

L'ICHTHYOFAUNE DANS L'ORGANISATION BIOLOGIQUE D'UN SYSTÈME PARALIQUE DE TYPE LAGUNAIRE, LA RIA D'AVEIRO (PORTUGAL), EN 1987-1988 ET 1999-2000

par

Florent GARNEROT (1), Jean-Luc BOUCHEREAU (2),
José Eduardo REBELO (3) & Olivier GUELORGET (4)

RÉSUMÉ. - Cette étude concerne un écosystème paralique, la lagune d'Aveiro (Portugal). Elle vise à déterminer l'organisation des peuplements de poissons en fonction des caractéristiques et du fonctionnement de cet écosystème. L'ichtyofaune a été échantillonnée mensuellement en 10 stations d'août 1987 à juillet 1988 et de janvier 1999 à décembre 2000, avec une seine de plage traditionnelle. La répartition des peuplements de poissons est étudiée au moyen de descripteurs populationnels (richesses spécifique et familiale, densité, biomasse et indice de diversité) et d'analyses statistiques (groupements et ordination). La lagune d'Aveiro présente de fortes variations, dans l'espace et le temps, de ses paramètres physico-chimiques reflétant ainsi les variations climatiques annuelles. Si l'on considère la mobilité des poissons et la géomorphologie et l'hydrologie du système étudié, nous pouvions nous attendre à une forte homogénéité de la distribution des poissons. À l'inverse, une diminution de l'influence marine a pour conséquence une diminution des richesses spécifiques et familiales, de la densité et de la biomasse. Nous avons également observé une modification de composition de l'assemblage de poissons et la présence d'espèces dominantes caractéristiques des différents niveaux de confinement (taux de renouvellement des eaux marines en un point donné du système). Le peuplement de poissons présente une organisation semblable à la zonation biologique, indépendamment des paramètres physico-chimiques tels que la salinité, décrite par la macrofaune benthique et induite par le confinement. La comparaison des résultats avec des données obtenues douze ans plus tôt, montre que l'organisation générale de la lagune est demeurée inchangée, illustrant ainsi la stabilité des écosystèmes paraliques. De plus, des modifications du niveau de confinement dans les marges nord et sud, induites principalement par des changements locaux de l'hydrodynamisme, ont été constatées. Le déconfinement de la zone nord est la conséquence de l'entretien des canaux de navigation par dragage. À l'inverse, le confinement de la zone sud est l'évolution naturelle des bassins paraliques soumis souvent à une sédimentation élevée et rapide. Cette étude montre que l'organisation du peuplement de poissons valide le concept du confinement pour l'organisation biologique des milieux paraliques, et peut être employé pour expliquer les changements de ces écosystèmes.

ABSTRACT. - Ichthyofauna in the biological organization of a paralic system: the Aveiro Lagoon (Portugal) in 1987-1988 and 1999-2000.

This study was performed in a paralic ecosystem, the Aveiro lagoon ecosystem (Portugal). It aims to determine the fish assemblage organisation according to its characteristics and functioning. The ichthyofauna was sampled monthly at 10 stations from August 1987 to July 1988 and from January 1999 to December 2000, with a traditional beach seine. The distribution of the fish assemblages was studied with populational descriptors (specific and family richness, density, biomass and diversity and equitability indices) and statistical analyses (clustering and ordination). The Aveiro lagoon presents strong space and time variations of its physicochemical parameters reflecting the annual climatic variations. Given the geomorphology and hydrology of the system studied, and fish mobility, we could expect a great homogeneity of the fish distribution. On the reverse, the decrease in marine influence resulted in the decrease in specific and family richness and density and biomass in most cases. It was also observed a modification of the composition of the fish assemblage, and the presence of dominant species characteristics to confinement levels (renewal rate of marine water in a given point of the system). The fish community presented an organization similar to the biological zonation independently of the physicochemical gradients, such as salinity, described by the benthic macrofauna and induced by the confinement. The comparison with data obtained 12 years earlier, shows that the general organization of the lagoon remained unchanged, which proves the stability of this paralic ecosystem. The main confinement modifications took place along the northern and southern margins. One could noticed one case of deconfinement phenomenon, and one case of confinement phenomenon, induced by local changes of hydrodynamism. The deconfinement of the northern zone was mainly due to the maintenance of navigation channels by dredging. On the contrary, the confinement phenomenon in the southern zone was due to the natural evolution of the paralic basin which suffered from high and fast sedimentation. Thus, this study showed, that the fish assemblage validates the confinement concept in the biological organization of paralic ecosystems in this lagoon and could be used to highlight temporal changes in these ecosystems.

Key words. - Ichthyofauna - Portugal - Ria de Aveiro - Paralic ecosystems - Organization - Confinement.

- (1) Institut des Sciences de la Mer de Rimouski, Université du Québec à Rimouski, 310 allée des Ursulines, Rimouski, Québec, CANADA G5L 3A1. [florent_garnerot@uqar.qc.ca]
- (2) Université des Antilles et de la Guyane, EA 926 DYNECAR, Campus de Fouillole, BP 592, 97157 Pointe-à-Pitre cedex, FRANCE.
- (3) Universidade de Aveiro, Departamento de Biologia, Campus Universitário, P-3810-193 Aveiro, PORTUGAL.
- (4) UMR 5119, Ecosystèmes lagunaires, Université Montpellier II, 34095 Montpellier cedex 05, FRANCE.

Un écosystème paraliq ue (Nauman, 1954 ; Perthuisot, 1975) est une étendue d'eau permanente ou temporaire, en relation plus ou moins étroite (et/ou périodique) avec la mer (Guelorget et Perthuisot, 1983 ; Guelorget *et al.*, 1999). Les écosystèmes paraliq ues sont représentés par une grande variété de milieux littoraux d'origine et de morphologie diverses (Guelorget et Perthuisot, 1992) tels que les lagunes, bahiras (dépressions continentales subfermées), fjords ou rias, mangroves et lagons coralliens. Ces différents milieux se caractérisent par une zonation particulière des compartiments biologiques benthiques et planctoniques. Cette organisation est gouvernée essentiellement par une variable discrète, définie par Guelorget et Perthuisot (1983, 1992) et nommée "le confinement", considérée comme étant "le temps de renouvellement en eau d'origine marine en un point donné du milieu". La Ria d'Aveiro est une lagune au sens strict du terme car séparée de l'océan Atlantique par un cordon littoral témoignant de son origine sédimentaire. Sa relation permanente avec l'océan la rattache de toute évidence au domaine paraliq ue.

L'une des caractéristiques principales de ce domaine reste sa salinité souvent différente de celle de la mer. De nombreuses études antérieures montrent que les paramètres physico-chimiques ne peuvent plus être considérés comme responsables de l'organisation et de la dynamique des populations des écosystèmes paraliq ues (Guelorget *et al.*, 1983). La présence de l'Atlantique sur la côte ouest du Portugal influence le climat qui y est tempéré marin. Le milieu hydrologique de la lagune d'Aveiro subit d'importantes variations de ses paramètres physico-chimiques, liées aux influences marines et dulçaquicoles, ainsi qu'aux fluctuations saisonnières des températures océaniques et atmosphériques, des précipitations et des vents (Rebello, 1992 ; Pombo et Rebello, 2000, 2002).

Guelorget et Perthuisot (1983) ont proposé un modèle général d'écosystème lagunaire dans lequel la zonation biologique qualitative et quantitative permet de définir une échelle de confinement applicable à l'ensemble du domaine paraliq ue. Ces auteurs divisent l'échelle de confinement en six zones :

(1) La zone I, située à proximité immédiate de la communication avec la mer, n'est qu'une continuation du milieu marin.

(2) La zone II : sa limite avec la zone I marque le commencement effectif du domaine paraliq ue avec l'absence des espèces marines les plus sténobiontes, la dominance de petites phanérogames au détriment des grandes et la disparition des échinodermes qui constituent la limite des zones II et III, comporte essentiellement des espèces à affinités marines prononcées.

(3) La zone III est dominée par les espèces "mixtes" essentiellement représentées par les mollusques pélécytopodes filtreurs pour le macro benthos.

(4) La zone IV se définit par la disparition des espèces à affinité marine et par la présence exclusive d'espèces paraliq ues qui ne sont jamais rencontrées en milieu marin strict.

(5) La zone V se distingue par la présence d'un petit nombre d'espèces paraliq ues benthiques, souvent indicatrices d'enrichissement organique et d'un fort degré d'eutrophisation des eaux.

(6) La zone VI représente le passage au domaine paraliq ue lointain, soit dulçaquicole, soit évaporitique. Elle est dominée par la présence de tapis cyanobactériens.

Le degré de confinement est fonction du temps de renouvellement en eau d'origine marine en un point donné de l'écosystème paraliq ue. À l'origine, ce modèle a été établi à partir des sédiments (Perthuisot *et al.*, 1983) et des peuplements de la macroflore et de la macrofaune benthiques (Guelorget *et al.*, 1986 ; 1987) puis rapidement, le concept de confinement a été appliqué et étendu au phytoplancton (Frissoni *et al.*, 1983), à la méiofaune (Guelorget *et al.*, 1983) et la microfaune (Favry *et al.*, 1997 ; Guelorget *et al.*, 1999).

Le compartiment poissons, pourtant très étudié dans ces milieux, devient un pôle d'intérêt pour la caractérisation de la zonation biologique (Bouchereau *et al.*, 2000a, 2000b ; Mariani, 2001 ; Bouchereau et Chaves, 2003). Les différentes espèces de poissons présentes dans le domaine paraliq ue ne possèdent pas toutes la même écologie. En effet, les espèces migrantes sont plutôt pélagiques et leur cycle de vie passe par une écophase, trophique ou génésique, ayant lieu dans le domaine paraliq ue, le reste de leur cycle vital se réalisant en mer, tandis que les espèces sédentaires sont plutôt benthiques et susceptibles d'intégrer les variations de l'environnement (Bouchereau *et al.*, 2000a).

La présente étude a pour but de démontrer : (1) que l'organisation et le fonctionnement du compartiment biologique poissons de la Ria d'Aveiro dépendent plus du confinement que des caractéristiques hydrologiques du milieu, en particulier la salinité ; (2) que la zonation biologique permet d'obtenir une image de l'organisation globale de l'écosystème en un temps donné ; (3) que l'évolution de l'organisation et du fonctionnement du compartiment poissons, entre les deux campagnes de mesures, est faible et révèle la stabilité relative à plus ou moins long terme du milieu ; (4) et que l'évolution du compartiment poissons permet, avec le concept du confinement et la zonation biologique qui en découle, d'expliquer les modifications d'ordre climatique, morphologique ou anthropique.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

La Ria d'Aveiro est une lagune côtière peu profonde située sur la côte nord-ouest du Portugal (40°38'N, 8°44'W). Elle se compose d'un chenal étroit et d'un bassin semi-fermé (Cunha, 1930 ; Oliviera, 1988 ; Rebello et Pombo, 2001). Le

chenal de marée mesure environ 1,3 km de long, 350 m de large et 20 m de profondeur (Dias *et al.*, 2000). La lagune, d'une profondeur moyenne de l'ordre du mètre, excepté dans les chenaux de navigation dragués régulièrement, possède une géométrie complexe et asymétrique (Cunha, 1930 ; Oliveira, 1988 ; Dias *et al.*, 1999, 2000). La ria se répartit selon cinq axes et couvre une superficie d'environ 42 km² (Fig. 1). La partie sud, la plus petite, comprend les canaux de Mira et d'Ilhavo. Le premier, long d'environ 20 km, reçoit de faibles quantités d'eau douce à son extrémité la plus éloignée et le second, plus court et situé à l'est du premier, reçoit les eaux d'une petite rivière de faible débit appelée la Bocco. La partie nord, la plus importante, est formée par les canaux de San Jacinto, d'Ovar et d'Espinheiro. Les deux premiers sont parallèles à la côte et se suivent, constituant ainsi un chenal de plus de 29 km. À l'est de ce bras, le canal d'Espinheiro est composé, sur 17 km, d'un important réseau de petites ramifications et reçoit deux rivières principales, la Vouga et l'Antua, qui constituent à elles seules, la principale source d'eau douce (respectivement, 29 m³.s⁻¹ et 10 m³.s⁻¹ de flux moyen annuel), de sédiments et de matières organiques d'origine continentale (Dias *et al.*, 2000). En moyenne, il se décharge dans la lagune durant un cycle tidal environ 1,8.10⁶ m³ d'eau douce (Moreira *et al.*, 1993).

La lagune d'Aveiro est sous l'influence prépondérante de la marée de type semi-diurne, d'amplitude moyenne (Davies, 1964). La marée, dans cette région du monde, varie fortement (Moreira *et al.*, 1993). Elle est, en moyenne, de 2,0 m à l'embouchure avec un minimum de 0,6 m et un maximum de 3,2 m (Dias *et al.*, 2000). Pendant l'été et lors d'une marée de 2,48 m, il entre dans la lagune d'Aveiro 70.10⁶ m³ d'eau (Vicente, 1985). La circulation de l'eau au sein de la lagune est principalement induite par les mouvements tidaux. La dynamique des eaux d'origine marine est guidée, plus particulièrement, par la bathymétrie et la géomorphologie du bassin. Les variations de l'hydrodynamique sont brutales de l'embouchure vers le nord avec un délai de réaction d'environ 4,5 h, mais ces changements diminuent de l'embouchure vers la zone sud de la lagune. À l'exception de la zone d'affrontement entre les eaux océaniques et douces, il existe une organisation horizontale et transversale des eaux. Bien que les eaux de la Ria d'Aveiro offrent une certaine homogénéité verticale (Pritchard, 1967), certaines branches présentent les caractéristiques d'un estuaire où les eaux ont tendance à se stratifier avec les apports en eau douce (Moreira *et al.*, 1993 ; Dias *et al.*, 1999).

Les données concernant l'ichtyofaune ont été récoltées mensuellement par Rebelo (1992) d'août 1987 à juillet 1988 (1987-88) et par Pombo et Rebelo (2000, 2002) de janvier 1999 à décembre 2000 (1999-2000). Elles se composent de listes d'espèces de poissons avec leurs abondances numériques et pondérales respectives.

À partir des études d'Arruda *et al.* (1988) et Gordo

(1989), 10 stations, numérotées du nord au sud de 1 à 10, ont été sélectionnées (Fig. 1) afin d'évaluer les limites des influences marines (6 : SJA ; 7 : BAR ; 8 : GAF), saumâtres (3 : TOR ; 5 : RIO), continentales (1 : CAR ; 2 : OVA ; 9 : VAG ; 10 : ARE) et anthropiques car proches du complexe chimique d'Estarreja (4 : LAR). La station OVA n'a été échantillonnée que lors de la première étude 1987-88.

D'après Rebelo (1992) et Pombo et Rebelo (2000, 2002), la température varie dans la lagune entre 6,5°C (OVA et CAR) en hiver et 27,6°C (LAR et OVA) en été. La totalité des stations présente des variations mensuelles de température accompagnées de variations oscillatoires annuelles. La température est basse en hiver avec un minimum en janvier (10,5°C en moyenne) et élevée en été avec un maximum (24,1°C en moyenne) en août. À un même moment du cycle tidal, la température varie très peu ($\pm 1^\circ\text{C}$) entre les stations. Les amplitudes de températures sont plus faibles dans les stations proches de l'embouchure (SJA et GAF) que dans les stations les plus éloignées (OVA, CAR et VAG).

La salinité est comprise entre 0 g.l⁻¹ (RIO et ARE) et 32 g.l⁻¹ (CAR). Ses variations spatio-temporelles sont fortement significatives et sont fonction de la marée et de l'importance des pluies sur le bassin versant. Les stations proches de l'embouchure (SJA, TOR, BAR et GAF) ont une salinité moyenne élevée, alors que celles qui sont sous forte influence des apports continentaux (RIO et VAG) ont une salinité moyenne plus basse (Fig. 1).

L'engin de capture utilisé est une seine de plage traditionnelle appelée "chinchard" (Nobre *et al.*, 1915). Ses dimensions sont les suivantes : longueur 380 cm, hauteur maximale au niveau de la poche 222 cm. Le filet est fixé par deux cordes de 6 mètres, l'une et l'autre nouées à une extrémité. La maille de la poche centrale est de 16 mm et de 10 mm au cul du sac. Elle passe de 17 mm à 19 mm dans les deux bras linéaires de part et d'autre de la poche. En action de pêche, il couvre une superficie d'environ 43 m². Il permet la capture des poissons benthiques et pélagiques, juvéniles et adultes. Afin de bien caractériser l'ichtyofaune présente dans chacune des dix stations, trois coups de seine ont été réalisés successivement. L'ichtyofaune récoltée à été ensuite traitée en deux phases: (1) tri, détermination des espèces et évaluation de la richesse spécifique (S) et familiale (F) ; (2) comptage du nombre d'individus (N) et mesure de la biomasse (B : 0,1 g) par espèce. Chaque capture a été réalisée durant la période de pleine lune, coïncidant ainsi avec des marées d'assez grande amplitude.

Les données brutes sur l'ensemble des espèces ne permettent pas une analyse statistique correcte car certaines espèces sont peu représentées dans l'espace ou dans le temps. Les espèces occasionnelles ont donc été éliminées lors des analyses statistiques (Tab. I). Afin de bien mettre en évidence les paramètres qui régissent la zonation biologique au sein d'un milieu confiné, nous avons traité les inventaires d'après les

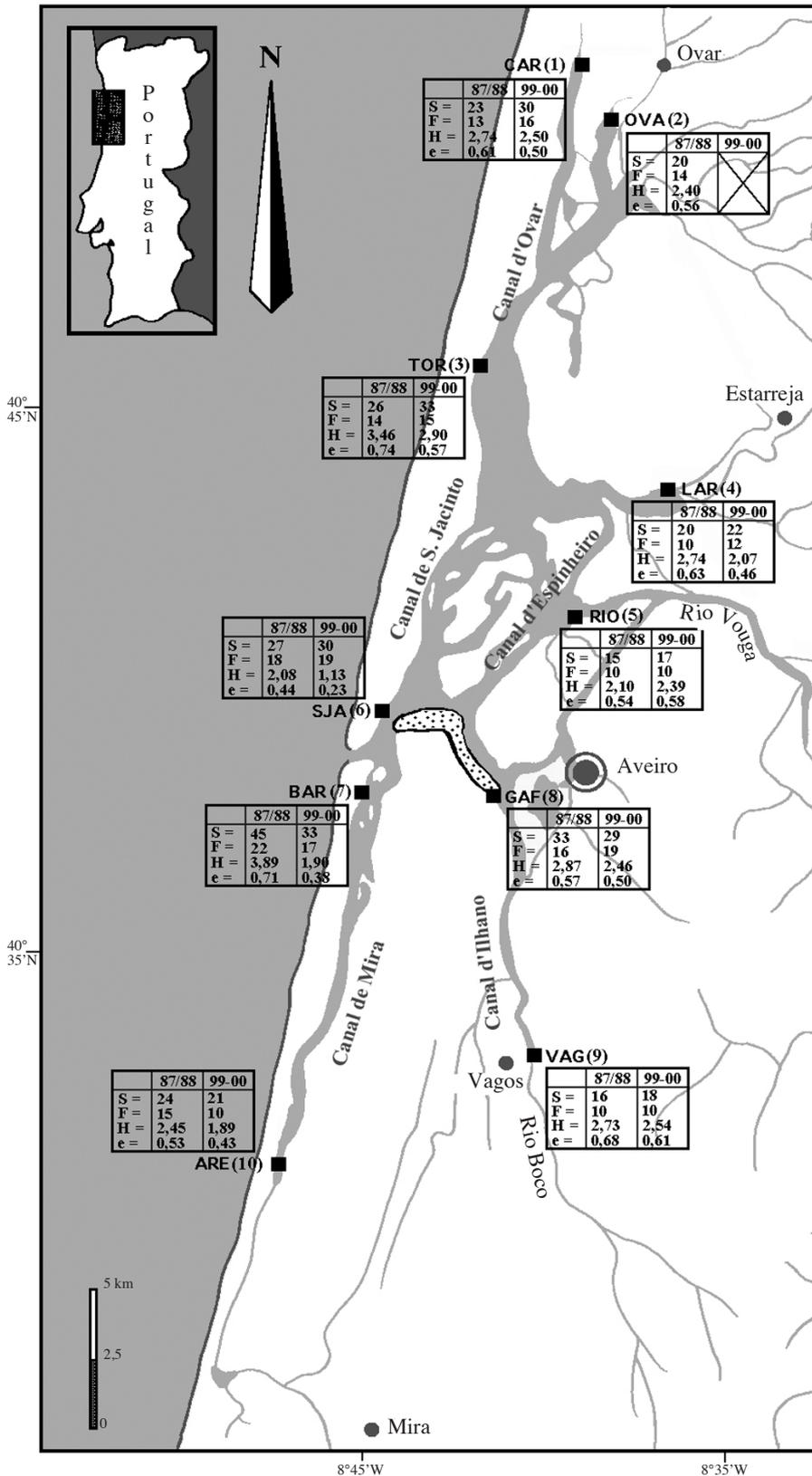


Figure 1.- Positionnement des stations, localisation des cinq principaux canaux, richesses spécifique (S) et familiale (F), indice de Shannon (H) et équitabilité (e) de l'ichtyofaune de la Ria d'Aveiro. [Position of the different stations and the five main channels in the Ria of Aveiro, species (S) and family (F) richness, diversity (H) and equitability (e) ichthyofauna indices.]

Tableau I.- Classement alphabétique des espèces avec leur codification, leur guildes écologique (GE); espèces : résidentes (R) ; marines occasionnelles (M) ; migrantes trophiques (Mt) ; migrantes génésiques (Mg) ; migrantes transitant entre mer et eaux continentales (Ac) ; continentales (C) et les espèces sélectionnées (SEL) pour le groupement et l'ordination (+ pour 1987-88 et 0 pour 1999-2000). [Alphabetic classification of species codification, ecological guilds (GE, species: residents (R); occasional marine (M); trophic migrant (Mt); migrant generic (Mg); migrant in transit between sea and continental waters (Ac); continentals (C) and selected species (SEL) for grouping and ordination (+ for 1987-88 and 0 for 1999-2000).]

Espèces	Codes	GE	SEL	Source
<i>Alosa alosa</i> (Linnaeus, 1758)	AALO	Ac		Elliot et Dewaily, 1995
<i>Alosa fallax</i> (Lacepède, 1803)	AFAL	Ac	+/0	Elliot et Dewaily, 1995
<i>Ammodytes tobianus</i> Linnaeus, 1758	ATOB	R	+	Elliot et Dewaily, 1995
<i>Anguilla anguilla</i> (Linnaeus, 1758)	AANG	Mg, R	+/0	Présente étude
<i>Aphia minuta</i> (Risso, 1810)	AMIN	R	+/0	Bourquard, 1985
<i>Atherina boyeri</i> (Risso, 1810)	ABOY	R	+/0	Bourquard, 1985
<i>Atherina presbyter</i> Cuvier, 1829	APRE	Mt	+/0	Bourquard, 1985
<i>Balistes carolinensis</i> Gmelin, 1789	BCAR	M		Elliot et Dewaily, 1995
<i>Belone belone</i> (Linnaeus, 1761)	BBEL	M		Fisher, 1973
<i>Boops boops</i> (Linnaeus, 1758)	BBOO	M		Elliot et Dewaily, 1995
<i>Callionymus lyra</i> Linnaeus, 1758	CLYR	M	+	Elliot et Dewaily, 1995
<i>Carassius carassius</i> (Linnaeus, 1758)	CCAR	C		Elliot et Dewaily, 1995
<i>Chelidonichthys lucerna</i> (Linnaeus, 1758) = <i>Trigla lucerna</i>	TLUC	Mt	+/0	Elliot et Dewaily, 1995
<i>Chelon labrosus</i> (Risso, 1826)	CLAB	Mg, Mt	+/0	Bauchot et Pras, 1980
<i>Ciliata mustela</i> (Linnaeus, 1758)	CMUS	Mt		Bauchot et Pras, 1980
<i>Cobitis taenia</i> Linnaeus, 1758	CTAE	C		Elliot et Dewaily, 1995
<i>Conger conger</i> (Linnaeus, 1758)	CCON	M		Elliot et Dewaily, 1995
<i>Deltentosteus quadrimaculatus</i> (Valenciennes, 1837)	DQUA	M	+	Elliot et Dewaily, 1995
<i>Dicentrarchus labrax</i> (Linnaeus, 1758)	DLAB	Mt	+/0	Elliot et Dewaily, 1995
<i>Dicentrarchus punctatus</i> (Bloch, 1792)	DPUN	Mt		Elliot et Dewaily, 1995
<i>Diplodus annularis</i> (Linnaeus, 1758)	DANN	Mt		Elliot et Dewaily, 1995
<i>Diplodus sargus</i> (Linnaeus, 1758)	DSAR	Mt	+/0	Elliot et Dewaily, 1995
<i>Diplodus vulgaris</i> (Geoffroy Saint-Hilaire, 1817)	DVUL	Mt	+	Elliot et Dewaily, 1995
<i>Echiichthys vipera</i> (Cuvier, 1829)	EVIP	M		Bauchot et Pras, 1980
<i>Engraulis encrasicolus</i> (Linnaeus, 1758)	EENC	M, Mt	0	Bauchot et Pras, 1980
<i>Entelurus aequoreus</i> (Linnaeus, 1758)	EAEQ	M		Elliot et Dewaily, 1995
<i>Gaidropsarus mediterraneus</i> (Linnaeus, 1758)	GMED	M		Elliot et Dewaily, 1995
<i>Gambusia affinis</i> (Baird & Girard, 1853)	GAFF	R	+	Fisher, 1973
<i>Gasterosteus aculeatus</i> Linnaeus, 1758	GACU	R	+	Elliot et Dewaily, 1995
<i>Gobius ater</i> Belloti, 1888	GATE	M	+	Bauchot et Pras, 1980
<i>Gobius niger</i> Linnaeus, 1758	GNIG	R	+/0	Bouchereau et Guelorget, 1997
<i>Gobius paganellus</i> Linnaeus, 1758	GPAG	R		Bauchot et Pras, 1980
<i>Gobius strictus</i> Fage, 1907	GSTR	M		Bauchot et Pras, 1980
<i>Hippocampus hippocampus</i> (Linnaeus, 1758) = <i>H. ramulosus</i>	HRAM	R		Bourquard, 1985
<i>Hyperoplus lanceolatus</i> (Le Sauvage, 1824)	HLAN	M		Elliot et Dewaily, 1995
<i>Labrus bergylta</i> Ascanius, 1767	LBER	M		Michel <i>et al.</i> , 1987
<i>Labrus merula</i> Linnaeus, 1758	LMER	M		Michel <i>et al.</i> , 1987
<i>Labrus viridis</i> Linnaeus, 1758	LVIR	M		Michel <i>et al.</i> , 1987
<i>Lagocephalus lagocephalus</i> (Linnaeus, 1758)	LLAG	M		Elliot et Dewaily, 1995
<i>Liza aurata</i> Risso, 1810	LAUR	Mt	+/0	Mazoyer-Mayer, 1983
<i>Liza ramada</i> (Risso, 1826)	LRAM	Mt	+/0	Mazoyer-Mayer, 1983
<i>Liza saliens</i> (Risso, 1810)	LSAL	Mt	+/0	Mazoyer-Mayer, 1983
<i>Mugil cephalus</i> Linnaeus, 1758	MCEP	Mt	+	Mazoyer-Mayer, 1983
<i>Mullus surmuletus</i> Linnaeus, 1758	MSUR	M	0	Elliot et Dewaily, 1995
<i>Nerophis ophidion</i> (Linnaeus, 1758)	NOPH	M		Bauchot et Pras, 1980
<i>Oedalechillus labeo</i> (Cuvier, 1829)	OLAB	M		Elliot et Dewaily, 1995
<i>Pagellus bogaraveo</i> (Brünnich, 1768)	PBOG	M		Bauchot et Pras, 1980
<i>Parablennius gattorugine</i> (Linnaeus, 1758)	BGAT	R	+	Bauchot et Pras, 1980
<i>Parablennius sanguinolentus</i> (Pallas, 1814)	BSAN	R		Bauchot et Pras, 1980
<i>Petromyzon marinus</i> Linnaeus, 1758	PeMARI	Ac		Elliot et Dewaily, 1995
<i>Platichthys flesus</i> (Linnaeus, 1758)	PFLE	Mt	+/0	Fisher, 1973
<i>Pomatoschistus marmoratus</i> (Risso, 1810)	PMAR	M		Elliot et Dewaily, 1995
<i>Pomatoschistus microps</i> (Krøyer, 1838)	PMIC	R	0	Bouchereau <i>et al.</i> , 1991
<i>Pomatoschistus minutus</i> (Pallas, 1770)	PMIN	Mg, R	0	Bouchereau <i>et al.</i> , 1991
<i>Pleuronectes platessa</i> Linnaeus, 1758	PPLA	Mt		Fisher, 1973
<i>Pomatoschistus</i> 1987-88 (<i>P. minutus</i> et <i>P. microps</i>)	PM.	g, R	+	Bouchereau <i>et al.</i> , 1991

Tableau I.- Suite [Continued]

Espèces	Codes	GE	SEL	Source
<i>Sardina pilchardus</i> (Waulbaum, 1792)	SFIL	M	+/0	Fisher, 1973
<i>Scomber scombrus</i> Linnaeus, 1758	SSCO	M		Elliot et Dewailly, 1995
<i>Scophthalmus maximus</i> (Linnaeus, 1758) = <i>Psetta maxima</i>	PMAX	M		Bauchot et Pras, 1980
<i>Scophthalmus rhombus</i> (Linnaeus, 1758)	SRHO	Mt	+	Elliot et Dewailly, 1995
<i>Solea lascaris</i> (Risso, 1810)	SLAS	M	+	Elliot et Dewailly, 1995
<i>Solea senegalensis</i> Kaup, 1858	SSEN	Mt	+	Elliot et Dewailly, 1995
<i>Solea solea</i> (Linnaeus, 1758)	SSOL	Mt		Elliot et Dewailly, 1995
<i>Sparus aurata</i> (Linnaeus, 1758)	SAUR	Mt	+	Lasserre, 1976
<i>Spondyliosoma cantharus</i> (Linnaeus, 1758)	SCAN	Mt	+	Elliot et Dewailly, 1995
<i>Symphodus bailloni</i> (Valenciennes, 1839)	SBAI	M	+/0	Michel <i>et al.</i> , 1987
<i>Symphodus melops</i> (Linnaeus, 1758)	SMEL	R	+	Bourquard, 1985 ; Michel <i>et al.</i> , 1987
<i>Syngnathus abaster</i> Risso, 1826	SABA	R		Bourquard, 1985
<i>Syngnathus acus</i> Linnaeus, 1758	SACU	R	0	Bourquard, 1985
<i>Syngnathus typhle</i> Linnaeus, 1758	STYP	R	+	Bourquard, 1985
<i>Taurulus bubalis</i> (Brunnich, 1768)	TBUB	M		Elliot et Dewailly, 1995
<i>Trachurus trachurus</i> (Linnaeus, 1758)	TTRA	M		Elliot et Dewailly, 1995
<i>Trisopterus luscus</i> (Linnaeus, 1758)	TLUS	Mt		Elliot et Dewailly, 1995

guildes écologiques proposées par Elliot et Dewailly (1995) : espèces résidentes (R) accomplissant tout leur cycle de vie dans l'écosystème ; visiteurs marins occasionnels (M) sans besoin particulier vis-à-vis de l'écosystème ; espèces juvéniles effectuant une migration trophique (Mt) ; espèces adultes effectuant une migration génésique (Mg) ; espèces migrantes transitant entre mer et eaux continentales, ana- ou catadromes (Ac) ; visiteurs continentaux (c) (Tab. I).

Nous avons vérifié l'hypothèse d'une zonation ichthyique indépendante des paramètres physico-chimiques : (1) en étudiant l'organisation du peuplement au niveau spécifique par l'analyse des variations spatio-temporelles de la richesse spécifique (S) et de la richesse familiale (F), de la densité (N) et de la biomasse (B) ; (2) en caractérisant les variations de diversité, par le calcul de l'indice de diversité de Shannon (H) et de l'indice d'équitabilité (e) ; (3) en appliquant deux méthodes statistiques complémentaires, le groupement et l'ordination (Legendre et Legendre, 1979) à partir des tableaux d'abondance des espèces ou des guildes écologi-

ques par station. Parmi toutes les méthodes de classification, le groupement selon l'association moyenne UPGMA a été choisi. Ce groupement exploite des données préalablement traitées par le coefficient de Steinhaus "S17" (Legendre et Legendre, 1979). Ce coefficient quantitatif exclut les doubles zéros. Parmi toutes les méthodes d'ordination, l'analyse factorielle des correspondances (AFC) a été retenue car elle diffère de la précédente par son caractère multidimensionnel.

RÉSULTATS

Richesses spécifique et familiale

Sur l'ensemble de la lagune, 73 espèces et 33 familles de poissons ont été recensées, dont 56 espèces et 27 familles, en 1987-88, et 60 espèces et 26 familles, en 1999-2000. Les S et F maximales se situent directement dans la zone d'échange entre l'océan et la lagune (BAR, GAF et SJA), avec 25 à 45 espèces et 16 à 22 familles dénombrées (1987-88 et 1999-2000). BAR est la station la plus riche avec 45 espèces et 22 familles, en 1987-88, et 33 espèces et 17 familles en 1999-2000. Les S et F minimales sont observées à la station sous influence anthropique majeure (LAR) et aux stations sous influence continentale (RIO et VAG), avec de 15 à 23 espèces et 10 familles répertoriées. Malgré les fortes variations de S et F aux stations ARE, CAR et GAF entre 1987-88 et 1999-2000, il apparaît toujours un gradient négatif des S et F (Figs 1, 2), depuis les stations sous influence océanique vers les marges continentales, qu'elles soient, ou non, sous influence directe des eaux douces.

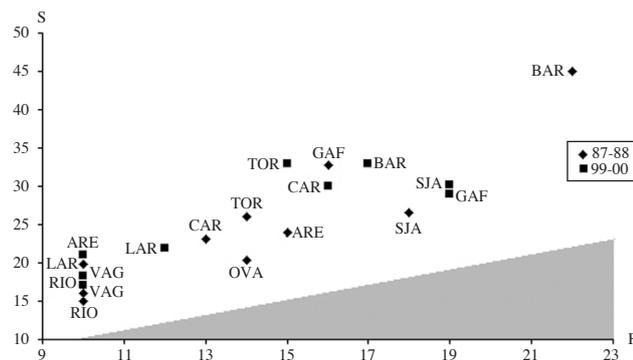


Figure 2. - Positionnement des stations en fonction de leurs richesses spécifique (S) et familiale (F) au cours des deux périodes d'étude (1987-88 et 1999-2000). [Place of stations according to species (S) and family (F) richness during the two study periods (1987-88 and 1999-2000).]

Densité et biomasse

Un effectif total de 57 801 individus, représentant une biomasse de 422 kg, a été capturé sur l'ensemble de la lagu-

ne, soit 19 031 individus pour une biomasse de 215 kg, en 1987-88, et 38 770 individus pour une biomasse de 207 kg, en 1999-2000. Les abondances numérique et pondérale les plus importantes (de 3 447 à 3 310 individus, soit de 34 à 59 kg, en 1987-88, et de 5 554 à 7 375 individus, soit de 18 à 20 kg, en 1999-2000) s'observent à proximité de l'embouchure (BAR et SJA). Les densités et les biomasses les plus faibles (de 485 et 1 529 individus, soit de 12 à 14 kg aux deux périodes) se rencontrent près des marges continentales, sous forte influence anthropique et dulçaquicole (RIO). Malgré les fortes variations d'abondance aux stations CAR, LAR, ARE, VAG et GAF entre 1987-88 et 1999-2000, il apparaît toujours un gradient négatif de densité (Fig. 5) depuis l'embouchure vers les marges continentales, qu'elles soient, ou non, sous l'influence directe des eaux douces. Si l'on considère l'abondance pondérale, et en exceptant la station RIO, il apparaît un gradient négatif de biomasse de l'embouchure vers les marges continentales en 1987-88 qui s'inverse en 1999-2000.

Indice de Shannon (H) et l'équitabilité (e)

Les indices (H) et (e) varient respectivement (Fig. 1) entre 1,13 (SJA) et 3,89 (BAR), et entre 0,23 (SJA) et 0,74 (TOR). H est élevé ($3,89 < H < 2,90$) dans les stations sous forte influence océanique (BAR et TOR) et plus faible ($2,10 < H < 2,74$) au niveau des marges continentales (ARE, RIO, LAR, OVA et CAR). SJA, sous forte influence océanique, se singularise par un H ($1,13 < H < 2,08$) inférieur à celui des stations situées aux marges continentales. Malgré une baisse générale de H (de 10% à 47% et de 6% à 51%) entre les deux périodes d'échantillonnage (1987-88 et 1999-2000), il apparaît toujours un gradient négatif de cet in-dice, de l'embouchure vers les marges continentales. En revanche, on observe un gradient inverse pour les valeurs de e (Fig. 1). L'équitabilité est faible ($0,23 < e < 0,44$) aux stations sous forte influence océanique (BAR et SJA) et élevée ($0,50 < e < 0,68$) au niveau des marges continentales (ARE, RIO, LAR, OVA et CAR). Une forte anomalie positive de e est constatée en 1987-88 à la station BAR ($e = 0,71$).

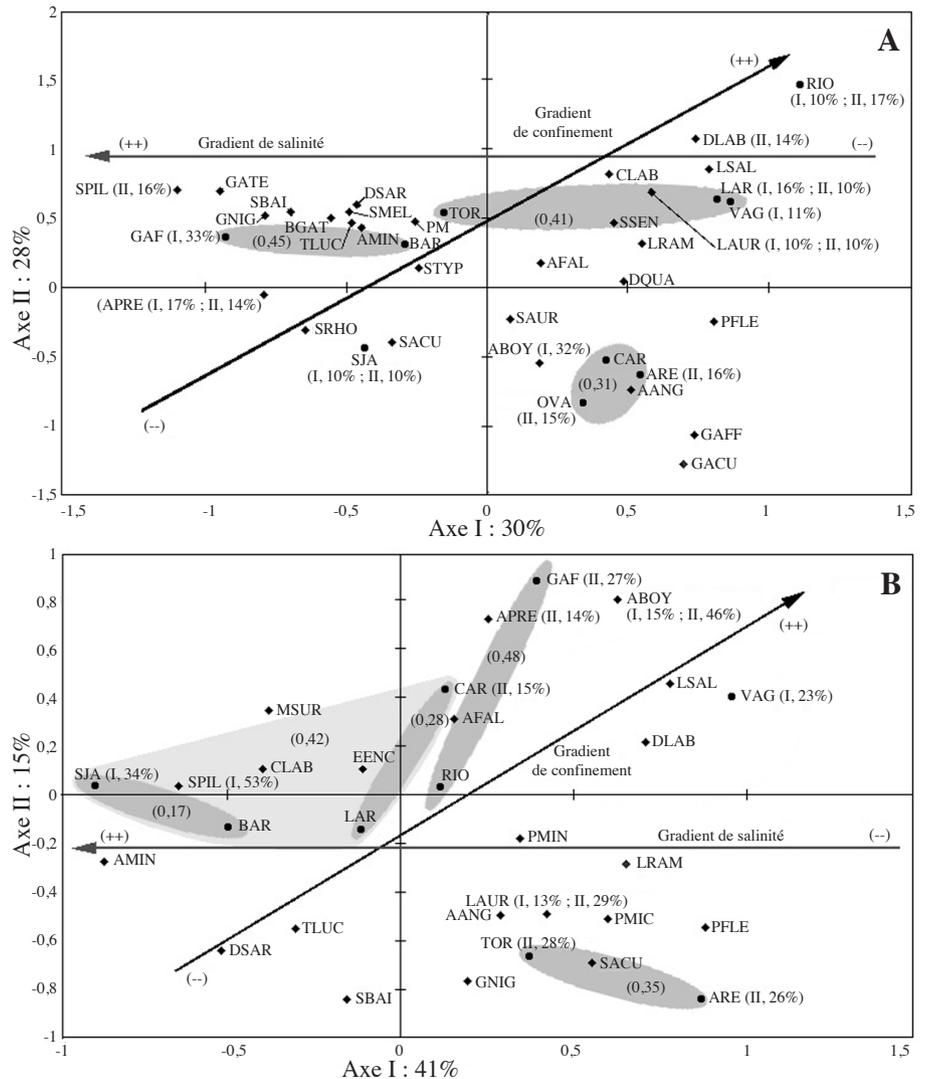


Figure 3. - Groupements et ordinations sur la matrice transformée espèces/stations. Positionnement des espèces et des stations dans le plan vectoriel I-II de l'AFC et superposition des groupes de stations formés par l'UPGMA préalablement traités par un coefficient de Steinhaus (S17). Les descripteurs sont les espèces. **A** : 1987-88 ; **B** : 1999-2000. [Grouping and ordination of the transformed matrix species/stations. Species and stations positions in the AFC vectorial plan I-II, and superposition of groups stations created by the UPGMA previously treated by one Steinhaus coefficient (S17); the descriptors are the species. **A** : 1987-88; **B** : 1999-2000.]

Analyse globale

L'ordination (AFC) et le groupement (UPGMA) sont réalisés sur les matrices transformées (espèces/stations) d'abondances numériques (N) de 1987-88 et 1999-2000. Il n'a été conservé, dans les matrices transformées que les espèces apportant une information significative à l'analyse. Après sélection, ont été retenues 29 des 56 espèces, et 16 des 27 familles capturées en 1987-88 (97,3%) ainsi que 21 des 60 espèces, et 13 des 36 familles capturées en 1999-2000 (99,4%).

L'UPGMA réalisée sur les matrices espèces/stations (Fig. 3A) de 1987-88 permet d'identifier trois ensembles de similarité inférieure à 0,5 : (1) les stations à forte densité et proches de l'embouchure (BAR et GAF) ; (2) les marges de l'extrême nord et sud, sans arrivée d'eau douce importante et à densité intermédiaire (ARE, CAR et OVA) ; (3) les stations à faible densité et sous influence dulçaquicole

(TOR, LAR et VAG). Les deux premiers axes de l'AFC représentent respectivement 30% et 28% (Fig. 3A) de la variance totale. L'axe I exprime un gradient négatif de salinité, en séparant les stations sous influence océanique (SJA, BAR et GAF) des stations sous influence continentale (VAG et RIO), mais aussi en séparant les espèces d'origine océanique, représentées majoritairement par les clupéidés (*Sardina pilchardus* : SPIL), des espèces résidentes comme les athérinidés (*Atherina boyeri* : ABOY) et les mugilidés (*Liza aurata* : LAUR). L'axe II différencie les marges continentales avec un apport en eau douce (RIO et LAR), représentées par les mugilidés (LAUR) et les moronidés (*Dicentrachus labrax* : DLAB), de celles sans pression dulçaquicole (ARE et OVA), représentées principalement par ABOY. Sur les données de 1999-2000, l'UPGMA identifie trois groupes (Fig. 3b) avec des similarités inférieures à 0,50 : (1) les stations à forte densité (BAR, SJA CAR et

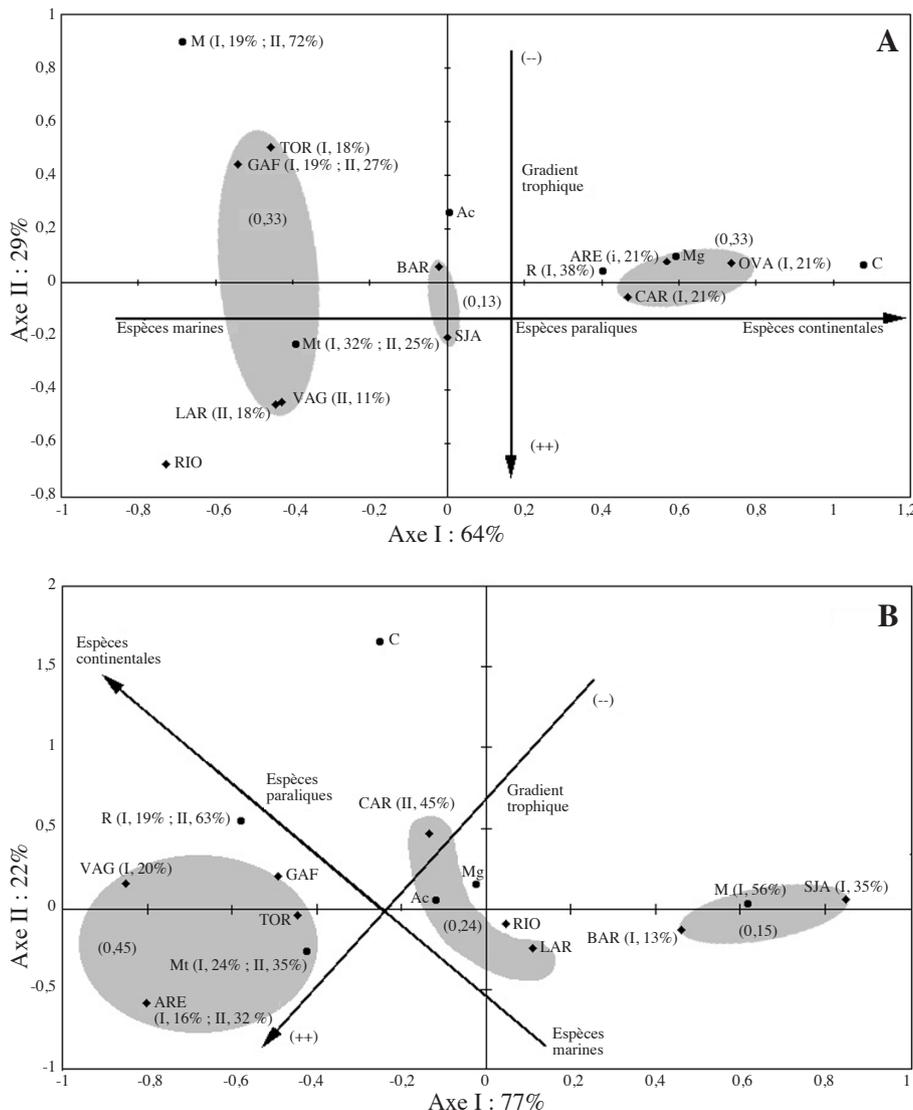


Figure 4.- Groupements et ordinations sur les matrices guildes écologiques/stations. Positionnement des guildes et des stations dans le plan vectoriel I-II de l'AFC et superposition des groupes de stations formés par l'UPGMA préalablement traités par un coefficient de Steinhaus (S17); les descripteurs sont les guildes. **A** : 1987-88 ; **B** : 1999-2000. [Grouping and ordination of the matrix ecological guilds/ stations. Guilds and stations positions in the AFC vectorial plan I-II, and superposition of groups stations created by the UPGMA previously treated by one Steinhaus coefficient (S17); the descriptores are the guilds. **A**: 1987-88; **B**: 1999-2000.]

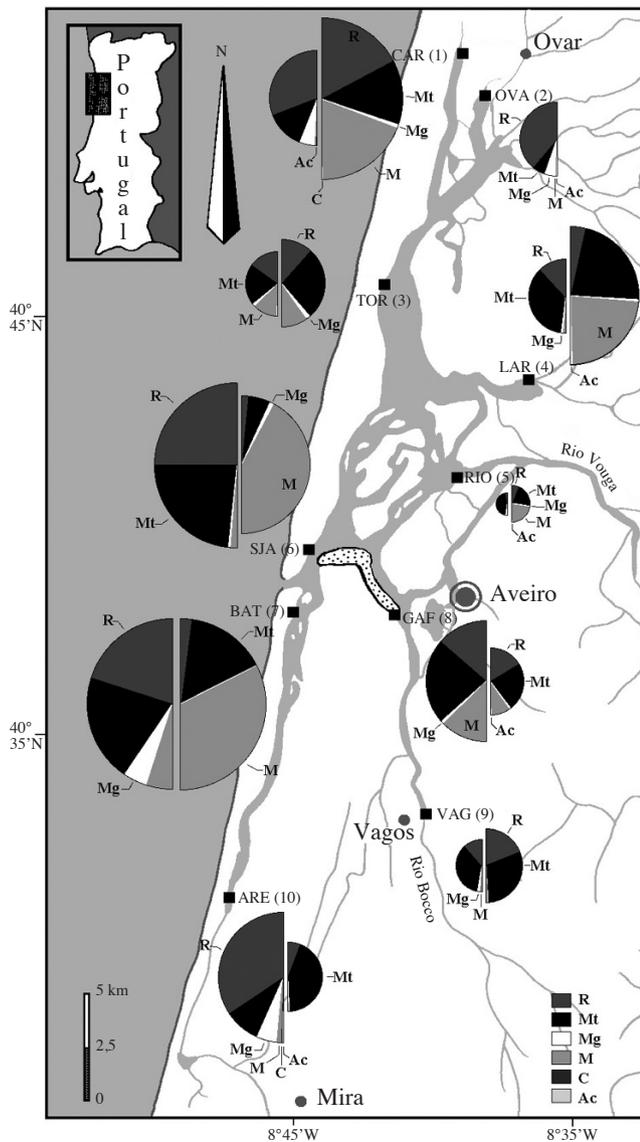


Figure 5. - Dominance numérique des différentes guildes écologiques de la ria d'Aveiro entre 1987-88 (1/2 secteurs de gauche) et 1999-2000 (1/2 secteurs de droite) ; le diamètre de chaque secteur est proportionnel à son abondance. [Dominance in number of various ecological guilds in the Ria of Aveiro between 1987-88 (1/2 right sector) to 1999-2000 (1/2 left sector); the diameter of each circle sector is directly related to its abundance.]

LAR) ; (2) les stations à densité intermédiaire (TOR et ARE) ; (3) les stations à faible densité et sous influence dulçaquicole (GAF, RIO et VAG). Les deux premiers axes de l'AFC représentent 66% (Fig. 3B) de la variance totale. L'axe I exprime un gradient négatif de salinité, en séparant les stations sous influence océanique (SJA, BAR) des stations sous influence continentale (VAG et ARE), mais aussi en séparant les espèces marines, représentées majoritairement par SPIL, des espèces inféodées au milieu lagunaire telles que les athérinidés et les mugilidés. L'axe II différencie les zones à confinement intermédiaire (ARE, TOR) de

celles à confinement plus élevé (VAG, GAF), représentées respectivement par LAUR et ABOY.

L'AFC et l'UPGMA ont été réalisées à partir des matrices guildes écologiques/stations sur les abondances numériques (N) de 1987-88 et 1999-2000. L'UPGMA réalisée sur les données de 1987-88 donne trois groupes ayant une similarité inférieure à 0,50 (Fig. 4A) : (1) les stations (TOR, GAF, LAR et VAG) à forte abondance et constituées d'espèces marines (M) et marines trophiques (Mt) ; (2) les stations sous influence océanique (BAR et SJA) où l'on retrouve principalement des espèces résidentes (R) et marines trophiques (Mt) ; (3) les marges nord et sud de la lagune (CAR, OVA et ARE) dont le peuplement est composé d'espèces résidentes paraliques (R). Les deux premiers axes de l'AFC représentent respectivement 64% et 29% de la variance totale (Fig. 4A). L'axe I exprime un gradient négatif de salinité, en séparant les stations sous influence marine (TOR et GAF) composées d'espèces marines (M) des marges continentales (CAR, OVA et ARE) composées d'espèces résidentes (R) et d'espèces continentales (C). L'axe II exprime un gradient trophique positif qui sépare les stations à forte hydrodynamique, caractérisées par un confinement modéré et un niveau trophique peu élevé (GAF), des stations à hydrodynamique plus faible, donc plus confinées et fortement productives (VAG et LAR). Le peuplement des stations à forte hydrodynamique est composé d'espèces marines (M) alors que celui des stations fortement productives est représenté par des espèces marines trophiques (Mt). Dans les données de 1999-2000, l'UPGMA différencie trois groupes (Fig. 4B) de similarité inférieure à 0,50 : (1) les stations à faible abondance (TOR, GAF, ARE et VAG) dont le peuplement est constitué d'espèces marines trophiques (Mt) ; (2) les marges continentales à forte densité (CAR, LAR) et composées de M et de Mt ; (3) les stations sous influence océanique (BAR et SJA) où l'on retrouve principalement des M. Les deux premiers axes de l'AFC représentent 77% et 22% (Fig. 4B) de la variance totale. L'axe I sépare les espèces ayant besoin du milieu lagunaire pour une ou toutes leurs écophases (Mt et R) et les espèces occasionnelles sans écophase connue dans la lagune (M). De plus, l'axe I exprime un gradient négatif de salinité, en séparant les stations sous influence océanique (SJA, BAR) de celles qui sont sous influence continentale (VAG et ARE). L'axe II différencie les R, réalisant tout leur cycle de vie dans la lagune, des Mt, présentes uniquement pour des raisons trophiques.

DISCUSSION

L'une des caractéristiques des milieux littoraux en climat tempéré humide est l'existence de gradients halins décrois-

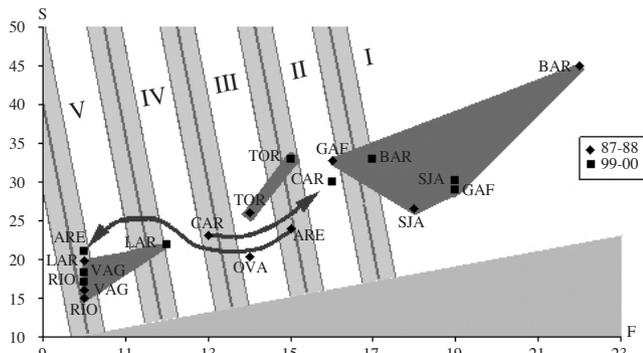


Figure 6. - Positionnement des stations en fonction des richesses spécifique (S) et familiale (F) au cours des deux périodes d'étude (1987-88 et 1999-2000) et représentation de la zonation biologique (en chiffres romains) selon le concept de Guelorget et Perthuisot (1983). Flèches : confinement ou déconfinement des stations ; zones grisées : stations où le confinement reste stable. [Place of stations according to species (S) and family (F) richness during the two study periods (1987-88 and 1999-2000) and the biological zonation expression (in roman numbers) based on the Guelorget and Perthuisot's concept (1983). Arrows: stations confinement or deconfinement; gray tint: stations where confinement remains stable.]

sants établis depuis les zones marines vers les marges continentales. Ces gradients halins négatifs sont d'autant plus importants que l'on s'éloigne du domaine marin ouvert et que le volume d'eau de mer renouvelé est faible. Dans la lagune d'Aveiro, considérée comme un estuaire partiellement mélangé (Moreira *et al.*, 1993 ; Dias *et al.*, 1999), les gradients négatifs de salinité entre la mer et les marges continentales existent et sont extrêmement forts. La lagune d'Aveiro se révèle donc très proche des domaines marin et continental dulçaquicole, ce qui dénote déjà une large gamme de degrés de confinement (Guelorget et Perthuisot, 1983).

La diminution de l'influence marine (augmentation du confinement) se traduit par une diminution de la richesse spécifique (Guelorget et Perthuisot, 1983). Dans la présente étude, il est possible de dégager au moyen de deux descripteurs (S et F) une zonation biologique, des zones I-II à faible confinement vers les zones V-VI à confinement beaucoup plus marqué en direction du pôle dulçaquicole (Figs 6, 7). Les stations SJA et BAR sont respectivement au nord et au sud de l'embouchure où le taux de renouvellement des eaux marines est fort. Ces deux stations faiblement confinées se classent en zone I. À l'inverse, les stations RIO et VAG, respectivement à l'embouchure de la rivière Vouga et à l'extrémité naturelle du canal d'Ilhavo, sont fortement confinées et sous forte influence dulçaquicole (faible renouvellement des eaux marines). Elles se classent donc à la limite entre les zones V et VI. Dans la Ria d'Aveiro, la diminution du taux de renouvellement des eaux marines de l'embouchure vers les marges continentales étant graduelle, l'espace entre les limites des zones I et VI a été divisé en zones de taille identique. L'augmentation du gradient de

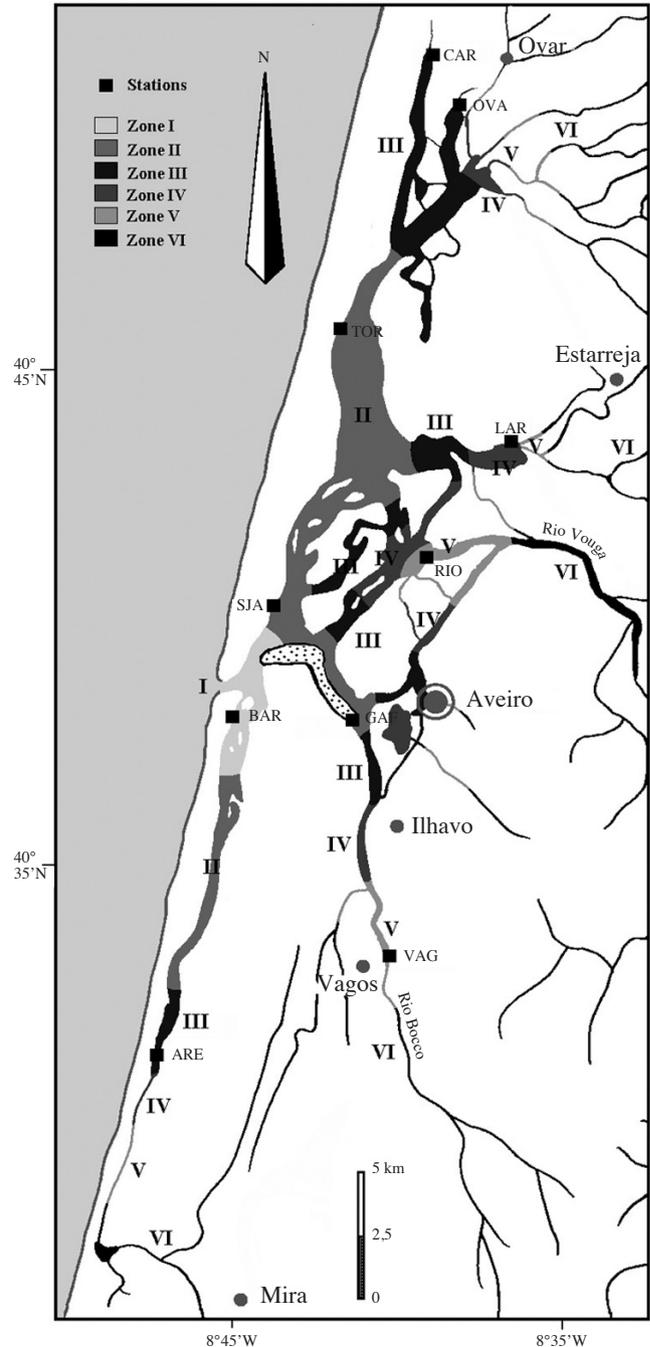


Figure 7. - Carte théorique des zones de confinement dans la ria d'Aveiro (1987-88). Les limites des zones sont arbitraires. [Theoretical map showing the confinement zones in the Ria of Aveiro (1987-88); the limits are arbitrary.]

confinement dans la lagune d'Aveiro dépend principalement de sa morphologie complexe (Cunha, 1930 ; Oliviera, 1988 ; Dias *et al.*, 1999, 2000) qui gère la dynamique des eaux et non pas de la distance à l'embouchure.

La stabilité des zones de confinement, observée au cours des deux périodes, permet de situer trois ensembles de stations par rapport à la zonation biologique qui se caractérise

ainsi (Fig. 6) : (1) les zones I-II se caractérisent par des S et F relativement élevées ($S = 28$ et $F > 16$). Elles sont représentées par les stations BAR, SJA et GAF principalement sous influence marine, car proche du chenal d'entrée des eaux océaniques ; (2) les zones II-III, de confinement modéré, se caractérisent par des S et F intermédiaires ($27 < S < 35$ et $14 < F < 15$). Elles concernent la station TOR, au centre du canal de St. Jacinto, entre le chenal et la marge continentale nord ; (3) les zones IV-V, se caractérisent par des S et F faibles ($S < 23$ et $F < 12$). Elles rassemblent les stations RIO, LAR et VAG, à la limite des marges continentales et directement sous influence dulçaquicole. L'appauvrissement faunistique existant du chenal vers les marges continentales de la lagune est encore plus net dans le canal d'Espinheiro (RIO) où l'arrivée massive d'eau douce provenant de la rivière Vouga – principale source d'eau douce, de sédiments et de matières organiques de la lagune (Dias *et al.*, 2000) – tend à isoler davantage cette zone.

Entre les deux périodes d'études, ARE et CAR ne sont pas classées dans la zonation biologique ci-dessus. En effet, de fortes modifications des S et F traduisent, pour chacune des deux stations, une modification du degré de confinement et donc de la zonation biologique (Fig. 6). La station ARE s'est confinée puisqu'elle passe des zones II-III à la zone V, alors que la station CAR a subi un déconfinement la faisant évoluer des zones III-IV à la zone II. Ce phénomène de confinement et de déconfinement a déjà été observé en réponse à une évolution ou à une anthropisation rapide des masses d'eaux (Perthuisot *et al.*, 1983). Afin de faciliter la navigation des bateaux, les canaux de navigation de la partie nord de la lagune sont régulièrement dragués. Entre 1988 et 1997, plus de 5.106 m³ de sable ont été extraits de la lagune (Pombo et Rebelo, 2002). Le déconfinement de la station CAR, proche du port embarcadère de Carregal (extrémité distale nord), est vraisemblablement lié à l'entretien des chenaux de navigation. À l'inverse, le confinement de la station ARE s'explique simplement par l'évolution naturelle des bassins paraliques qui sont le siège d'une sédimentation importante et rapide (Frisoni *et al.*, 1984). La connaissance du confinement et de la zonation ichtyologique permet d'identifier et de comprendre les changements notables de l'hydrodynamisme que les milieux paraliques, tels que la lagune d'Aveiro, subissent aux cours du temps.

La densité présente un gradient semblable à ceux des richesses spécifique et familiale (Guelorget *et al.*, 1983, 1986, 1987, 1999 ; Favry *et al.*, 1997 ; Bouchereau *et al.*, 2000a, 2000b ; Bouchereau et Chaves, 2003). Notons tout de même le cas des stations ARE et CAR précédemment citées (Fig. 6). Le déconfinement de CAR s'interprète aussi par une augmentation du nombre d'individus (N) entre les deux périodes d'étude. À l'inverse, le confinement de ARE est caractérisé par une forte diminution de N. Cette situation a été aussi observée par Frisoni *et al.* (1983) sur les popula-

tions benthiques de trois lagunes de la plaine orientale Corse.

Entre les deux périodes d'étude, la biomasse annuelle capturée diminue de moitié sans pour autant observer une baisse d'abondance numérique. Une augmentation de l'effort de pêche, sur le plateau continental proche du chenal d'entrée des eaux marines, a pour conséquence une diminution de la biomasse individuelle et une baisse de l'âge de première maturité sexuelle, ce qui expliquerait la diminution de la taille des dix espèces les plus abondantes (Pombo et Rebelo, 2002).

L'analyse de l'indice de diversité de Shannon (Fig. 1) reflète les conclusions tirées des paramètres qualitatifs et quantitatifs précédemment évoqués (Guelorget *et al.*, 1999). Dans les zones I-II, les faibles valeurs de l'équitabilité (0,23) sont à mettre en relation avec la forte abondance d'espèces marines occasionnelles. Le fort courant de marée à l'embouchure de la lagune introduit et disperse de nombreuses espèces provenant du milieu marin et sans affinité particulière avec le milieu lagunaire. Cette entrée massive d'espèces influence fortement la structure des peuplements dans les zones proches de la communication lagune-océan où la présence et l'abondance des espèces marines y sera aléatoire. Cette forte variabilité s'interprète par de faibles valeurs de l'équitabilité, témoignant d'un peuplement faiblement structuré. Inversement, dans les zones les plus confinées (en zones IV-V) la diminution de la richesse spécifique et la forte progression de l'équitabilité (0,70) indiquent une véritable communauté dont les abondances ne sont plus aléatoires. L'accès aux parties plus confinées s'accompagne d'un tri des espèces, dont le nombre diminue, et d'une modification de l'assemblage qui résulte d'un ajustement progressif vers un type de structure plus stable. Cette situation a été observée par Amanieu et Lasserre (1982) dans une lagune danoise, le fjord Dyspsø.

L'analyse de l'abondance numérique des espèces et des guildes écologiques montre que la répartition au sein de la lagune d'Aveiro est indépendante des gradients physico-chimiques, tels que la salinité. Les gradients de salinité et de confinement suivent des directions différentes sur les deux premiers axes des l'AFC (Fig. 3).

Les gradients de richesses spécifique et familiale, d'abondances numérique et pondérale, de l'indice Shannon et de l'équitabilité sont liés à différents facteurs. Le premier de ces facteurs est la perte d'espèces d'origine marine les plus sensibles au confinement (Frisoni *et al.*, 1983 ; Bouchereau *et al.*, 2000b) et qui sont exclusivement des espèces thalassiques (strictement marines) ; la composition spécifique et familiale du peuplement ichtyologique dans la lagune d'Aveiro est directement liée aux relations océan-lagune. La forte influence de la marée disperse les espèces marines entrées accidentellement dans la lagune. Le clupéidé, *Sardinna pilchardus*, espèce marine stricte, a été capturé en grand

nombre à l'état juvénile en zones I-II, près du chenal d'entrée, ainsi qu'en zones IV-V, dans les extrémités distales des cinq canaux de la lagune. Ces espèces marines, dont font partie les clupéidés, sans écophase décrite en milieu paralique et dispersées au gré des courants finissent par mourir (Quignard, 1984). Un second facteur est la répartition différentielle des espèces opportunistes, migrantes cycliques. Les espèces marines trophiques, représentées principalement par les mugilidés (Frisoni *et al.*, 1983), *Liza aurata*, *L. ramada* et *Mugil cephalus*, se retrouvent dans toutes les zones de confinement, de I à V, indépendamment des paramètres physico-chimiques. Les juvéniles migrent en lagune pour des raisons trophiques et de protection (Bourquard, 1985), le taux de prédation étant plus faible qu'en milieu marin. Les espèces marines trophiques se retrouvent donc en grand nombre près des marges continentales sous influence directe des apports en eau douce riches en éléments nutritifs (RIO, VAG et VAG). Cependant, il semble que la répartition des muges ne soit pas gérée par le confinement. En effet, ces poissons ubiquistes (Bouchereau *et al.*, 2000b) occupent tous les endroits où la nourriture est disponible, aussi bien en zones I-II que IV-V. Même si les muges sont pris en compte dans les analyses, il est difficile d'interpréter leur situation de bio-indicateur trophique dans l'assemblage car les muges sont très cosmopolites. Le dernier facteur est la répartition des espèces sédentaires strictes, remarquable par la diminution en richesse spécifique, en densité et en biomasse en fonction du confinement. Les espèces strictement paraliques sont présentes, en grand nombre, toute l'année et à tous les stades de développement des individus. Elles sont généralement de petite taille et de faible longévité (Guelorget *et al.*, 1983). Les principaux représentants, les athérinidés avec *Atherina presbyter* et *A. boyeri*, sont capturés essentiellement dans les zones de confinement I à IV. Si la productivité et la distribution des différents types de ressources du système paralique agissent sur le comportement trophique de certaines espèces, il en est autrement pour les espèces sédentaires. En effet, ces dernières occupent moins les marges continentales, très confinées, riches en éléments nutritifs (zones IV-V) que les marges, moins confinées, plus pauvres (zones II-III).

En conclusion, nos résultats nous permettent : de proposer, à partir du compartiment poissons, une zonation biologique de la Ria de Aveiro qui renferme tous les degrés de confinement, depuis le domaine marin jusqu'au domaine continental en direction du pôle le plus confiné (Fig. 7), indépendante des caractéristiques hydrologiques du milieu, en particulier la salinité ; de montrer la stabilité relative des milieux paraliques ; et de mesurer à partir de l'organisation et du fonctionnement du compartiment poissons et entre les deux campagnes de mesures, les variations d'ordre hydrodynamique que le milieu a subies.

RÉFÉRENCES

- AMANIEU M. & G. LASSERRE, 1982. - Organisation et évolution des peuplements lagunaires. *Oceanol. Acta.*, 1: 201-213.
- ARRUDA L.M., ANDRADE J.P. & M.M. CUNHA, 1988. - Abundance, diversity and community structure of the fish population in the Ria de Aveiro (Portugal). *Oceanol. Acta*, 11: 235-240.
- BAUCHOT M.L. & A. PRAS, 1980. - Guides des poissons marins d'Europe. 427 p. Paris : Delachaux et Niestlé.
- BOUCHEREAU J.L. & O. GUELORGET, 1997. - Comparison of three Gobiidae (Teleostei) life history strategies over their geographical range. *Oceanol. Acta*, 21: 503-517.
- BOUCHEREAU J.L. & P. CHAVES, 2003. - Ichthyofauna in the ecological organisation of a South-West Atlantic ecosystem: the Bay of Guaratuba, Brazil (25°52'S; 48°39'W). *Vie Milieu*, 52(2/3): 103-110.
- BOUCHEREAU J.L., QUIGNARD J.P., JOYEUX J.C. & J.A. TOMASINI, 1991. - Stratégies et tactiques de reproduction de *Pomatoschistus microps* (Krøyer, 1838) et de *Pomatoschistus minutus* (Pallas, 1770) (Pisces, Gobiidae) dans le Golfe du Lion (France). Nids, déterminismes de la sédentarité et de la migration. *Cybiurn*, 15: 315-346.
- BOUCHEREAU J.L., GUELORGET O., VERGNE Y. & J.P. PERTHUISOT, 2000a. - L'ichtyofaune dans l'organisation biologique d'un système paralique de type lagunaire : le complexe des étangs du Prévost et de l'Armel (Languedoc, France). *Vie Milieu*, 50: 19-27.
- BOUCHEREAU J.L., DUREL J.S., GUELORGET O. & L. REYNAUD LOUALI, 2000b. - L'ichtyofaune dans l'organisation biologique d'un système paralique marocain : la lagune de Nador. *Mar. Life*, 10: 69-76.
- BOURQUARD C., 1985. - Structure et mécanismes de mise en place, de maintien et d'évolution des peuplements ichtyiques lagunaires du Golfe du Lion. 337 p. Thèse Sci., Univ. Sciences et Techniques du Languedoc.
- CUNHA S.R.R., 1930. - Relance da Historia Economica de Aveiro. Soluções ara o seu problema marítimo a partir do século XVII. 63 p. Conférence donnée le 14 juin 1930, Aveiro.
- DAVIES J.H., 1964. - A morphogenetic approach to world shorelines. *Z. Geomorphol.*, 8: 127-142.
- DIAS J.M., LOPES J.F. & I. DEKEYSER, 1999. - Hydrological characterisation of Ria de Aveiro, Portugal, in early summer. *Oceanol. Acta*, 22: 473-485.
- DIAS J.M., LOPES J.F. & I. DEKEYSER, 2000. - Tidal propagation in the Ria de Aveiro Lagoon, Portugal. *Phys. Earth (B)*, 25: 369-374.
- ELLIOT M. & F. DEWAILLY, 1995. - The structure and components of European estuarine fish assemblages. *Neth. J. Aquat. Ecol.*, 29: 397-417.
- FAVRY A., GUELORGET O., DEBENAY J.P., LEFEBVRE A. & J.P. PERTHUISOT, 1997. - Répartition et organisation des foraminifères actuels dans le golfe de Kalloni (Grèce). *Oceanol. Acta*, 20: 387-397.
- FISHER W., BAUCHOT M.L. & M. SCHNEIDER, 1973. - Fiches FAO d'identification des espèces pour les besoins de la pêche. Méditerranée et mer Noire (Zone de pêche 37). Rome: FAO, pag. var. 2 vol.
- FRISONI G.-F., GUELORGET O., XIMENES M.C. & J.P. PERTHUISOT, 1983. - Étude écologique de trois lagunes de la plaine orientale corse (Biguglia, Diana, Urbino) : expressions biologiques qualitatives et quantitatives du confinement. *J. Rech. Oceanogr.*, 8: 57-80.

- FRISONI G., GUELORGET O. & J.P. PERTHUISOT, 1984 . - Diagnose écologique appliquée à la mise en valeur biologique des lagunes côtières méditerranéennes : approche méthodologique. *FAO, Studies and reviews*, 61: 39-95.
- GORDO L.S., 1989. - Age, growth and sexuality of sea bass, *Dicentrarchus labrax* (Linnaeus, 1758) (Perciformes, Moronidae) from Aveiro Lagoon, Portugal. *Science Maritime*, 53: 121-126.
- GUELORGET O. & J.P. PERTHUISOT, 1983. - Le domaine paralique. Expressions géologiques, biologiques et économiques du confinement. Travaux du Laboratoire de Géologie, Presses ENS, Paris, 16, 136 p.
- GUELORGET O. & J.P. PERTHUISOT, 1992. - Paralich ecosystems. Biological organization and functioning. *Vie Milieu*, 42(2): 215-251.
- GUELORGET O., FRISONI G.-F. & J.P. PERTHUISOT, 1983. - La zonation biologique des milieux lagunaires : définition d'une échelle de confinement dans le domaine paralique méditerranéen. *J. Rech. Oceanogr.*, 8: 15-35.
- GUELORGET O., FRISONI G.-F., MONTI D. & J.P. PERTHUISOT, 1986. - Contribution à l'étude écologique des lagunes septentrionales de la baie d'Amvrakia (Grèce). *Oceanol. Acta*, 9: 9-17.
- GUELORGET O., PERTHUISOT J.-P., FRISONI G.-F. & D. MONTI, 1987. - Le rôle du confinement dans l'organisation biogéologique de la lagune de Nador (Maroc). *Oceanol. Acta*, 10: 435-444.
- GUELORGET O., FAVRY A., DEBENAY J.P. & J.P. PERTHUISOT, 1999.- Les écosystèmes paraliques : distribution des peuplements de Foraminifères actuels dans les étangs de Diana et d'Urbino (Corse). *Vie Milieu*, 49: 51-68.
- LASSERRE G., 1976. - Dynamique des populations ichtyologiques lagunaires, application à *Sparus aurata* L. 299 p. Thèse Sci. : Univ. des Sciences et Techniques du Languedoc.
- LEGENDRE L. & P. LEGENDRE, 1979. - Écologie Numérique. 2. Structure des Données écologiques. 254 p. Paris: Masson et Presses Univ. Québec.
- MARIANI S., 2001. - Can spatial distribution of ichthyofauna describe marine influence on coastal lagoons? A central Mediterranean case study. *Estuar. Coast. Shelf Sci.*, 52: 261-267.
- MAZOYER-MAYER C., VIANET R. & R. MAN-WAY, 1983. - Étang de l'Or. Étude des populations piscicoles. Écobiologie des espèces et pêche. 172 p. Rapp. fin. Aquascop et Laboratoire d'Ichtyologie, USTL- SMNLR.
- MICHEL C.H., LEJEUNE P. & J. VOSS, 1987. - Biologie et comportement des labridés européens (Labres, Crenilabres, Rouquiers, Vieilles et Girelles). *Rev. Fr. Aquariol. herpétol.*, 14: 1-80.
- MOREIRA M.H., QEIROGA H., MACHADO M.M. & M.R. CUNHA, 1993. - Environmental gradients in a Southern estuarine system: Ria de Aveiro, Portugal, Implication for the soft bottom macrofauna colonization. *Neth. J. Aquat. Ecol.*, 27: 465-482.
- NAUMANN C.P., 1954. - Lehrbuch der Geognosie (vol. 3). Leipzig: W. Engelmann.
- NOBRE A., AFREIDO J. & J. MACEDO, 1915. - A Ria de Aveiro, Relatório oficial do regulamento da Ria de Aveiro. *Bol. Soc. Geogr. Lisboa*, 30: 216-224.
- OLIVIERA O., 1988. - Origens da Ria di Aveiro. 61 p. Aveiro: Câmara Municipal de Aveiro.
- PERTHUISOT J.P., 1975. - La Sebkhia El Melah de Zarzis. Genèse et évolution d'un bassin salin paralique. 252 p. Paris: Trav. Lab. Géol. ENS 9.
- PERTHUISOT J.P., GUELORGET O., FRISONI G.-F. & A. MAURIN, 1983. - Expressions hydrochimiques, sédimentologiques et biologiques du gradient de confinement dans un partenariat salinier abandonné : le Triangle des Bermudes (Santa Pola, Espagne). *J. Rech. Oceanogr.*, 8(1): 37-56.
- POMBO L. & J.E. REBELO, 2000. - Ria de Aveiro ichtyofauna: Diversity in space and time. *Revista. Biol.*, 18: 69-81.
- POMBO L. & J.E. REBELO, 2002. - Spatial and temporal organization of a coastal lagoon fish community - Ria de Aveiro, Portugal. *Cybiuim*, 26: 185-196.
- PRITCHARD D.W., 1967. - What is an estuary: physical viewpoint. *In: Estuary* (Lauff. G.E., ed.), Am. Ass. Adv. Sci., publ. 83, Washington: 3-5.
- QUIGNARD J.P., 1984. - The biological and environmental characteristics of lagoons as the biological basis of fisheries management. *In: Management of coastal Lagoon Fisheries* (Kapetsky & Lasserre, eds), Studies and reviews, FAO, 61(1): 3-38.
- REBELO J.E., 1992. - The ichthyofauna and abiotic hydrological environment of the Ria de Aveiro, Portugal. *Estuaries*, 15: 403-4131.
- REBELO J.E. & L. POMBO, 2001. - Os Peixes da Ria de Aveiro. 111 p. Aveiro: Câmara Municipal de Aveiro-Pelouro da cultura.
- VICENTE C.M., 1985. - Caracterização hidráulica e aluvionária da Ria de Aveiro, utilização dos modelos hidrolicos no estudo de problema da Ria, *J. Ria de Aveiro*, III: 41-48.