importante les populations de perches ; par contre, son influence sur le Brochet, espèce vivant plutôt sur le littoral des étangs, semble nulle. Enfin, l'absence notable du Sandre dans les étangs temporaires est due aux raisons suivantes : a) la profondeur de ces étangs est trop faible pour une espèce pélagique comme le Sandre, b) un manque de nourriture

(absence des athérines et des mulets) et enfin c) d'après Kushlan (1976), les grandes espèces carnivores sont mal adaptées pour vivre dans les étangs temporaires.

Le sous-groupe suivant comprend cinq espèces euryhalines : trois espèces de mulets, l'Athérine et l'Épinoche. Ces espèces peuvent être trouvées dans des sites de toute salinité, mais pas d'un façon systématique comme c'est le cas pour l'Anguille. A juste titre, ces poissons appartiennent au deuxième groupement (fig. 5) celui des eaux saumâtres. Le Mulet à grosse tête est l'espèce de mulet la plus fréquente dans les eaux oligosaumâtres, alors que les mulets dorés préfèrent les eaux saumâtres ou polysaumâtres. Quant au Mulet porc, il est peu fréquent en Camargue. Les mulets restent cantonnés le plus souvent dans le Vaccarès, les étangs inférieurs, le Fournelet et les grands canaux. L'Athérine est une espèce qui se rencontre également dans les étangs précités. Ce poisson est capturé abondamment dans le Vaccarès de novembre à mars, soit pendant les mois les plus froids. Au printemps, elle paraît se retirer dans les étangs inférieurs aux eaux plus salées ou même éventuellement en mer pour se reproduire (voir paragraphe sur la reproduction). Cette espèce est très exploitée par les hommes, les sandres, les anguilles et par les oiseaux (Ardéidés, Hafner, 1977 ; sternes, Lévêque, 1957) en Camargue. L'Épinoche quant à elle a une distribution très aléatoire, bien qu'elle ait tendance à éviter les eaux les plus douces (voir S7, S12, S13). De nombreux individus ayant seulement deux épines sur la nageoire dorsale ont été capturés en Camargue.

Le troisième sous-groupe comprend les espèces rares d'eau salée. La Blennie paon est l'espèce la plus rare, elle est capturée exclusivement dans les étangs inférieurs. Les bars communs (0,5 à 2,5 kg) sont pêchés en petite quantité chaque année en Camargue. Les juvéniles (surtout I et quelques II) de Sole et de Flet effectuent chaque année leur migration trophique dans les étangs de cette région. Leur nombre est extrêmement variable d'une année à l'autre ; les soles sont toujours plus nombreuses que les flets. La Daurade est rare et seuls quelques individus adultes sont capturés annuellement. Toutes ces espèces se retrouvent dans le groupement comprenant les sites et les espèces des eaux polysaumâtres. La plupart d'entre elles ne pénètrent en Camargue qu'accidentellement lors des rares ouvertures de la Digue à la mer et leur quantité dépend étroitement de la durée de ces ouvertures. Un autre facteur qui peut également expliquer la rareté de l'une ou l'autre de ces espèces est leur distribution en mer le long de la côte. Ainsi, selon les résultats de Lasserre (1976) sur la Daurade, ces poissons évitent le golfe de Beauduc et par conséquent leur chance de rentrer dans le système aquatique camarguais en est d'autant réduite.

Le quatrième sous-groupe comprend quatre espèces sténohalines appartenant au groupement des eaux oligosaumâtres. Toutes

sont très peu abondantes. Le Hotu, *Chondrostoma nasus*, n'a été trouvé que dans les grands canaux (Fumemorte, Japon). Le Chevaine, *Leuciscus cephalus*, est rencontré dans le Fumemorte et le Vaccarès. L'Ablette, *Alburnus alburnus* préfère les canaux d'irrigation (S12, Aube de Bouic) où l'eau est plus claire, plus fraîche et légèrement courante. Enfin le Gardon, *Rutilus rutilus*, peut être capturé dans les canaux et dans le Vaccarès. Seuls des individus de grande taille des trois premières espèces sont capturés en Camargue. Tous sont introduits dans le système aquatique de cette région lors du pompage de l'eau du Rhône à des fins d'irrigation. La faible abondance du Gardon ne paraît pas être la conséquence d'une compétition interspécifique avec le Rotengle. Vraisemblablement la raison est plutôt biogéographique : le Gardon est à la limite méridionale de sa distribution, alors que le Rotengle peut être trouvé beaucoup plus au sud et paraît s'être mieux adapté aux conditions des milieux sud-européens.

Le dernier sous-groupe comprend deux espèces euryhalines se reproduisant en Camargue : *Pomatoschistus marmoratus* et *Syngnathus abaster*, plus une espèce sténohaline, *Barbus meridionalis*. Le cas du Gobie marbré est intéressant, car il n'a jamais été décrit en Camargue. Gourret (1897) cite la présence de *Gobius minutus*. Lévêque (1957) est hésitant et écrit : « *Gobius* sp. (*fluviatilis* ?), enfin Kiener (1968 a, p. 482) parle de *Gobius microps* Kroyer. Il est un fait connu que la systématique de cette famille est difficile. Tous nos individus récoltés dans le Tampan, les étangs inférieurs et le Vaccarès (Capellière) ont été déterminés par Mme M.L. Bauchot (Muséum d'Histoire Naturelle, Paris). Cette dernière a utilisé comme critère d'identification la présence ou l'absence du canal muqueux oculo-scapulaire. Le problème est donc de savoir s'il y a réellement eu confusion dans l'identification des espèces (Gourret, 1897 ; Lévêque, 1957 ; Kiener, 1968 a) ou s'il y a eu remplacement d'une ou de deux espèces par une autre. Nous ne pouvons pas répondre à cette question, mais nous ferons quelques remarques. Dans leur travail sur les Gobiidés des étangs de Corse, Casabianca et Kiener (1969) décrivent la biologie et l'écologie de plusieurs espèces de cette famille. Ils concluent que *P. microps* et *P. marmoratus* sont en compétition et que *P. marmoratus* paraît éliminer *P. microps* partout sauf dans les eaux les plus salées. Lawacz (1965) attribue également une grande euryhalinité (5 à 37 ‰) à *P. microps* et une préférence de celui-ci pour les eaux salées. En Camargue, contrairement à la situation corse, nous avons trouvé *P. marmoratus* dans une large gamme de salinité variant de 3 à 40 ‰. Cette espèce a été capturée dans les herbiers (*Ruppia* sp. et *Potamogeton pectinatus*) sur des fonds sableux ou vaseux. Enfin, Skubich (1978) a trouvé à l'étang du Piémanson, au sud de la Digue à la mer, *P. microps* et *P. minutus*. La salinité moyenne de cet étang fut de 18 ‰ avec des extrêmes de 8 et 27 ‰. Un très fort pourcentage des gobiés marbrés que nous

avons trouvé en Camargue était parasité. Les *Syngnathus abaster* sont très abondants dans les étangs inférieurs et sont étroitement associés aux herbiers de *Ruppia sp.* Il n'est pas rare de les capturer également dans le Vaccarès et le Fournelet. Gourret (1897) ne cite aucun Barbeau en Camargue, alors que Lévêque (1957) décrit une capture exceptionnelle de *Barbus barbatus** dans le Vaccarès. Nous avons nous même recensé six captures de *Barbus meridionalis* dans le Vaccarès. Selon Spillmann (1961) cette espèce est présente dans le bassin de la Durance, il n'est donc pas impossible a priori que des individus aient été introduits en Camargue lors du pompage des eaux du Rhône.

Enfin, de 1977 à 1980, nous n'avons jamais capturé d'individus des espèces suivantes décrites précédemment au nord de la Digue à la mer par Petit & Schachter (1954), Lévêque (1957) et Kiener (1968 b) : *Lota lota* L., *Telestes soufia* Risso et *Acipenser sturio* L.

L'estimation des biomasses de poissons

Nos résultats ne concernent que des étangs et canaux oligosaumâtres situés sur la Réserve de la Tour du Valat. Nous n'avons pas pu effectuer de telles estimations dans le Vaccarès ou dans les étangs polysaumâtres pour des raisons techniques. Les biomasses (kg/ha) sont rassemblées dans le tableau V. Pour toutes les espèces les biomasses dans les canaux sont très supérieures à celles des étangs temporaires (1). Les raisons de ces différences sont complexes. Par exemple, il semble que la biomasse de Chironomidae, importante source de nourriture pour beaucoup d'espèces de poissons soient jusqu'à dix fois plus élevée dans les canaux que dans les étangs temporaires (Tourenq, 1975). Malheureusement, dans l'état actuel de nos connaissances des milieux oligosaumâtres de Camargue, il serait aléatoire de vouloir expliquer plus en profondeur ces différences importantes de biomasses.

L'étang des Garcines (S3), étudié en octobre 1978 et juin 1979, selon la dynamique de l'assèchement, montre une relative stabilité de la biomasse totale d'une année à l'autre. La différence de biomasse des carpes entre les deux années est due assurément à la plus faible biomasse de jeunes de l'année qui ont grossi pendant trois mois de moins que les jeunes de 1978. Pour les autres espèces ce facteur intervient également, mais il n'explique pas tout. Il semblerait que la capacité de recolonisation des étangs soit différente selon les espèces. La Carpe et l'Anguille apparaissent comme celles qui ont les meilleures aptitudes à recoloniser

(1) La biomasse de gambusies a été estimées à 4,2 g/m², soit environ 6-7 individus/m² sur les lieux où ces poissons sont présents. Si les individus étaient distribués au hasard, cela représenterait 42 kg/ha, du fait de leur distribution aggrégative, 20-25 kg/ha devrait être plus proche de la réalité.

TABLEAU V

Biomasses (kg/ha) des poissons après traitement à la roténone de deux étangs temporaires et de petits canaux camarguais. + : présence, mais biomasse non estimée ; — : absence. H' est calculé avec les biomasses.

Espèces	Etangs			Canaux					
	S7	S3	S3	S10	S11	S11	S11	S13	S12
Date du traitement	X-1977	X-1978	VI-1979	III-1979	III-1979	V-1979	VII-1979	V-1979	VII-1979
<i>Esox lucius</i> L.	0,249	—	—	—	—	—	—	79,629	8,113
<i>Cyprinus carpio</i> L.	11,229	58,290	53,020	335,396	8,842	205,200	872,328	164,692	226,300
<i>Abramis brama</i> L.	—	—	—	—	49,325	—	0,191	—	—
<i>Scardinius erythrophthalmus</i> L.	0,244	0,239	—	—	0,546	4,445	3,864	0,209	—
<i>Tinca tinca</i> L.	0,268	0,402	0,160	—	—	10,395	19,589	—	36,997
<i>Ictalurus melas</i> (Rafinesque) .	0,638	2,396	0,509	—	10,707	106,645	58,347	22,739	2,898
<i>Anguilla anguilla</i> L.	0,207	14,838	6,257	2,999	34,405	89,530	27,356	20,900	2 269,000
<i>Mugil cephalus</i> L.	—	—	—	—	—	5,705	7,652	—	—
<i>Atherina boyeri</i> Risso	0,0003	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Lepomis gibbosus</i> L.	0,026	0,582	0,050	—	9,164	6,160	3,061	—	1,434
<i>Gasterosteus aculeatus</i> L.	—	+	+	—	+	+	—	—	—
<i>Gambusia affinis</i> Baird et Girard	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Biomasse totale	12,861	76,747	59,996	338,395	112,989	428,080	992,388	288,169	2 544,742
Nombre d'espèces	9	8	7	3	8	9	9	6	7
Indice de diversité (H')	0,83	1,06	0,61	0,07	1,99	1,85	0,77	1,56	0,60
Equitabilité (E)	0,28	0,41	0,22	0,07	0,71	0,66	0,26	0,67	0,21

les milieux asséchés. Ceci se traduit alors par une dominance encore plus grande des deux espèces et par une équitabilité très basse (1978 : 0,41 ; 1979 : 0,22, tabl. V).

La composition spécifique en biomasse des peuplements de poissons des étangs temporaires est stable d'un site à l'autre et d'une année à l'autre (fig. 7). La forte dominance de la Carpe (70 à 80 % de la biomasse totale) se retrouve également dans les canaux, mais d'une façon moins systématique. La deuxième espèce la plus importante est généralement l'Anguille. Les peuplements de poissons du petit canal du Rendez-vous (S11) ont une structure

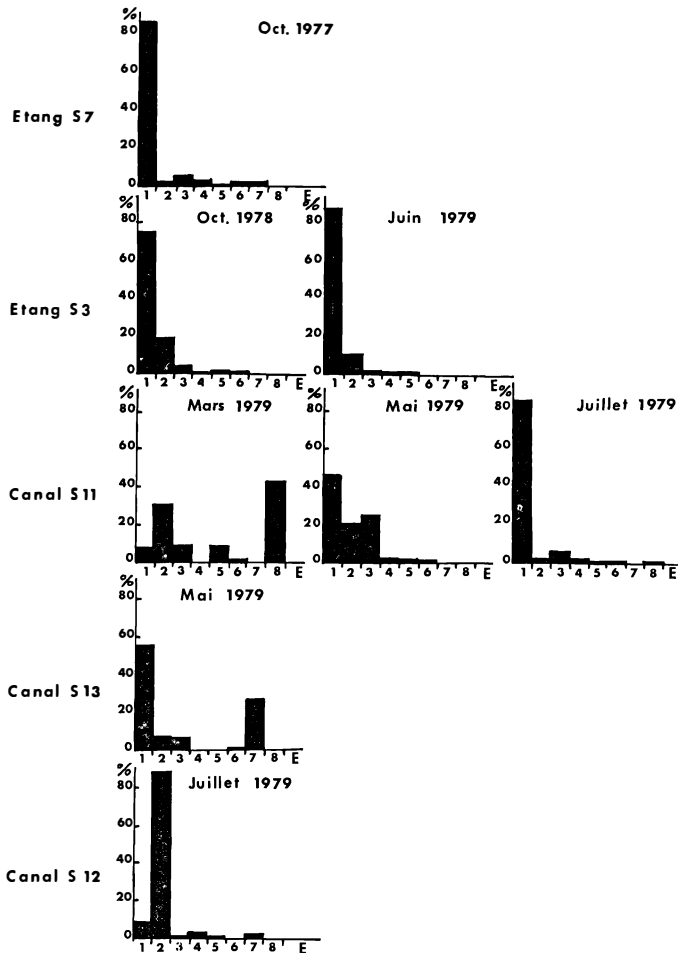


Figure 7. — Répartition des biomasses spécifiques des peuplements de poissons de divers étangs et canaux camarguais : 1 : Carpe, 2 : Anguille, 3 : Poisson-chat, 4 : Tanche, 5 : Perche-soleil, 6 : Rotengle, 7 : Brochet, 8 : Brème.

très différente d'un prélèvement à l'autre. La raison pourrait en être que les canaux représentent d'une part des lieux de passage, surtout pour les espèces non territoriales, et d'autre part des domaines vitaux pour quelques espèces territoriales (ex. : Perche-soleil, Epinoche). Dans ce même canal, nous observons une augmentation constante de la biomasse totale de mars à juillet (tabl. V). Il faut inclure cette série d'événements dans le contexte de la chronologie de l'assèchement. En 1979, beaucoup d'étangs et de canaux se sont asséchés déjà fin juin ; par conséquent l'espace vital disponible pour les poissons survivants s'est réduit considérablement. La conséquence première de ce phénomène fut l'augmentation de la biomasse de poissons, pendant les mois d'été, dans les canaux, milieux souvent permanents. Cette interprétation semble se confirmer lors du traitement du canal de Bezouze (S12) en juillet. Ce canal reçoit une ou deux fois par semaine de l'eau d'origine rhodanienne pour l'abreuvement des taureaux parqués près de la Baisse salée plus au sud. De son côté, le canal du Rendez-vous (S11) fut à sec mi-juillet pendant une dizaine de jours et fut remis en eau (origine rhodanienne) à la fin du mois. Dans les deux cas, nous avons étudié la faune de ce canal 24 heures après l'apport d'eau, le niveau une fois stabilisé. Nous constatons qu'en plus du phénomène du domaine vital restreint décrit ci-dessus, il faut y ajouter une seconde cause contribuant certainement aux biomasses estivales élevées de ces canaux : une forte attraction des poissons au courant d'eau provoqué par l'ouverture des vannes lors de l'alimentation en eau de ces canaux. Il se peut aussi que la température plus fraîche de l'eau d'irrigation joue également un rôle attractif pour les poissons en cette période très chaude. De plus, il s'avère à nouveau que la Carpe et l'Anguille ont les meilleures aptitudes à recoloniser un milieu nouvellement en eau.

En consultant les indices de diversité et les valeurs de l'équitabilité (calculés sur les biomasses sans considérer les gambusies et les épinoches), nous remarquons que S11 et S12 en juillet ont des valeurs très basses d'équitabilité, respectivement 0,26 et 0,21. Ceci est typique d'un peuplement pionnier dominé par une ou deux espèces, généralement des généralistes. Au contraire, les résultats pour les canaux S11 et S13 en mars et en mai, alors que ces canaux furent constamment en eau au moins depuis l'automne précédent, montrent une haute équitabilité. Cela nous indique qu'au cours de ce laps de temps les peuplements de ces canaux s'étaient structurés et organisés au travers de facteurs tels que la compétition interspécifique et la prédation. Si l'on considère que la partie traitée à la roténone du canal S11 fut la même lors des trois traitements (mars, mai et juillet), il apparaît alors que cette organisation des peuplements de poissons s'effectue assez rapidement (en moins de deux mois, voir tableau V).

La plus faible richesse spécifique du canal de Bezouze par rapport à celle du canal du Rendez-vous est due à une différence de

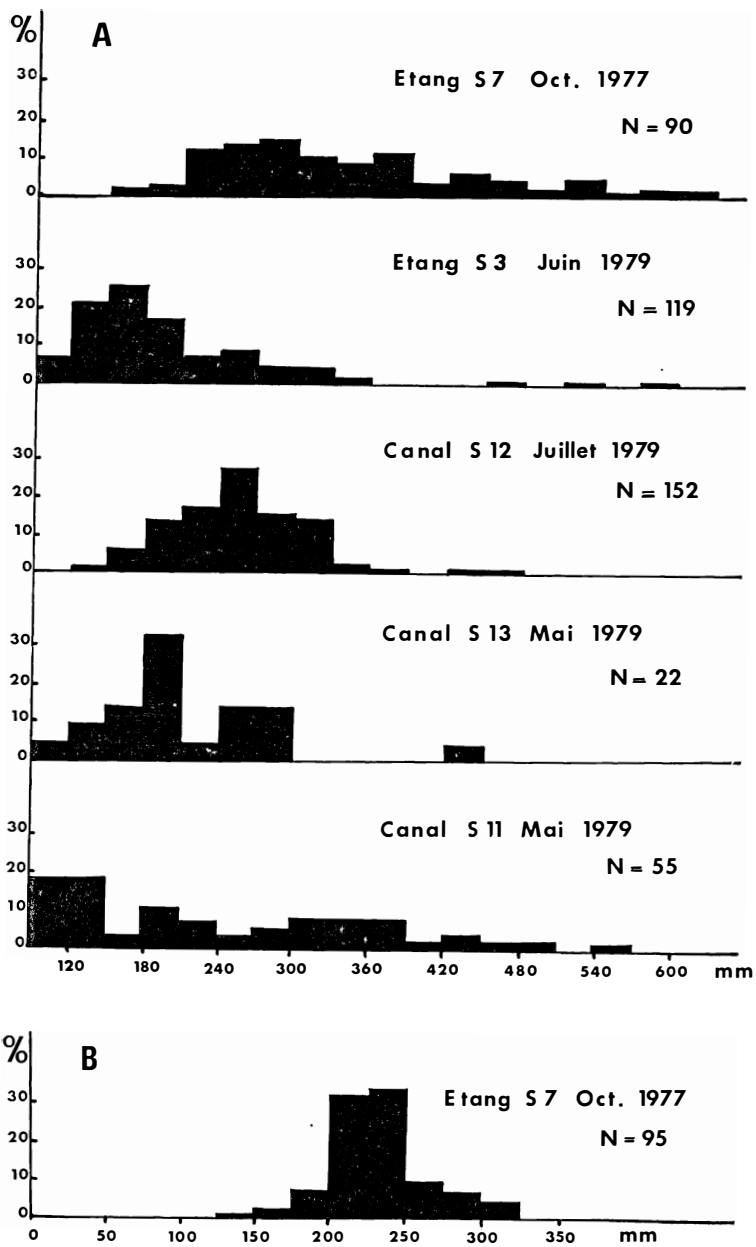
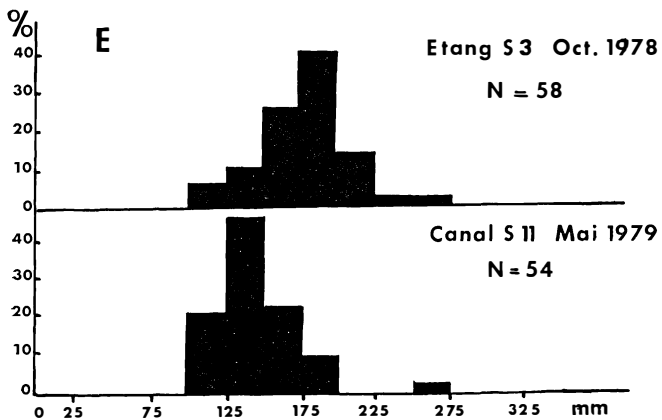
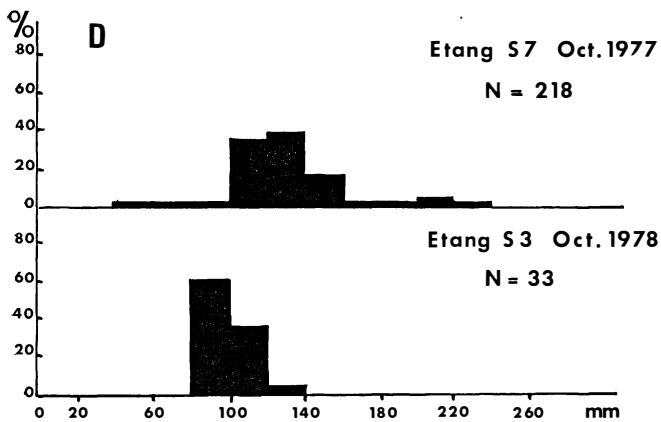
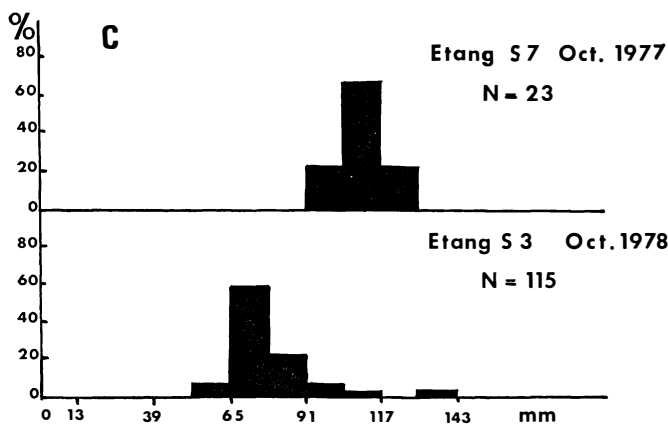


Figure 8. — Structure des populations de poissons appartenant à différentes espèces dans plusieurs sites.



A : Anguille, B : Brochet, C : Perche-soleil, D : Rotengle,
E : Poisson-chat. N : nombre d'individus.

la structure du milieu de ces deux canaux. Le premier est un canal d'alimentation (S12) récemment creusé, au fond légèrement vaseux, sans végétation immergée ou émergée. Au contraire, le Rendez-vous (S11) est un canal de drainage, vaseux et ancien, avec beaucoup de macrophytes et des roseaux abondants sur les bords. Ce canal est donc à même de procurer aux poissons un milieu plus hétérogène que celui du canal de Bezouze, et permet à un plus grand nombre d'espèces de coexister.

La structure des « populations » des lieux traités

Sur la figure 8, nous avons regroupé les histogrammes fréquences-classes de longueur de quelques espèces, avec la longueur en abscisse. Lorsque le nombre de poissons capturés nous le permettait, nous avons présenté plusieurs histogrammes de la même espèce dans des lieux différents à des époques diverses. La diversité et le déséquilibre de la composition et de la structure de ces populations sont manifestes. Il manque le plus souvent plusieurs classes d'âge. A l'exception de l'Anguille, il semble bien que les étangs temporaires soient principalement des emplacements de frai. La durée du séjour des adultes sexuellement matures dans de tels étangs paraît varier avec les espèces et avec l'époque de leur reproduction.

Notre hypothèse est donc que les adultes matures, qui sont les individus les plus grands d'une espèce, essayent de quitter rapidement les étangs temporaires après le frai, tout au moins dès que le niveau d'eau atteint un certain seuil (volume d'eau disponible). Ils se réfugient alors dans les canaux plus profonds et le plus souvent permanents. Cette interprétation semble confirmée par les captures dans le canal de Fumemorte (tabl. IV) et dans les étangs permanents.

Chez l'Anguille, dans deux cas (S7 en 1977 et S11, mai 1979) nous constatons une forte fréquence d'Anguilles vertes (jaunes) de grande taille ; il est surprenant que ces dernières n'aient pas encore effectué leur métamorphose en anguilles argentées et entrepris leur migration catadrome. Cela suggérerait-il que les anguilles de Camargue ont des difficultés à atteindre la mer afin d'entreprendre leur migration sexuelle ? Nos résultats à l'étang du Tampion semblent très instructifs à ce sujet et pourraient bien confirmer cette hypothèse dans une certaine mesure.

Le cas de la Carpe est particulièrement intéressant quant aux structures des sous-populations, très différentes entre les canaux et les étangs temporaires (fig. 9). Plutôt que de présenter des histogrammes fréquences-classes de longueur, nous avons préféré exposer nos résultats par des histogrammes ayant en abscisse l'âge des poissons (Crivelli, 1981) et en ordonnée la fréquence des biomasses en pourcentage. Immédiatement nous constatons, à une exception près (S11 en juillet), une absence des carpes adultes

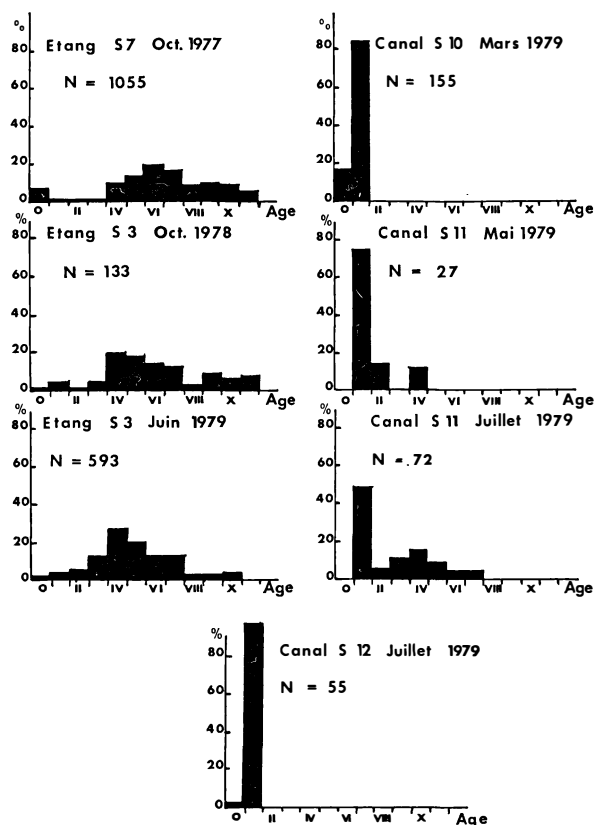


Figure 9. — Structure (biomasse/classe d'âge) des populations de carpes, *Cyprinus carpio* L. dans deux étangs temporaires et trois petits canaux sur la Tour du Valat.

matures dans les petits canaux (roubines). Dans ces derniers, seules les carpes immatures âgées d'un ou deux ans sont présentes et contribuent la plupart du temps pour plus de 70 % de la biomasse totale des carpes dans ce type de biotope (1). Ceci est d'autant plus remarquable que nous avons utilisé les biomasses et non le nombre d'individus par classes d'âge (plus une Carpe est âgée et plus son poids corporel est important). Il semble donc qu'en Camargue, chez la Carpe, nous ayons une remarquable ségrégation spatiale des individus selon l'âge. Cette organisation spatiale des carpes pourrait atténuer la compétition intraspécifique, pour la nourriture par exemple.

(1) Dans les canaux (S12 et (S10), respectivement 10,9 et 23,5 % des carpes âgées de 0+ ou 1+ avaient des blessures, occasionnées typiquement par le bec des hérons cendrés ou pourprés.

Comment expliquer ce phénomène ? Notre hypothèse est la suivante : avant l'assèchement des marais temporaires, lieu important du frai de cette espèce (Crivelli, 1981), une partie des carpillons de l'année ont pu s'échapper dans les canaux et ainsi éviter une mort certaine. Que font-ils alors ? Ils se déplacent, généralement en bancs dans le système complexe de canaux d'irrigation et d'assainissement, selon un ou des facteurs que nous ignorons (le courant, la disponibilité de la nourriture ?). Ils passent vraisemblablement tout l'automne et leur premier hiver dans ce type de biotope. Au printemps suivant, âgés alors d'un an (1 +), ils n'ont aucune raison de se rendre dans les étangs temporaires, puisqu'ils ne vont pas frayer, car toujours immatures. De plus, comme leur nourriture, essentiellement benthique, semble être moins abondante dans les étangs temporaires que dans les canaux (Tourenq, 1975), ces poissons resteraient dans ce type de milieu pendant toute leur première année de vie. Ceci expliquerait l'absence presque totale de cette classe d'âge et de la suivante (2 +) dans les étangs (fig. 9). Au cours de leur deuxième printemps, une partie des individus alors âgés de deux ans seront devenus matures (Crivelli, 1981) et pourront éventuellement rentrer dans un étang temporaire pour participer au frai ; les autres, toujours immatures entameront un nouveau cycle dans les canaux, semblable à celui qu'ils viennent d'effectuer. De fait, dès leur maturité sexuelle acquise, ces individus appartiendront au groupe des adultes et suivront un cycle spatial et temporel différent. Quel est ce cycle des adultes ? En hiver (décembre à mi-février), nous savons que les carpes adultes ralentissent leur métabolisme et qu'elles séjournent dans les parties les plus profondes des étangs en état de « léthargie » (Johnsen et Hasler, 1977). Dès le printemps, elles s'activent à nouveau et commencent à se préparer pour le frai. Vraisemblablement la majorité de ces carpes adultes vont frayer dans l'étang où elles ont passé l'hiver, puisque aucune migration n'a été observée en Camargue. Après le frai, dans les étangs temporaires, une grande partie de ces carpes adultes vont se laisser « piéger » par l'assèchement et mourir. Les individus qui auront échappé à cet accident iront rejoindre les grands canaux profonds ou les étangs permanents pour se nourrir intensivement avant d'entreprendre un nouveau cycle sexuel au début de l'automne (Crivelli, 1981). Après les pluies torrentielles d'automne, en octobre-novembre selon la saison, les carpes adultes recoloniseront les étangs temporaires où elles passeront l'hiver suivant. L'absence des carpes adultes dans les petits canaux (fig. 9) ne serait donc pas surprenante ; les quelques individus adultes présents en juillet dans le canal du Rendez-vous (S11) seraient des carpes qui, ayant échappé à la mort par assèchement, cherchent à se rendre dans un étang permanent ou un canal profond.

Cette hypothèse repose sur de nombreuses observations en

Camargue pendant plus de trois années et sur nos résultats. Nous pensons qu'elle doit être assez proche de la réalité et qu'il serait intéressant de la confirmer ou de l'infirmier, par exemple en utilisant la biotélémétrie.

Les relations taille-poids

Dans le tableau VI sont réunies les relations poids-longueur de plusieurs espèces présentes en Camargue. La relation calculée pour les soles n'est valable que pour les individus âgés d'un ou deux ans, puisque les poissons plus vieux ne fréquentent pas cette région. Nous n'avons pas pu calculer la relation taille-poids pour les autres espèces à cause de leurs trop faibles effectifs en Camargue.

Quelles espèces se reproduisent en Camargue ?

Sur les 39 espèces recensées en Camargue (tabl. I), 35,9 % se reproduisent en mer et 46,2 % en Camargue. Pour les 17,9 % restants nous n'avons pas pu savoir si ces espèces se reproduisent dans cette région, en mer ou encore dans le Rhône. Les espèces reproductrices en Camargue appartiennent à 9 types de guildes

TABLEAU VI

Relations poids-longueur de quelques espèces fréquentant les eaux camarguaises.

N : nombre d'individus ; a : exposant ; b : pente ± limite de confiance pour P < 0,05 ; r : coefficient de corrélation.

** Données de Crivelli (1981).*

Espèces	N	a	b	r
<i>Cyprinus carpio</i> L. ♀ *	901	6,613 . 10 ⁻⁵	2,73 < 2,78 < 2,83	0,96
♂	641	3,116 . 10 ⁻⁵	2,85 < 2,88 < 2,91	0,99
<i>Abramis brama</i> L. . . .	136	9,910 . 10 ⁻⁶	3,02 < 3,08 < 3,1 ²	0,99
<i>Scardinius erythrophthalmus</i> L.	218	5,410 . 10 ⁻⁶	3,17 < 3,24 < 3,31	0,98
<i>Tinca tinca</i> L.	69	1,479 . 10 ⁻⁵	2,92 < 3,01 < 3,10	0,98
<i>Ictalurus melas</i> (Ralinesque)	122	1,965 . 10 ⁻⁵	2,81 < 2,94 < 3,07	0,96
<i>Anguilla anguilla</i> L. .	144	5,740 . 10 ⁻⁷	3,11 < 3,18 < 3,25	0,99
<i>Gasterosteus aculeatus</i> L.	99	6,914 . 10 ⁻⁶	2,85 < 3,06 < 3,27	0,93
<i>Atherina boyeri</i> Risso	109	9,760 . 10 ⁻⁶	2,84 < 2,95 < 3,06	0,97
<i>Stizostedion lucioperca</i> L.	70	1,210 . 10 ⁻⁵	2,88 < 2,96 < 3,04	0,98
<i>Lepomis gibbosus</i> L. .	148	4,840 . 10 ⁻⁶	3,25 < 3,33 < 3,41	0,98
<i>Solea vulgaris</i> Quensel	76	3,796 . 10 ⁻⁶	3,04 < 3,16 < 3,28	0,98

reproductrices regroupées en trois catégories (Balon, 1975) : a) les poissons qui abandonnent leurs œufs, b) ceux qui les gardent et c) ceux qui les transportent. Dix espèces (55,6 %), toutes d'eau douce, font partie de la première catégorie : les œufs sont pondus sur le fond, dans une coquille (Bouvière) ou encore sur de la végétation immergée et sont ensuite abandonnés (A.1.4. ; A.1.5. ; A.2.3. (1)). Six espèces (33,3 %) appartiennent aux poissons qui pondent leurs œufs dans des « nids » que gardera le mâle (B.2.2. ; B.2.5. ; B.2.6. ; B.2.7.). Enfin, deux espèces (11,1 %) se retrouvent dans la catégorie des poissons ovovivipares qui incubent leurs œufs dans des appendices spéciaux jusqu'à l'éclosion (C.1.6. ; C.2.1.). De la première à la troisième catégorie, la stratégie de reproduction est de plus en plus évoluée et sophistiquée.

Toutes les espèces marines (sauf *Gobius niger*) présentes en Camargue font partie de deux autres guildes reproductrices : a) les poissons qui pondent des œufs pélagiques (A.1.1.) et b) ceux qui déposent leurs œufs sur le fond sableux et les abandonnent (A.1.6.). Ces deux guildes sont complètement absentes chez les espèces se reproduisant en Camargue et sont typiques des espèces marines (Balon, 1975).

Dans le tableau VII, nous constatons que plus la salinité augmente dans un étang, moins il y a d'espèces qui s'y reproduisent. A l'exception du Trou du Gabian (S16) qui est en relation directe avec le Rhône, nous observons un gradient négatif nord-sud du pourcentage d'espèces reproductrices.

D'une manière générale toutes les espèces se reproduisent en Camargue un ou deux mois plus tôt que leurs congénères vivant plus au nord de l'Europe. A part le Sandre, le Brochet, la Perche et la Carpe (Crivelli, 1981), toutes les espèces frayent de mai à fin juin. La reproduction du Brochet a été constatée mi-janvier à l'étang Redon (S7). A cette même période, plusieurs femelles de cette espèce prêtes à frayer ont été capturées au Fournelet (S8) et au Vaccarès. En février, sur les bords du Vaccarès, le Sandre et la Perche pondent leurs œufs. Les grands sandres semblent se déplacer par paires, mâle et femelle, lorsqu'ils se rendent sur le lieu du frai. Le reste de l'année, ce type d'individus est rarement capturé sur les bords de cet étang. 1977 et 1978 furent deux mauvaises années pour la reproduction du Sandre (pratiquement pas de jeunes de l'année en automne), alors qu'elle paraît s'être déroulée avec succès en 1979. Il est remarquable que lors de ces deux mauvaises années, le Vaccarès eut un niveau d'eau inhabituellement élevé. Ce facteur serait-il responsable totalement ou partiellement de ces mauvaises reproductions ? Nous ne pouvons répondre pour l'instant à cette question.

(1) Nomenclature de Balon (1975).

TABLEAU VII

Nombre (N) et pourcentage d'espèces se reproduisant (NR) dans douze étangs camarguais.

	Code des sites	N total	NR en Camargue	% R
Oligosaumâtres	02	6	5	83,3
	03	8	7	87,5
	04	14	10	71,4
	05	13	10	76,9
	06	11	9	81,8
	07	9	8	88,9
	16	13	7	53,8
Sau- mâtres	08	21	14	66,7
	09	26	16	61,5
Poly- sau- mâtres	01	14	5	35,7
	15	17	4	23,5
	17	22	9	40,9

Le Gobie marbré se reproduit aussi bien dans les canaux oligosaumâtres (alevins à la Capelière début mai) que dans les étangs inférieurs où les alevins de cette espèce sont nombreux. Le *Syngnathus abaster* se reproduit essentiellement dans les étangs poly-saumâtres parmi les herbiers de *Ruppia* (1).

Les brèmes frayent dans les grands canaux. Les « boules mouvantes » d'alevins de poisson-chat sont observées aussi bien dans les canaux que dans les étangs. Aucune reproduction des espèces rares d'eau douce n'a pu être prouvée. Il est probable que les conditions du milieu ne se prêtent pas au frai de ces espèces.

A l'exception des brèmes, des sandres et des perches, les alevins et les jeunes de l'année de la plupart des espèces se reproduisant en Camargue sont victimes d'un facteur de mortalité spécifique à cette région, l'assèchement. Il est difficile d'estimer dans quelles proportions ce facteur affecte le recrutement annuel de ces espèces en Camargue. Tous ces poissons pris au piège de l'assèchement sont fortement exploités par les oiseaux piscivores et plus spécialement par les Ardéidés (Hafner, 1977 ; M. Moser, *comm. pers.*). Ceux-ci, en pleine période de reproduction sont capables de nourrir leurs jeunes avec cette source supplémentaire de nourri-

(1) C'est dans ce même milieu que la reproduction des athérines, *Atherina boyeri* a été observée.

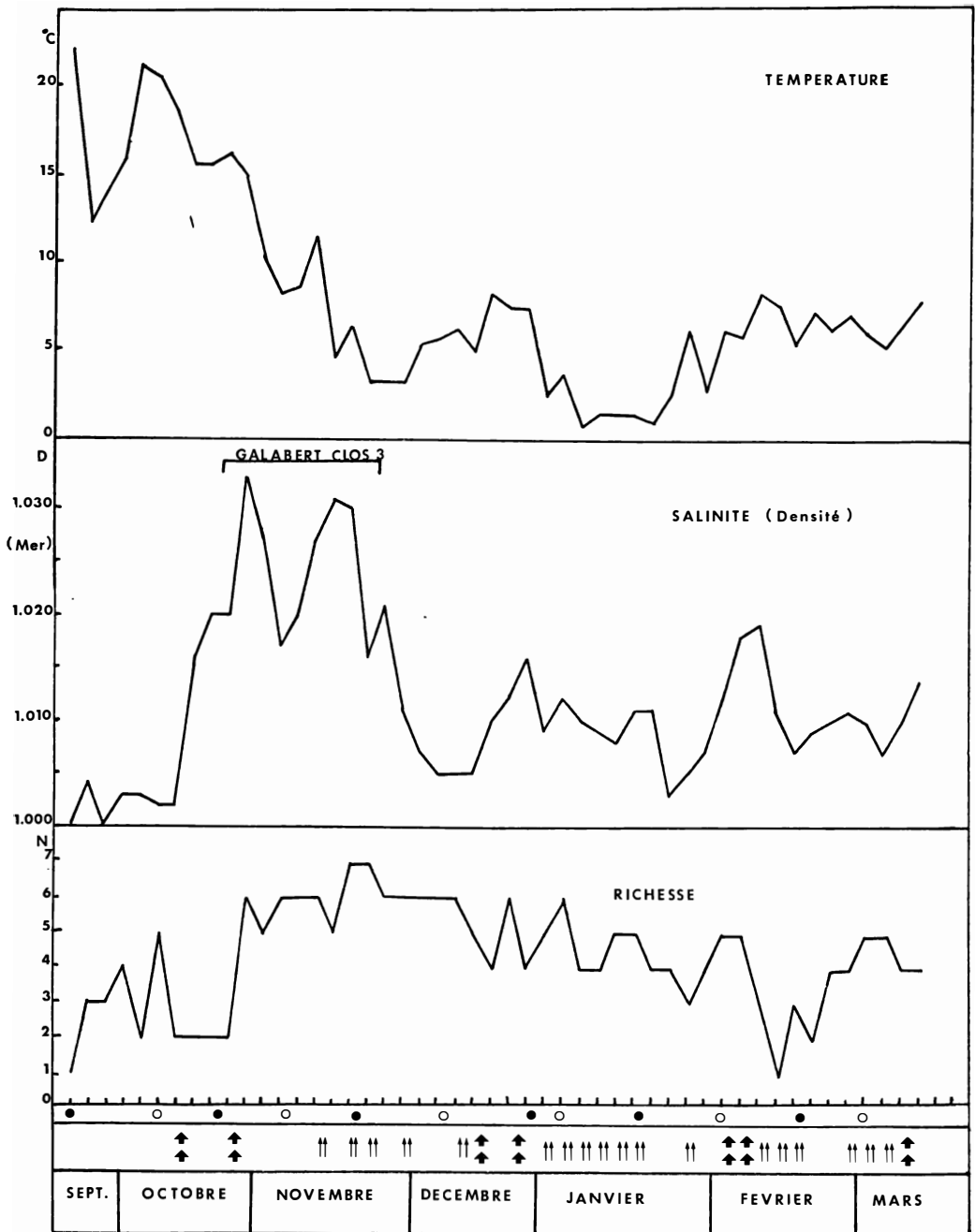
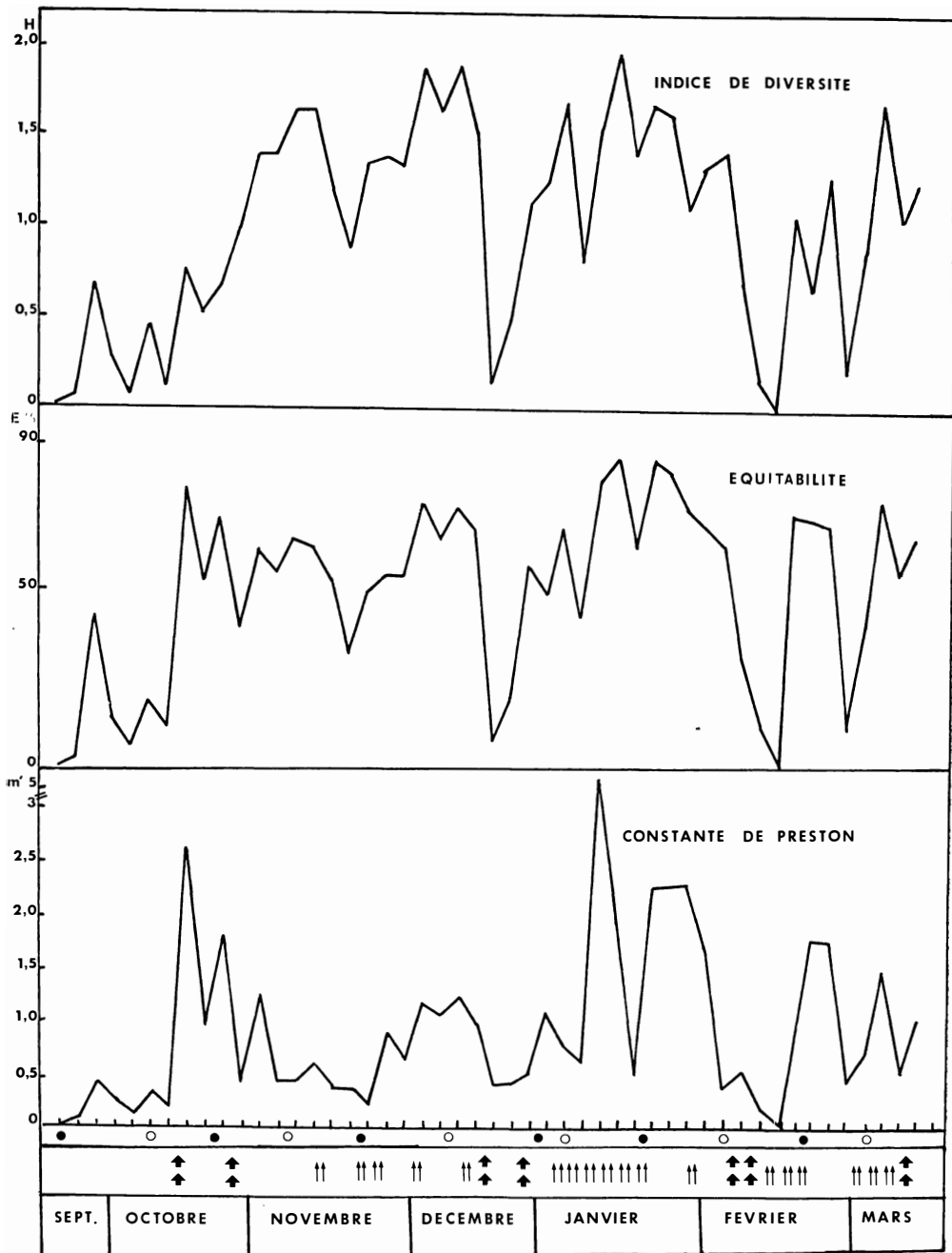


Figure 10. — Evolution de la température, de la salinité, de la richesse (genres), de la diversité, de l'équitabilité et de la constante de Preston de septembre 1979



à mars 1980 à l'étang du Tampan. ○ : pleine lune ; ● : absence de lune ;
 ↑↑ : entrée d'eau des étangs inférieurs ; ↑↑ : entrée d'eau de mer.
 Chaque point représente un échantillonnage (N = 49).

ture qui n'était pas disponible un ou deux mois auparavant lorsque le niveau d'eau des étangs était élevé.

B) LE CAS D'UN ÉTANG A CARACTÈRE LAGUNAIRE, LE TAMPAN (fig. 2)

Au cours des six mois de recherches sur cet étang, nous avons pêché à 49 reprises, soit deux pêches par semaine.

Du 15 septembre au 15 octobre, nous avions un étang d'eau douce (fig. 10). Mi-octobre, après une forte tempête du sud-est, l'eau de mer envahit l'étang en passant par-dessus la plage. L'augmentation de salinité entraîna la disparition des espèces dulcaquicoles (Carpe, Brème, Gardon et Perche-soleil), mais aucun poisson marin, à l'exception des soles, ne semble avoir pu pénétrer dans l'étang. Du 23 octobre au 20 novembre, la Compagnie salinière des Salins du Midi déversa des eaux très salées (35-50 ‰) dans le Tampan. Parallèlement, cette même compagnie dragua le canal menant du Tampan à la mer afin d'abaisser le niveau d'eau de l'étang qui devint alors une lagune salée (fig. 2 et fig. 10). Cette ouverture artificielle à la mer permit temporairement la libre circulation des eaux entre l'étang et la Méditerranée et le recrutement d'espèces marines (ex. : *Sargus*). Selon le régime des vents, ce canal fut plus ou moins ensablé à son embouchure, avant d'être complètement obstrué fin février. Le 11 novembre, par fort vent du Nord, les vannes de la Comtesse furent ouvertes et ce pour la première fois depuis le début de notre expérience. L'eau saumâtre des étangs inférieurs entra abondamment dans le Tampan avant de se jeter à la mer. Cette ouverture permit à de nombreux poissons (anguilles, daurades, soles) de gagner la mer pour y passer l'hiver ou entamer leur migration sexuelle (anguilles). Depuis cet événement et jusqu'à la fin de notre échantillonnage mi-mars, le Tampan fut une lagune saumâtre (4-26 ‰). Sa salinité fluctua selon les entrées d'eau de mer, les pluies et le régime des vents. La température mensuelle de l'eau, encore élevée en octobre (16,9° C) chuta nettement en novembre (6,99° C) et elle atteignit son minimum en janvier (1,88° C). Le niveau d'eau moyen du Tampan fut à son maximum en octobre, 41,33 cm (NGF) et son minimum en décembre, 19,43 cm. Il faut noter qu'à une seule reprise en 6 mois le niveau d'eau des étangs inférieurs fut supérieur à celui du Tampan. Les vents soufflèrent de 150 à 270 heures par mois (≥ 8 m/s), le plus souvent N-NW (Mistral) à l'exception du mois d'octobre où le « Marin » (SE) souffla plus communément (données du Centre d'Ecologie de Camargue, C.N.R.S.).

Les peuplements de poissons de l'étang du Tampan furent fortement perturbés par les modifications incessantes du milieu environnant (tabl. VII). Ils semblèrent spécialement sensibles aux variations de salinité, corrélées elles-mêmes avec la profondeur ($P < 0,01$). La biomasse totale par unités d'effort de pêche (trans-

TABLEAU VIII

Biomasses moyennes mensuelles (grammes par unité d'effort de pêche) des genres de poissons capturés à l'étang du Tampan de mi-septembre 1979 à mi-mars 1980. N : nombre d'échantillonnages.

— 625 —

Mois	N	<i>Anguilla</i>	<i>Mugil</i>	<i>Atherina</i>	<i>Solea</i>	<i>Sargus</i>	<i>Gobius</i>	<i>Gasterosteus</i>	Total
Septembre	4	1 295,0	74,8	3,8	—	—	0,05	—	1 377,05
Octobre	8	1 215,6	310,8	41,8	12,5	4,1	0,16	—	1 771,30
Novembre	9	1 075,0	1 212,7	465,0	71,6	10,6	12,30	1,40	2 848,62
Décembre	7	457,0	61,5	361,6	24,0	—	7,23	2,85	913,84
Janvier	9	85,8	55,3	98,4	9,1	—	8,50	0,90	264,85
Février	8	258,6	32,5	166,0	—	—	5,71	0,68	463,56
Mars	4	478,3	112,3	280,7	33,8	—	22,40	1,10	931,25

formation Log, $N = 49$) est corrélée significativement avec la profondeur de l'étang ($P < 0,05$) et avec sa salinité ($P < 0,01$), alors que la température ne l'est pas. Ceci ne signifie pas qu'au niveau des biomasses par unité d'effort de pêche des genres, pris séparément, aucune relation n'existe avec l'un de ces trois facteurs (ex. : le genre *Gobius* est corrélé avec la température, $P < 0,05$).

La richesse (fig. 10), dans ce cas il s'agit du nombre de genres, varie constamment. Elle fut la plus élevée lors de la phase salée de l'étang, au moment où celui-ci bénéficiait du recrutement à la fois de la mer, des étangs inférieurs et du Galabert Clos 3. De plus cette période coïncidait avec les mouvements migratoires pré-hivernaux de nombreuses espèces.

Les valeurs de l'indice de diversité (H' , fig. 10) ont varié significativement ($P < 0,01$) au cours des six mois de pêche. Leurs variations ne suivent pas celles de la richesse et d'une façon générale les valeurs de H' sont faibles. Trois baisses importantes de l'indice de diversité sont observées ; deux d'entre elles (décembre et mi-février) sont étroitement liées avec une entrée massive d'eau de mer et coïncident donc avec une brusque augmentation de la salinité de l'étang. Une corrélation négative significative ($r = 0,649$, $P < 0,01$), non linéaire, existe entre les valeurs de H' et la température ; par contre, aucune relation entre H' et la profondeur ou H' et la salinité n'est observée.

Les valeurs de l'équitabilité se situent généralement dans un intervalle de 50-70 % et dépassent rarement 80 %. Elles diffèrent significativement ($P < 0,05$) au cours du temps et elles suivent assez fidèlement les variations de l'indice de diversité.

Les distributions d'abondance des biomasses des genres des 49 échantillons s'ajustent d'une façon satisfaisante au modèle log-normal de Preston (r entre $\log q_i$ et i : 0,962-0,999). Pour une dizaine d'échantillons l'ajustement doit être considéré comme très approximatif (r : 0,842-0,948). Les variations de la constante de Preston (m' , fig. 10) paraissent suivre à peu près celles de l'équitabilité, mais avec des amplitudes très différentes.

L'évolution entre septembre et mars de la composition structurelle des populations d'athérines et d'anguilles est présentée dans les figures 11 et 12. Les autres espèces ne sont pas traitées, vu leurs faibles effectifs certains mois. Les distributions de longueur de l'Athérine sont relativement uniformes. En dessous de 30 mm de longueur, les captures ne sont certainement pas représentatives de ces classes de longueur. Nous avons procédé à la séparation des différentes sous-populations (classes d'âge) de la distribution de longueur du mois de décembre en utilisant la méthode mathématique dite par itérations (voir Do Chi, 1977 ; programme NORSEMP ; Abramson, 1971). Trois sous-populations sont définies et caractérisées par leur longueur moyenne comme suit : 38,99 mm (I +), 53,95 mm (II +) et 76,30 mm (III +). Les

individus I + sont en fait les poissons nés en mars-mai de la même année (1979) et ils sont en train de passer leur premier hiver. Ces résultats sont très similaires à ceux obtenus par Hervé (1978) et Skubich (1978) dans deux lagunes méditerranéennes. Skubich (1978) fixe une limite d'âge de quatre ans pour les athérines.

Chez les anguilles (fig. 12) nous constatons l'apparition d'anguilles argentées pour la première fois dans le Tampan en novembre. La taille minimale des anguilles capturées était de 120 mm ; en dessous de cette taille les captures ne sont donc pas représentatives. La majorité des captures est constituée par des anguilles de petite et moyenne tailles, les grands individus étant absents. Un chevauchement des tailles entre les argentées et les vertes (jaunes) est observé et est certainement dû au mélange des deux sexes. La présence des anguilles argentées en novembre correspond exactement à la première ouverture des vannes de la Comtesse par fort vent du nord. Roule (1937) explique que ce sont les courants de sortie (rhéotactisme) qui entraînent les anguilles migratrices (argentées), la salinité des eaux n'agissant que secondairement comme un stimulant (halotactisme). Dans l'étang du Tampan, nous avons pu observer ce même processus. Nous avons d'ailleurs une forte corrélation entre le vent du nord et la biomasse des anguilles pêchées ($r = 0,541$, $P < 0,01$).

Gandolfi-Hornoyold (1931) a noté la très petite taille des anguilles argentées mâles (290 mm) et femelles (420 mm) du Vaccarès. Bien que nous n'ayions pas séparé les sexes, nous pouvons confirmer que la plus petite Anguille argentée capturée mesurait 285 mm. Par comparaison, dans deux lagunes du sud de l'Adriatique, Rossi et Villani (1980) trouvent les longueurs minimales d'anguilles argentées suivantes : Lesina, 334 mm ; Varano, 310 mm.

Quelques civelles ont été capturées en janvier et février au Tampan. A la même époque, lors d'une ouverture des vannes de la Fourcade (Saintes-Maries-de-la-Mer) une importante montée de civelles se produisit. Ceci confirme les résultats de Finiger (1976) dans l'étang de Bages-Sigean (Aude). Cet auteur conclut que la montée des civelles sur la côte méditerranéenne française a lieu toute l'année avec un maximum pendant les mois d'hiver (voir également Bertin, 1951). En Camargue, un important recrutement de petites anguilles (100 à 125 mm) se produit lors du pompage de l'eau du Rhône au printemps pour la culture du riz.

Les résultats de l'analyse canonique sur les deux premiers axes sont inscrits dans un cercle d'unité 1 (fig. 13). Dans le tableau IX, nous présentons la matrice de corrélations pour les variables du premier groupe (espèces) et celles du second groupe (descripteurs). Les trois premières corrélations canoniques sont les suivantes : 0,921, 0,855 et 0,794. Elles démontrent une bonne affinité entre les axes canoniques qui contrôlent les deux groupes de variables.

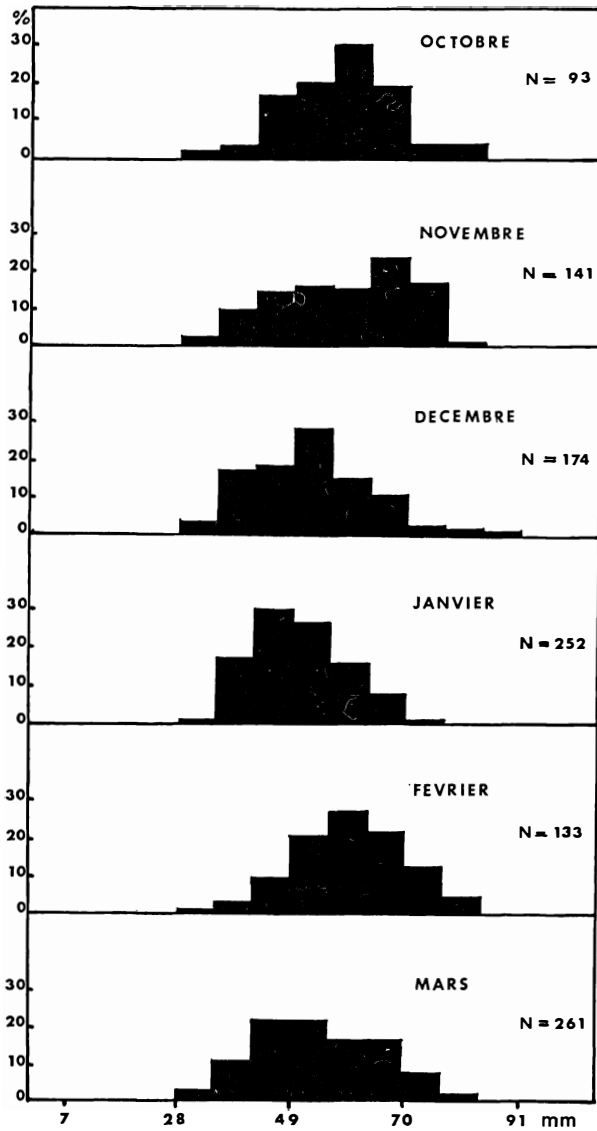


Figure 11. — Polygone des fréquences de taille d'*Atherina boyeri* (échantillons mensuels).

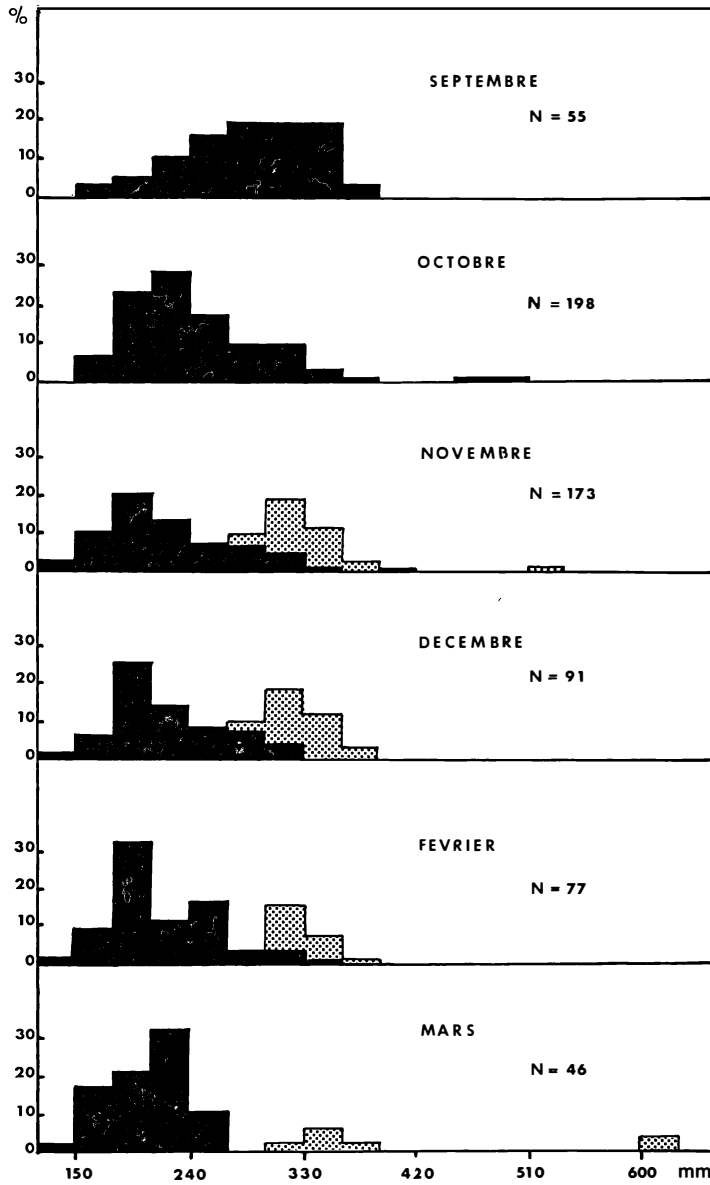


Figure 12. — Polygone des fréquences de taille d'*Anguilla anguilla* (échantillons mensuels) à l'étang du Tampan. En noir ce sont les anguilles vertes (jaunes) et en pointillés les anguilles argentées.

Dans le cercle A (fig. 13), nous constatons que le genre *Sargus* et la salinité expliquent l'axe 2, alors que le genre *Gasterosteus* et le vent du sud-ouest font de même sur l'axe 1. La profondeur contribue également à la variation sur l'axe 2 ; ceci découle certainement de la bonne corrélation entre la profondeur et la salinité. Le vent ouest-nord-ouest joue sur les deux axes. Les deux espèces de *Sargus* (tabl. I), poissons marins vivant sur le littoral, sont apparues à la suite de l'ouverture artificielle du canal reliant le Tampan à la mer, la salinité de l'étang étant alors de 41 ‰ (cf.

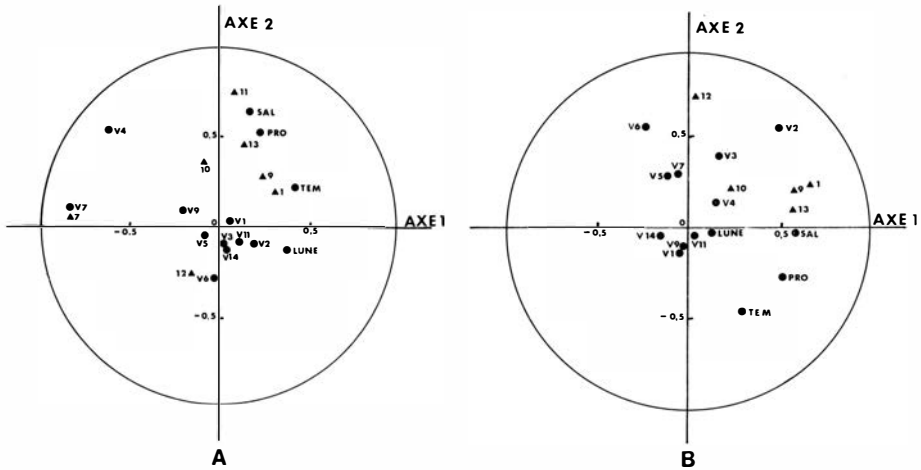


Figure 13. — Contributions des genres des poissons et des descripteurs du milieu aux deux premiers axes canoniques. Genres (▲) : 1. *Anguilla* ; 7. *Gasterosteus* ; 9. *Mugil* ; 10. *Atherina* ; 11. *Sargus* ; 12. *Gobius* ; 13. *Solea*. Descripteurs du milieu (●) ; SAL. salinité ; PRO. profondeur ; Tem. température ; V, vents : 1. nord ; 2. nord-nord-ouest ; 3. nord-ouest ; 4. ouest-nord-ouest ; 5. ouest ; 6. ouest-sud-ouest ; 7. sud-ouest ; 9. sud ; 11. sud-est ; 14. est-nord-est.

apport du Galabert). Tous les individus de ce genre ont disparu du Tampan lorsque la salinité de l'étang est descendue en dessous de 26 ‰. Par conséquent, ces deux espèces et plus particulièrement *Sargus annularis*, la plus commune des deux pourront être de bons indicateurs de la salinité d'un étang lagunaire (corrélation significative, biomasse de *Sargus* - salinité, $P < 0,01$). Il est difficile de discerner le rôle exact que jouent les vents (V4 et V7) et d'expliquer leur corrélation avec le genre *Gasterosteus*. Souvent les vents agissent sur la turbidité de l'eau. Dans notre cas, la turbidité a toujours été élevée et la différence entre les jours avec ou sans vents paraissait minime. Les phénomènes d'évitement de filets ne devrait donc pas intervenir au Tampan. Il se pourrait finalement que les vents soient un artefact de la méthode de pêche. Vu la fixité des filets employés, une grande quantité de

TABLEAU IX

Matrice de corrélations des espèces et des descripteurs abiotiques. Code identique à celui de la figure 13. N : 49 échantillonnages ; seuils de signification : 0,29 $P < 0,05$ et 0,37 $P < 0,01$.

	1	7	9	10	11	12	13	Sal	Pro	Tem	V1	V2	V3	V4	V5	V6	V7	V9	V11	V14	Lun
1	1,00	-0,02	0,54	0,07	0,10	0,40	0,21	0,28	0,32	0,24	-0,06	0,54	0,25	0,00	-0,03	-0,01	0,04	-0,02	0,07	-0,09	0,24
7		1,00	-0,01	0,11	-0,07	0,27	0,10	-0,05	-0,08	-0,32	-0,07	0,08	0,10	0,58	0,09	0,01	0,82	0,17	-0,08	-0,07	-0,30
9			1,00	0,23	0,16	0,35	0,62	0,43	0,24	-0,08	-0,10	0,40	0,20	0,01	0,00	-0,07	-0,04	-0,03	-0,06	-0,04	0,27
10				1,00	0,37	0,35	0,33	0,21	-0,06	-0,18	-0,13	0,08	0,08	0,42	0,17	0,15	0,04	0,05	-0,09	-0,07	-0,19
11					1,00	-0,16	0,59	0,51	0,39	0,11	0,08	-0,10	-0,09	0,36	0,00	-0,07	-0,04	-0,05	-0,07	-0,04	-0,16
12						1,00	0,07	0,02	-0,18	-0,32	-0,12	0,42	0,31	0,10	0,22	0,42	0,22	-0,07	-0,03	-0,03	0,05
13							1,00	0,41	0,24	-0,08	-0,03	0,31	0,10	0,19	-0,04	-0,11	-0,03	-0,08	-0,05	-0,08	-0,13
Sal								1,00	0,59	-0,09	0,06	-0,08	-0,03	0,07	0,16	0,00	-0,05	0,00	0,11	-0,09	0,20
Pro									1,00	0,21	0,27	0,08	0,00	0,08	0,11	-0,23	-0,01	0,20	0,32	-0,06	0,19
Tem										1,00	-0,06	-0,16	-0,27	-0,09	-0,07	-0,03	-0,14	-0,05	0,29	-0,13	0,07
V1											1,00	0,08	-0,06	-0,08	-0,10	-0,08	-0,06	-0,06	-0,13	-0,06	0,06
V2												1,00	0,35	0,02	-0,09	-0,07	0,08	-0,05	-0,11	-0,05	0,11
V3													1,00	0,10	-0,08	-0,06	0,19	-0,04	-0,03	-0,04	-0,07
V4														1,00	0,02	-0,04	0,70	-0,03	-0,07	-0,03	-0,21
V5															1,00	0,32	-0,04	0,24	-0,01	-0,04	-0,12
V6																1,00	-0,03	-0,03	-0,07	-0,03	-0,04
V7																	1,00	-0,02	-0,05	-0,02	-0,14
V9																		1,00	0,22	-0,02	-0,21
V11																			1,00	-0,05	-0,04
V14																				1,00	-0,15
Lun																					1,00

végétation aquatique est arrachée par fort vent et s'accumule dans les queues des capêchades offrant un milieu favorable à des poissons tels que les *Gobius* ou les épinoches habituellement associés aux herbiers. A la simple observation, il nous a semblé qu'il y avait une bonne corrélation entre la présence ou l'absence d'une telle végétation et la quantité récoltée des poissons précités.

Lors de cette première analyse, les deux genres qui représentent la principale source de variation sur les axes 1 et 2 constituent malencontreusement une infime partie de la biomasse totale des poissons de l'étang du Tampan. Par conséquent, nous avons recommencé l'analyse en supprimant ces deux genres, en espérant découvrir les facteurs prédictibles des biomasses des genres principaux masqués dans la première analyse. Le résultat est illustré dans le cercle B (fig. 13). Les trois premières corrélations canoniques sont les suivantes : 0,830, 0,745 et 0,716 — soit nettement inférieures à celles de la première analyse. Ce dernier fait n'est pas surprenant puisque nous avons supprimé les deux principales sources de variation. L'axe 1 est expliqué cette fois par trois genres : *Anguilla*, *Mugil* et *Solea* et par deux descripteurs du milieu : la salinité et la profondeur. Le genre *Gobius* et les vents nord-nord-ouest et ouest-sud-ouest expliquent l'axe 2. Une opposition intéressante entre la température et le genre *Gobius* apparaît sur l'axe 2. La salinité est corrélée significativement (tabl. IX) avec les biomasses de mullets ($P < 0,01$) et de soles ($P < 0,05$). Les biomasses d'anguilles le sont avec la profondeur ($P < 0,05$). Comme la salinité et la profondeur sont fortement corrélées entre elles ($P < 0,01$) toutes deux sont donc prédictibles des biomasses de ces trois genres. Contrairement aux idées reçues, les phases de la lune ne jouent pas un rôle déterminant dans la prévision des quantités d'anguilles capturées. Westin et Nyman (1979) ont trouvé qu'une plus grande activité des anguilles est plutôt liée à la température qu'aux phases de la lune. Le genre *Gobius* contribue fortement sur l'axe 2, associé aux deux vents V2 et V6. Comme nous l'avons expliqué précédemment pour l'Épinoche, il est difficile d'interpréter les descripteurs vents. Par contre, le genre *Gobius* est corrélé significativement (non linéairement) et négativement avec la température ($P < 0,05$). Il apparaît qu'en dessous de 8° C les biomasses de *Gobius* sont plus importantes que pour des températures plus élevées. Il est intéressant de noter que Dolique (1958) a montré expérimentalement que les gobies résistent mieux à une augmentation de salinité après un abaissement de température, le contraire étant également vrai. Dans notre cas, étant donné les fréquents et brusques changements de salinité, il est fort possible que ce phénomène d'adaptation ait joué et influencé l'activité des gobies, et par la même occasion leur capture.

Dans les deux analyses, plusieurs descripteurs du milieu tels que les phases de la lune, la température (dans une moindre

mesure) et un grand nombre de vents, plus le genre *Atherina*, ne contribuent pas d'une manière significative aux variations sur les deux premiers axes.

Il apparaît donc qu'une telle analyse canonique permet de dégager d'une façon relativement claire les meilleurs descripteurs prédictibles des biomasses de certaines espèces réagissant à un ou des facteurs bien définis.

Au cours de ces six mois de travail dans le Tampan, nous avons également suivi le recrutement des alevins (≤ 50 mm) de mulets (tabl. X). Nous avons employé la méthode des coecums pyloriques (Farrugio, 1975) pour la détermination des différentes espèces de *Mugil*. En septembre aucun alevin ne fut capturé et c'est seulement fin octobre, lors de l'ouverture artificielle à la mer, que les premiers alevins de muges apparurent. Ils furent très nombreux en novembre, puis disparurent pendant les mois froids (de décembre à la mi-février). Ils entrèrent à nouveau dans le Tampan fin février et début mars, à la faveur d'entrées d'eau de mer par-dessus la plage. Nous analyserons les résultats espèce par espèce et les comparerons avec des données similaires obtenues pour la côte méditerranéenne française (Ezzat, 1964 ; Albertini-Berhaut, 1974 ; Skubich, 1978 ; Hervé, 1978).

Mugil saliens n'a été trouvé dans le Tampan qu'au stade d'alevin. Cette espèce n'a jamais été décrite au nord de la Digue à la mer. Selon Faouzi (1938), elle est sténohaline (16 à 40 ‰), ce qui expliquerait son absence en Camargue. Skubich (1978) a trouvé des alevins (43 mm) et des juvéniles (92 et 118 mm) de cette espèce en mars au Piémanson (S15), dont la salinité moyenne est de 18 ‰. Par contre Hervé (1978) à Salse-Leucate trouve des alevins de *Mugil saliens* d'avril à juin.

Mugil cephalus représente 90 % des alevins capturés en automne. Au printemps, seul 30 % des alevins sont des *Mugil cephalus*. Les longueurs moyennes des alevins de cette espèce capturés en novembre et de ceux capturés en février et mars sont très semblables ; cela indiquerait qu'au large de la Camargue il y aurait deux périodes de ponte de *Mugil cephalus*, une en fin d'été et une en fin d'automne. Ces dates sont un peu plus tardives que celles notées pour les alevins de cette espèce entrant dans l'étang de Berre (Ezzat, 1964).

Les alevins de *Mugil auratus* sont absents en automne, mais ils sont très fortement représentés dès la fin février. Cette situation est identique à celle observée à l'étang de Salse-Leucate (Hervé, 1978), bien que la longueur moyenne des individus de cette région soit un peu plus faible (24 mm en fin mars, Hervé, 1978). Curieusement cette espèce n'a pas été trouvée au Piémanson par Skubich (1978). Elle le sera l'année suivante par Fabbiani (1979).

Enfin, début mars, nous avons capturé un très petit nombre

TABLEAU X

*Captures des alevins de mulets dans le Tampan en automne 1979 et au printemps 1980.
L : longueur moyenne ; N : nombre total d'alevins disséqués.*

Mois	N	<i>Mugil saliens</i>			<i>Mugil cephalus</i>			<i>Mugil auratus</i>			<i>Mugil ramada</i>		
		%	L	Lmin-Lmax	%	L	Lmin-Lmax	%	L	Lmin-Lmax	%	L	Lmin-Lmax
Fin octobre-novembre	70	10	41,6	38-46	90	31,1	25-45	—	—	—	—	—	—
Février	46	8,6	44	40-47	28,3	29,4	27-32	63	26,8	19-32	—	—	—
Mars	412	1,7	39	35-42	19,4	29,8	26-38	77,9	28,8	19-36	1,0	40,8	40-42

d'alevins de *Mugil ramada* Risso. Hervé (1978) ne trouve cette espèce à Salse-Leucate qu'au mois de mai. Donc, comme pour le Mulet doré, la ponte doit se situer en plein hiver, ce qui est plus tardif que celle constatée pour cette espèce dans l'étang de Berre (Ezzat, 1964). Par contre, cela concorde avec la situation en Tunisie (Farrugio, 1975).

D'une façon générale, la ponte des différentes espèces de mulets semble très étalée dans le temps et varie beaucoup selon la localisation géographique. L'arrivée des alevins dans les étangs dépend avant tout des ouvertures à la mer et, dans un second temps, de la salinité de ceux-ci (« appel des étangs », Heldt, 1929). Nous n'avons jamais pu trouver en Camargue *Chelo labrosus*, le Mulet lippu. Cette espèce, déjà considérée comme rare par Gourret (1897), est décrite au Piémanson par Fabbiani (1979). Tous les mulets capturés au Tampan avaient entre 100 et 200 mm de longueur et étaient donc des immatures (I et II ?). Seuls quelques adultes de grande taille furent pêchés en novembre lors de leur descente à la mer.

En conclusion, nous retiendrons les points suivants de notre étude de l'étang lagunaire du Tampan :

1) Un bouleversement constant des peuplements de poissons à cause des variations imprévisibles et fréquentes des facteurs physiques du milieu. Le plus important d'entre eux paraît être la salinité. Nous mentionnerons les conclusions de Labat (1966) qui résume bien cette question de l'impact des changements de salinité sur les poissons : « Ainsi d'une façon générale, bien que les facultés adaptatives soient spécifiques, la plupart des poissons sont capables de modifier plus ou moins spontanément leur milieu intérieur, sous l'influence d'une hypotonicité ou d'une hypertonicité de leur biotope, pourvu que les changements se produisent d'une façon lente et progressive. Cependant, il existe une certaine limite dans l'efficacité des mécanismes mis en jeu, où seul le facteur temps pourrait permettre la progressivité des processus physiologiques osmorégulateurs, et éviter l'agression anoxique. » (Labsat, 1966).

2) Les changements de la diversité, de la richesse et de la structure de ces peuplements peuvent être étonnamment rapides, 24 à 48 heures. Cela présuppose que toutes les espèces qui ne sont ni eurythermes, ni euryhalines ont très peu de chances de se développer et de survivre dans un tel système.

3) L'importance vitale de la mer pour la majorité des espèces fréquentant ce type d'étang. La mer est un habitat de « rechange » lorsque les conditions abiotiques de l'étang lagunaire deviennent trop contraignantes ; elle est également le lieu de reproduction de toutes ces espèces.

4) L'action fondamentale de l'homme dans la gestion des vannes de la Digue à la mer et dans l'entretien des liaisons entre

les étangs et la mer pour la pérennité et le renouvellement des peuplements de poissons en Camargue.

CONCLUSION GENERALE

Après avoir traité de quelques aspects des peuplements de poissons en Camargue, aussi bien au nord qu'au sud de la Digue à la mer, il s'avère que deux paramètres fondamentaux gérés par l'homme sont responsables de la structure, de la richesse et de la diversité de ces peuplements de poissons. Ces facteurs sont les suivants :

- La quantité d'eau douce annuellement rejetée au Vaccarès.
- La gestion des vannes de la Digue à la mer pour l'entrée d'eau salée dans les étangs inférieurs.

La biomasse totale des peuplements de poissons (à l'exception de l'Anguille) des étangs oligosaumâtres va dépendre principalement de la dynamique de la reproduction et des facteurs de mortalité des espèces vivant dans ces étangs. Au contraire, la biomasse totale des peuplements de poissons des étangs saumâtres et polysaumâtres va surtout dépendre du recrutement en alevins et juvéniles des espèces euryhalines et eurythermes se reproduisant en mer (voir tabl. VII). L'homme va donc contrôler d'une manière presque totale la dynamique de ces peuplements par sa gestion de la Digue à la mer. Par contre, dans le cas des étangs oligosaumâtres, son action sur les populations de poissons sera beaucoup plus atténuée.

Les échanges entre le Vaccarès et les étangs inférieurs étant incessants et importants (Heurteaux, 1971), la salinité du Vaccarès remonterait et certainement celui-ci retrouverait sa physionomie d'étang typiquement saumâtre, si l'on laissait entrer de l'eau salée dans les étangs inférieurs. Cela est-il techniquement possible ? Nous savons que le niveau de la mer est constamment supérieur à celui des étangs côtiers et inférieurs, du moins de septembre à mars-avril. Donc, par temps calme ou par vents du sud-est il serait facile de laisser ouvertes les vannes de la Digue à la mer. Cela permettrait une entrée substantielle d'eau salée et également, point très important, une montée des alevins et des juvéniles des espèces euryhalines. Ces derniers peupleraient les étangs inférieurs et même le Vaccarès et ses satellites. Dans notre expérience du Tampan, nous avons pu définir que les mois d'octobre-novembre d'une part et de fin février à début avril d'autre part, sont des périodes favorables pour ces migrations trophiques de jeunes poissons.

Malheureusement, une telle politique a toujours rencontré en Camargue l'opposition toute-puissante des agriculteurs qui craignent comme la peste un apport d'eau salée au nord de la Digue

à la mer. Cet apport serait, selon eux, préjudiciable aux cultures. Ces craintes sont-elles justifiées ? Heurteaux (1971), spécialiste de ces problèmes écrit : « ... A propos de l'accroissement de la salinité du Vaccarès souhaité par les conservateurs de la nature, il convient de souligner que cela ne constitue nullement une menace pour les riziculteurs puisque les échanges Vaccarès-nappe aquifère semblent très limités dans l'espace et que les eaux souterraines adjacentes ou sous-jacentes au Vaccarès sont plus salées que l'étang lui-même. »

Tant que le système restera ce qu'il est actuellement, nous continuerons à observer un adoucissement général des étangs camarguais, une productivité moindre, une banalisation du milieu et une disparition à long terme de la pêche aux petits métiers, faute de poissons de qualité en quantité suffisante.

Cet état de fait était déjà connu au Moyen Age, mais il ne semble pas que les hommes aient retenu les leçons de l'Histoire. Petit (1953) emprunte à Régy l'extrait d'un mémoire datant du XVII^e siècle, conservé dans les Archives de la commune de Mauguio. Ce texte concerne le grau de l'étang de Mauguio (Languedoc) et il aurait pu être écrit à peu de choses près, trois siècles plus tard, à propos de la situation camarguaise :

« Il souloit avoir un grau aux plages dudit Mauguio, lequel dura environ cent vingt ans, s'étant fermé et entassé par des sables en l'année 1659, ce qui arriva d'un côté à cause de la guerre, appréhendant que les étrangers n'entrassent par le dit grau venant par mer, et de l'autre que les rentiers de la Manigueire du travers fermoient les trous et canals par où les eaux de la mer et de l'étang entroient et sortoient, qui entretenoient ledit grau. Quelques années après, se fit un nouveau grau du côté du levant, lequel dura quelques années, et après se ferma et entassa de sable, comme le précédent. La perte de ces graus a causé de grands préjudices et intérêts aux habitants dudit Mauguio, desquels une bonne partie se prévaloit par moyen de la pêcherie des étangs lesquels étoient grandement peuplés de poissons par moyen du grau où maintenant ne se pêchent que des carpes et autres mauvais poissons et peu de bons, étant la pêche quasi du tout perdue audit Mauguio. »

Dans cette étude nous n'avons qu'apporté une première contribution à une meilleure compréhension des peuplements de poissons de la Camargue. Dans le futur, il sera nécessaire de connaître l'organisation spatiale et temporelle des différentes espèces dans les étangs. Il faudra également étudier leur nourriture et les facteurs responsables d'éventuelles compétitions intra- ou interspécifiques. Enfin, il faudra surtout que les recherches ichtyologiques ne soient plus le parent pauvre des activités scientifiques en Camargue.

SUMMARY

Fish communities in the Camargue wetlands, both temporary and permanent marshes as well as irrigation and drainage canals, were studied from 1977 to 1980. The main part of this work was carried out in wetlands isolated from direct contact with the sea

by a dike, the Digue à la mer. Three major types of wetlands and their associated fish species are described in the Camargue : the freshwater (0-5 g/l Cl⁻), the brackish (5-16 g/l Cl⁻), and the very brackish (16-35 g/l Cl⁻). A significant relationship ($P < 0.01$) was found between the species richness and the surface area. The slope of this regression (0.134) is lower than that found for other aquatic systems. Four associations of fish were determined and their meaning is discussed. The biomass of temporary freshwater marshes ranged between 13 to 76 kg/ha and was much lower than those found in the small freshwater canals : 112 to 2 544 kg/ha. Common carp, *Cyprinus carpio* L., is the dominant species in freshwater wetlands (70 to 85 % of total biomass). A space partitioning between the immature and the adult carp is described. In one waterbody studied south of the Digue à la mer, linked temporarily with the sea, the fish community composition underwent frequent and rapid changes according to the variations of environmental factors. The salinity appeared to be the most important factor affecting diversity and evenness of the fish community in this etang. A canonical analysis was used to determine which of the environmental factors had the greatest impact on the abundance of the different fish genus. Only 46.2 % of the fish species studied reproduce in the Camargue, while 35.9 % migrate to the sea for spawning. The importance of a link with the sea as well as that of a sound water management plan for the Camargue as a whole are pointed out.

REMERCIEMENTS

Ce travail a pu être mené à bien grâce à des bourses de la Fondation Tour-du-Valat et de la Baslerstiftung. Je remercie infiniment le Dr P. Heurteaux et le Pr. J. Daget d'avoir accepté de critiquer et de corriger un premier manuscrit. Vincent Boy a établi les programmes d'ordinateur et m'a aidé et conseillé pour tous les problèmes de statistiques.

BIBLIOGRAPHIE

- ABRAMSON, N.J. (1971). — Computer programs for fish stock assessment. *F.A.O. Fish. Tech. Pap.*, 101, 11 pp.
- AGUESSE, P. (1957). — La classification des eaux poikilohalines, sa difficulté en Camargue, nouvelle tentative de classification. *Vie Milieu*, 8 : 341-365.
- AGUESSE, P. & MARAZANOF, F. (1965). — Les modifications des milieux aquatiques de Camargue au cours des trente dernières années. *Annls. Limnol.*, 1 : 163-190.
- ALBERTINI-BERHAUT, J. (1973). — Biologie des stades juvéniles de Téléostéens Mugilidae, *Mugil auratus* Risso 1810, *Mugil capito* Cuvier 1829 et *Mugil saliens* Risso 1810. *Aquaculture*, 2 : 251-266.
- BAGENAL, T.B. (1974). — A buoyant net designed to catch freshwater fish larvae quantitatively. *Fresh. Biol.*, 4 : 107-111.
- BALON, E.K. (1975). — Reproductive guilds of fishes : A proposal and definition. *J. Fish. Res. Board Can.*, 32 : 821-864.

- BARBOUR, C.D. & BROWN, J.H. (1974). — Fish species diversity in lakes. *Amer. Natur.*, 108 : 473-489.
- BEATTIE, M., BROMLEY, H.J., CHAMBERS, M. GOLDSPINK, R., VIJVERBERG, J. VAN ZALINGE, N.P. & GOLTERMAN, H.L. (1972). — Limnological studies on Tjeukemeer, a typical Dutch « polder reservoir » ; in : Kajak, Z. & Hillbricht-Ilkowitz (eds), *Problems of freshwaters*, Cracovie, Pologne.
- BERTIN, L. (1951). — *Les anguilles*. Payot, Paris.
- CASABIANCA, M.-L. & KIENER, A. (1969). — Gobiidés des étangs corses : systématique, écologie, régime alimentaire et position dans les chaînes trophiques. *Vie Milieu*, 20 : 611-634.
- CRIVELLI, A. (1979). — *Contribution à l'écologie de la Carpe, Cyprinus carpio L., dans les étangs de la Camargue, dans le sud de la France*. Thèse, Paris VI.
- CRIVELLI, A. (1981). — The biology of the Common Carp, *Cyprinus carpio L.*, in the Camargue, southern France. *J. Fish Biol.*, sous presse.
- DAGET, J. (1976). — *Les modèles mathématiques en écologie*. Masson, Paris.
- DO-CHI, T. (1977). — Détermination statistique de l'âge : quelques méthodes de décomposition d'un échantillon en composantes gaussiennes. *Océanis*, 10 : 503-530.
- EZZAT, A. (1965). — *Contribution à l'étude de la biologie de quelques Mugilidae de la région de l'Etang de Berre et de Port-de-Bouc*. Thèse, Marseille.
- FABBIANI, L.A. (1979). — *Biologie et écologie de deux Carides (Crustacea-Decapoda) d'une lagune camarguaise : Crangon crangon et Paleamon squilla de l'étang du Grau de Piémanson*. Thèse, Montpellier.
- FAOUZI, H. (1948). — Quelques aspects de la biologie des muges en Egypte. *Rapp. P.V. Comm. Int. Expl. Mer Medit.*, 11 : 63-68.
- FARRUGIO, H. (1975). — *Les muges (Poissons, Téléostéens) de Tunisie. Répartition et pêche. Contribution à leur étude systématique et biologie*. Thèse, Montpellier.
- FINIGER, R. (1976). — Contribution à l'étude biologique et écologique des civelles (*Anguilla anguilla* Linné 1758) lors de leur pénétration dans un étang méditerranéen. *Vie Milieu*, 26 : 123-144.
- GANDOLFI-HORNOLD, A. (1931). — Observations sur la petite Anguille de l'étang du Vaccarès. *Bull. Soc. Nat. Acclim. Fr.*, 78 : 196-204.
- GANDOLFI-HORNOLD, A. (1935). — Le sexe, la croissance de la petite Anguille jaune du marais de la Grand-Mar (Camargue). *Bull. Centr. Aquic. Pêche*, n° 7-8.
- GOUBIER, J. (1975). — *Biogéographie, biométrie et biologie du Sandre, Lucioperca lucioperca L., Osteochthyen, Percidé*. Thèse, Lyon.
- GOURRET, P. (1897). — Les étangs saumâtres du midi de la France et leurs pêcheries. *Annls. Mus. Hist. nat. Marseille*, 5 : 1-386.
- GRASSLE, J.F. (1973). — Variety in coral reef communities, pp. 247-270 ; in : Jones, O.A. & Endean, R (eds), *Biology and geology of coral reefs*, vol. 2, Academic Press, Londres.
- HAFNER, H. (1977). — *Contribution à l'étude écologique de quatre espèces de hérons (Egretta garzetta L., Ardeola ralloides Scop., Ardeola ibis L., Nycticorax nycticorax L.) pendant leur nidification en Camargue*. Thèse, Toulouse.
- HELDT, H. (1929). — Le lac de Tunis. Résultats des pêches au filet fin. *Stn. Océan. Salambo Bull.*, n° 11, 74 pp.
- HEURTEAUX, P. (1962). — L'eau et le sel en Camargue. Position du problème et résultats des premières recherches. *Terre et Vie*, 16 : 11-33.
- HEURTEAUX, P. (1971). — *Examen des différents aménagements hydrologiques envisageables susceptibles d'améliorer la pêche de l'Impériaux*. Rapport cyclostylé, 8 pp.
- HEURTEAUX, P., MESTRES, R. & VAQUER, A. (1973). — Contamination des milieux aquatiques camarguais par les résidus de produits phytosanitaires. *Terre et Vie*, 27 : 33-61.

- HUSSENOT, J., CASTEL, J., SERET, B., SKUBICH, M. & MORIN, L. (1978). — *Des sites possibles pour l'aquaculture marine sur le littoral d'Arles et de Port Saint-Louis du Rhône*. Rapport CNEXO.
- IVANOV, L. (1968). — Le Sandre (*Lucioperca lucioperca* L.) en tant qu'objet de pêche dans nos lacs du bord de la Mer Noire. *Poc. Res. Inst. Fish. Ocean. Varna* 9 : 31-35 (en russe).
- JOHNSON, P.B. & HASLER, D. (1977). — Winter aggregation of Carp (*Cyprinus carpio* L.) as revealed by ultrasonic tracking. *Trans. Amer. Fish. Soc.*, 106 : 556-559.
- JOHNSON, A.R., MORGAN, N.G.K.C. & MORGAN, N.C. (1980). — Une extension de l'aire de répartition de la Bouvière (*Rhodeus sericeus amarus* Bloch 1972). *Terre et Vie*, 34 : 135-137.
- KIENER, A. (1968 a). — L'évolution des populations de sandres dans deux étangs méditerranéens. *Terre et Vie*, 22 : 470-491.
- KIENER, A. (1968 b). — Capture d'un jeune Esturgeon dans l'étang de Vaccarès. *Terre et Vie*, 22 : 492-495.
- KOHLER, A. (1976). — Observations biologiques et biométriques sur *Atherina boyeri* Risso dans l'étang du Prévost à Palavas (Hérault). *Vie Milieu*, 26 : 157-174.
- KRUMHOLZ, L.A. (1948). — The use of rotenone in fisheries research. *J. Wildl. Mgmt.*, 12 : 305-317.
- KUSHLAN, J.A. (1976). — Environmental stability and fish community diversity. *Ecology*, 57 : 821-825.
- LABAT, R. (1966). — Electrocardiologie chez les poissons Téléostéens : influence de quelques facteurs écologiques. *Annls. Limnol.*, 2 : 1-177.
- LASSERRE, G. (1976). — *Dynamique de populations ichtyologiques lagunaires, application à Sparus aurata L.* Thèse, Montpellier.
- LAWACZ, W. (1965). — An analysis of variations in two populations of *Gobius microps* KR. depending on the salinity of habitat. *Ekologia Polska*, A, 10 : 125-142.
- LEGENDRE, L. & LEGENDRE, P. (1979). — *Ecologie numérique*, tomes I et II. Masson, Paris.
- LÉVÊQUE, R. (1957). — Notes sur la faune ichtyologique de Camargue. *Terre et Vie*, 11 : 231-240.
- LÉVÊQUE, R. (1963). — Complément à l'inventaire ichtyologique de la Camargue. *Terre et Vie*, 17 : 316-318.
- MARAZANOF, F. (1969). — Contribution à l'étude écologique des mollusques des eaux douces et saumâtres de Camargue ; I Milieux-Espèces. *Annls. Limnol.*, 5 : 201-323.
- MAY, R.M. (1976). — *Theoretical ecology. Principles and applications*. Blackwell, Londres.
- NEVES, R.J. (1975). — Zooplankton recolonization of Lake Cove treated with rotenone. *Trans. Amer. Fish. Soc.*, 104 : 390-393.
- PETIT, G. (1953). — Introduction à l'étude écologique des étangs méditerranéens. *Vie Milieu*, 4 : 576-604.
- PETIT, G. & SCHACHTER, D. (1954). — Note sur l'évolution hydrologique et écologique de l'étang du Vaccarès. *Terre et Vie*, 8 : 121-128.
- ROSSI, R. & VILLANI, P. (1980). — A biological analysis of Eel catches, *Anguilla anguilla* L., from the lagoons of Lesina and Varano, Italy. *J. Fish. Biol.*, 16 : 413-423.
- ROULE, L. (1937). — La migration génétique des anguilles d'Europe. *Bull. Inst. Océan, Monaco*, n° 733.
- SCHACHTER, D. (1950). — *Contribution à l'étude écologique de la Camargue*. Thèse, Paris.

- SIEGEL, S. (1956). — *Nonparametric statistics for the behavioral sciences*. McGraw-Hill, Tokio.
- SKUBICH, M. (1978). — *Contribution à l'étude de la faune ichthyologique d'un étang de l'embouchure du Grand Rhône, le Crau de Piémanson*. Mémoire d'ingénieur, Montpellier.
- SLOBODKIN, L.B. & SANDERS, H.L. (1969). — On the contribution of environmental predictability to species diversity, pp. 82-95. In : Woodwell, G.M. & Smith, H.H. (eds), *Diversity and stability in ecological systems*. Brookhaven Symp. Biol. 22.
- SOKAL, R.R. & ROHLF, F.J. (1969). — *Biometry*. Freeman, San Francisco.
- SPILLMANN, C.J. (1961) — Poissons d'eau douce. *Faune Fr.* (65). Paris.
- SVARDSON, G. (1976). — Interspecific population dominance in fish communities of Scandinavian lakes. *Inst. Fresh. Res. Drottningholm*, 55 : 144-171.
- TALLON, C. (1954). — Transformation de la Camargue par la riziculture. Evolution du Vaccarès. *Terre et Vie*, 8 : 54-64.
- TOURENQ, J.N. (1975). — *Recherches écologiques sur les Chironomidae (Diptera) de Camargue*. Thèse, Toulouse.
- VERHOEVEN, J.T.A. (1980). — *The ecology of Ruppia-dominated communities in western Europe*. Thèse, Nijmegen, Hollande.
- WESTIN, L. & NYMEN, L. (1979). — Activity, orientation and migration of Baltic Eel (*Anguilla anguilla* L.). *Rapp. P.-V. Réun. Cons. int. Explor. Mer*, 174 : 115-123.