

Don Au



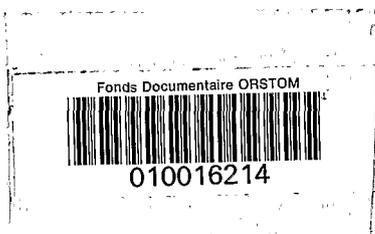
Titre: La diversité de la diversité: les peuplements d'estuaire comme illustration.

Auteur : G.VIDY,

Adresse: ORSTOM, Institut Français de Recherche Scientifique pour le  
Développement en Coopération, B.P. 1386, DAKAR, SENEGAL.

Titre abrégé: Diversité et peuplements estuariens.

Mots-clé: Diversité, variabilité, peuplements, poissons, estuaires.



Fonds Documentaire ORSTOM

Cote : Bx 16 214 Ex : 1

9.VIDY G. 1994. La diversité de la diversité : les peuplements d'estuaire tropicaux comme illustration. Communication au Symposium International "Diversité biologique des poissons des eaux douces et saumâtres d'Afrique". PARADI, Dakar, novembre 1993, 17p.+fig

... en milieu e

## RESUME

Selon Margalef, diversité et stabilité sont deux dimensions sinon indépendantes du moins essentielles pour la compréhension de l'organisation des peuplements. Aucune des deux ne peut être raisonnablement interprétée sans la connaissance de l'autre.

La difficulté apparaît lorsque l'on souhaite passer du concept à l'objet mesurable. Cela passe par le choix d'unités et de techniques de mesure, choix non dénué d'hypothèses implicites et donc de conséquences lors de l'interprétation. Il en résulte que la pertinence de la mesure (ou la mesure pertinente...) pour la compréhension des systèmes n'est pas clairement établie.

Les estuaires tropicaux, milieux pour lesquels variations et variabilité sont quasi-structurelles, conjuguent et exacerbent l'importance des deux dimensions stabilité et diversité. L'instabilité favoriserait les espèces ubiquistes, effectivement majoritaires dans ces milieux. Cela conduit à des diversités spécifiques moins élevées que ce que l'on pourrait attendre. La diversité se retrouve alors dans la "panoplie" des tactiques (voir même des stratégies) alternatives que peuvent déployer ces espèces.

Les peuplements des estuaires permettent de réfléchir au degré de dépendance (ou d'indépendance) des deux acteurs du duo stabilité/diversité et à leur influence. Pour ce type de milieu, la diversité n'a pas la même signification que pour des milieux plus stables.

La diversité est elle-même diverse. A la fois fille et mère de stabilité, elle est même probablement fille et mère de diversité. Les approches linéaires seront ainsi inadéquates à relier diversité et organisation des systèmes.

## ABSTRACT

According to Margalef, diversity and stability are two dimensions, if not independent, at least essential in understanding organisation of communities. None of these can be intended without knowledge of the other.

Difficulty appears when one wishes to go from the concept to the measurable object. This implies choices of units and technics, choices with underlined hypotheses and so consequences for the interpretation. So, pertinence of the measure (or the pertinent measure) for the understanding of systems is not clearly established.

Tropical estuaries are environments where variations and variability are structural characteristics. They combine and enhanced the weight of the two dimensions stability and diversity. Instability would favour ubiquitous species as it is the case in estuaries. This leads to specific diversities lowest than what can be expected. Diversity, in these cases, lies in the range of alternative tactics (if not strategies) which can be used by these species.

Estuarine fish communities are suitable to investigate the dependency (or independency) of the stability/diversity couple and its influence. For this type of environment, diversity has not the same meaning that in the case of more stable ecosystems.

Diversity is diverse. In the same time, diversity is mother and daughter of stability, and probably mother and daughter of diversity. In this way, linear hypotheses will be of little help to understand the relations between diversity and ecosystem structure.

## Introduction

Le concept de diversité résulte d'une perception si immédiate des peuplements animaux que le passage du concept à l'objet n'a pratiquement pas donné lieu à débat. La diversité des organismes vivants, son établissement, ses variations, son maintien, préoccupent les écologistes depuis pratiquement les origines de la discipline. La question au sujet de sa signification était déjà posée par May en 1975 : "What these [species abundance] relations mean.....has been the subject of considerable discussion". La dimension subjective de ce concept a été reconnue assez tôt. Ainsi Margalef en 1970 a écrit : "Diversity is obviously dependent upon our decision". Valiela propose même un réexamen du concept du "point de vue" des espèces plutôt que du point de vue de l'observateur. Cela le conduit à s'interroger sur la réelle signification écologique du concept : "There is no evidence that diversity has any meaning to the organisms involved". De fait la diversité est avant tout une perception du peuplement par le naturaliste et l'on ne doit jamais oublier, comme nous le rappelle E. Morin, que "l'observateur fait partie de l'observation".

De nombreuses méthodes de mesure ont été proposées chacune apportant avec elle son lot d'hypothèses, souvent implicites, qui peuvent aboutir, pour un même lot de données à des interprétations sensiblement différentes : "Many ..... indexes of diversity exist...the result is that there may be a great deal of discordance in the trends shown....even when applied to the same data" Valiela (1984). La difficulté apparaît lorsque l'on souhaite passer du concept à l'objet mesurable. La pertinence de la mesure de la diversité, ou la mesure pertinente de celle-ci, pour la compréhension des systèmes n'est pas clairement établie.

Il existe plusieurs voies d'approche de la diversité et plusieurs échelles. Elle peut être abordée globalement soit au niveau de la biosphère, (soit) au niveau continental ou régional (biogéographie et/ou biodiversité), soit au niveau local (écologie, structure et fonctionnement des peuplements). Les deux premières approches relèvent de l'échelle de l'évolution, la dernière de l'échelle écologique.

C'est cette dernière échelle qui est pertinente pour qui souhaite traiter des modifications induites par le développement des activités humaines (pêche, aquaculture, aménagements, pollution, voire même changements globaux) et tenter d'apporter des réponses aux problèmes qui en résultent. Deux problèmes doivent être posés à cette échelle: d'une part, l'évolution de la diversité et, d'autre part, son maintien et celui des structures par lesquelles elle s'exprime.

Les estuaires font partie des écosystèmes qui supportent le plus de perturbations d'origine anthropique de par le monde. Ils revêtent par ailleurs une importance capitale allant du renouvellement de ressources halieutiques jusqu'aux conditions de vie des populations denses qui occupent leurs rives. Ils risquent également d'être fortement affectés par les changements globaux. Pour ce qui concerne la diversité, leur variabilité quasi-structurelle fournit un modèle exacerbé de l'interaction entre la structure du peuplement, les qualités de l'écosystème et la stabilité (l'instabilité) du milieu.

Cet article a trois objectifs. Le premier consiste à mettre en évidence la multiplicité des origines, des évolutions et des processus de maintien de la diversité, ce qui dans le titre est traduit par la diversité de la diversité. Le second est de montrer que l'étude des peuplements estuariens, du fait de l'instabilité des conditions abiotiques dans lesquelles ils persistent, peut aider à la réflexion générale sur l'organisation des peuplements, ichtyques en l'occurrence. Le troisième est d'insister sur le fait que cette variabilité, plutôt qu'un obstacle à l'appréhension des structures et fonctionnements, doit être interprétée comme un facteur clé du maintien d'une certaine diversité, ce qui n'est pas immédiatement perceptible dans des milieux moins perturbés.

## LE CONTEXTE THEORIQUE.

L'histoire des théories sur l'évolution et le maintien de la diversité est déjà longue. Depuis les écrits des précurseurs qu'ont été MacArthur, Margalef, May, Sanders entre autres et depuis les ouvrages clés que sont les actes du Symposium de Brookhaven (1970) et l'ouvrage collectif édité sous la direction de Cody et Diamonds (1975), beaucoup d'hypothèses et de théories ont été échafaudées pour tenter de comprendre l'organisation et le fonctionnement des communautés animales (certains concepts étant même empruntés à l'écologie végétale). La place manque ici pour entreprendre l'inventaire de toutes ces hypothèses et théories et seules les plus connues seront évoquées. Un échantillon restreint de quelques-unes de ces relations conceptuelles entre la diversité et différents paramètres est illustré sur la figure n° 1.

Différents niveaux de réflexion peuvent être identifiés au sein de ces démarches. Pour simplifier, on distinguera ce qui a trait à la création ou à la mise en place de la diversité, à son évolution, au niveau qu'elle atteint et enfin ce qui a trait à son maintien. Parallèlement, les réflexions sur l'organisation des peuplements utilisent l'information contenue dans la diversité celle-ci n'étant pas considérée comme objet de recherche (Margalef 1958, Daget, 1976). Un niveau de réflexion qui semble peu développé est celui du maintien de la diversité face aux modifications rapides de l'environnement provoquées notamment par les activités humaines. Chacun des niveaux identifiés est traité à l'une ou l'autre des échelles déjà évoquées : l'échelle évolutionniste (création, évolution, biogéographie) et l'échelle écologique (niveau, maintien, résistance aux agressions). Ecologie est ici entendue au sens étymologique, celui de Margalef (1968): *"The study of systems at the level in which individuals or whole organisms may be considered elements of interaction, either among themselves, or with a loosely organised matrix. Systems at this level are named ecosystems and ecology is the biology of ecosystems."*

L'échelle évolutionniste ne sera abordée que sommairement pour les raisons invoquées dans l'introduction. Elle touche à la fois à la génétique des populations et à

la biogéographie. Quelques points doivent quand même être évoqués en raison de la liaison que l'on peut faire avec la situation actuelle des peuplements d'estuaires. Il s'agit tout d'abord du concept de niche qui lie la diversité à l'existence et à l'occupation des différentes niches d'un écosystème. Ce concept est relié, à une échelle supérieure, à l'hypothèse de l'isolement de populations par apparitions de barrières (Rosenzweig, 1975). C'est une notion plus complexe que prévu car les espèces sont "capables" de générer leur propre niche soit par sédentarisation (aspect spatial), soit par spécialisation (aspect comportemental). Cela est surtout observé dans les milieux à stabilité intrinsèque élevée et âgés (les deux caractéristiques étant souvent liées). L'exemple le plus connu chez les poissons étant celui des Cichlidae des lac Malawi et Tanganyika. La sédentarisation se traduit par une réduction de la taille des habitats, il en résulte l'augmentation du nombre de barrières effectives et une augmentation de la probabilité de spéciation. Les espèces en se spécialisant peuvent également "créer" ces barrières. Sédentarisation et spécialisation vont souvent de pair. Il y a donc là une certaine circularité du raisonnement à laquelle il convient d'être attentif lors de l'interprétation. Inversement, les espèces possédant de grandes aires de répartition ont des probabilités plus élevées de voir celles-ci scindées. Nous verrons que les espèces peuplant les estuaires sont de bonnes candidates compte tenu de leurs caractéristiques biologiques. Le terme aire doit être étendu aux gammes de divers paramètres acceptés par une espèce. A l'échelle écologique, le concept de niche se rattache à la complexité ou hétérogénéité spatiale du milieu. Il est alors essentiel dans la détermination de l'amplitude de la diversité, du nombre maximal d'espèces (saturation).

La dynamique des processus de colonisation, les successions d'espèces dans les milieux nouvellement colonisés ont été empruntées aux écologistes du monde végétal, avec comme différence la mobilité des animaux, les poissons en l'occurrence. Un exemple est illustré sur la figure n°1a inspiré de Wilson (1971). Les perturbations que subissent les peuplements peuvent parfois conduire à des situations intermédiaires proches de celles observées lors des phases de mise en place d'un

peuplement. Un peuplement fortement perturbé, mais non détruit subit en quelque sorte un rajeunissement. Cela peut le conduire éventuellement sur une trajectoire différente de celle sur laquelle il était engagé avant la perturbation.

Avec les hypothèses liées à la productivité, nous nous rapprochons de plus en plus de l'échelle qui nous concerne (figure n°1b). Si elle est le plus souvent évoquée pour le niveau création de diversité, elle touche aussi à celui de son niveau et de son maintien. Les tentatives de liaisons entre l'importance de la productivité et la diversité sont très controversées. Les relations ne sont pas évidentes, les systèmes les plus productifs sont souvent très pauvres en espèces (mais aussi très instables). Une productivité élevée favorise les espèces les plus compétitives qui ainsi pourraient éliminer leurs concurrentes moins "agressives". Une productivité faible ne permet le maintien que d'un nombre limité d'espèces, donc une faible diversité. Une productivité moyenne ou variant dans des proportions raisonnables assurerait le

figure n° 1 : Quelques relations conceptuelles, parmi d'autres, relatives à la diversité.

maintien d'une bonne diversité (Margalef, 1970). L'une des controverses à ce niveau porte sur le fait de savoir lequel des deux facteurs, productivité ou diversité est à l'origine de l'autre. Il semble qu'en définitive la réponse soit que l'une comme l'autre des hypothèses seraient également viables selon le type de milieu concerné et notamment au mode de contrôle de son fonctionnement, lequel est lié à sa stabilité intrinsèque. Celle-ci agissant sur la diversité d'où, ici encore, un écheveau d'interactions circulaires (ou rétro-actives) qu'il est difficile de démêler

Les prédateurs ont une action la plupart du temps dépendante de la densité. En exploitant les espèces qui tendent à devenir dominantes dans le milieu, ils contribuent à éviter l'élimination des espèces les moins compétitives (figure n°1c). Par cette action, la diversité se trouve maintenue dans un contexte où, en l'absence de prédateurs, elle devrait diminuer (Lubchenko, 1978).

La diversité a été reliée également à la taille du milieu considéré, c'est notamment la base de la théorie des îles. Cette relation ne sera pas développée ici, en raison du choix d'échelle évoqué. Cette théorie fait l'objet de controverses notamment du fait que plus la taille d'un milieu augmente plus le nombre de niches disponibles augmente ou, ce qui est similaire, plus les probabilités d'apparition de barrières, évoquées plus haut, sont élevées.

La stabilité du milieu est considérée par Margalef (1970) comme le complément indispensable de la diversité, l'une comme l'autre étant nécessaire à la compréhension de leur vis-à-vis. L'inconvénient est que stabilité autant que diversité, sont des concepts subjectifs (pléonasme ?!) difficiles à caractériser. Diversité et stabilité seraient ainsi sinon indépendantes, du moins indispensables pour se prononcer sur l'état d'un système. Les influences de l'un et l'autre de ces deux facteurs se répartissent schématiquement de façon symétrique le long d'un axe allant

figuré n° 2 : Répartition théorique des modes de contrôle de la structure d'un peuplement en fonction de la stabilité du milieu.

des milieux instables aux milieux stables (figure n°2). Chez les premiers, l'instabilité du milieu dicterait l'organisation du peuplement, chez les seconds, se seraient les interactions entre espèces qui domineraient. Avec tout au long de la gamme des combinaisons différentes des deux influences, l'une croissant pendant que l'autre décroît (Connell, 1978). Si l'on accepte cette répartition, il convient de réexaminer la question du rôle de la diversité dans l'établissement de la stabilité. Si, en effet, on fait de ces deux paramètres des paramètres quasi-indépendants et de plus complémentaires, alors la question ci-dessus ne peut plus guère être posée.

Cela amène tout naturellement à l'hypothèse des perturbations intermédiaires de Connell (Intermediate Disturbance Hypothesis, 1978), illustrée sur la figure n°1d. Les milieux peu perturbés accueillent peu d'espèces en raison d'une domination du peuplement par les espèces les plus compétitives. Un milieu fortement perturbé a un peuplement composé uniquement des quelques espèces capables de supporter le

stress induit par des conditions ambiantes drastiques. Le milieu soumis à des perturbations intermédiaires est le siège d'une atténuation des compétitions ou plus exactement d'une oscillation des aptitudes compétitives de chacune des espèces en fonction des modifications du milieu. Cela autorise la co-existence d'espèces compétitrices et donc la possibilité d'une diversité d'espèces plus élevée. Il ne faut pas oublier, dans le cadre de cette hypothèse, que la compétitivité des espèces se modifie sous l'influence des modifications des paramètres de l'environnement. Chaque espèce montrant des variations différentes pour une même variation environnementale. Les espèces sont, par exemple, plus sensibles aux facteurs abiotiques aux confins de leur aire de répartition (Miller et al., 1991).

L'hypothèse de Connell est intéressante mais il reste à explorer l'influence des différents paramètres qui définissent les perturbations: leur amplitude, leur fréquence, leur vélocité (c.a.d. la vitesse à laquelle elles atteignent leur maximum) et aussi leur impact au niveau de chaque espèce. Cela en gardant en mémoire le contexte des perturbations d'origine anthropiques. Dans des domaines différents, d'autres auteurs ont également entrepris d'exploiter cette hypothèse pour expliquer la coexistence de plusieurs espèces dans un même milieu (Reynolds et al., 1993; Sommer 1993; Sommer et al. 1993). Cette hypothèse est à rapprocher de ce que MacArthur (1975) avait déjà montré. Bien que cet auteur ait organisé l'essentiel de sa réflexion autour d'un couple d'espèces dans un système à l'équilibre, il a quand même envisagé le cas des ressources variables et montré qu'elles permettaient la coexistence d'espèces qui se seraient exclues si les ressources avaient été stables. Tout cela montre l'importance de la variabilité des conditions de milieu, donc des ressources disponibles, dans le maintien d'un certain niveau de diversité.

Houston (1979) a exploité et complété l'I.D.H. de Connell pour proposer l'hypothèse de l'équilibre dynamique. Il propose de croiser le taux de perturbations, exprimé en fréquence de réduction de population avec le taux de croissance de ces populations (figure n°1e). Pour l'établissement la relation théorique entre la diversité

et le second paramètre voir Houston (1979). Ce modèle est bâti sur le préalable de la complémentarité d'influence des deux paramètres. Cette approche à deux paramètres conduit à un modèle hyper-simplifié. En effet, les réductions de population dues aux perturbations sont prises de même importance et les taux de croissance sont considérés comme identiques quelle que soit l'espèce. D'autre part, il n'est pas tenu compte du fait que la réduction numérique d'une population peut affecter son taux de croissance qui lui-même ne varie pas selon une relation linéaire de la densité et ceci, de plus, selon un signe et une intensité différents pour chaque espèce. L'hypothèse reste donc très théorique et sa confrontation aux faits se heurte au manque de connaissances sur certains des paramètres impliqués (gamme des taux de croissance des espèces, variabilité intra-spécifique de ces taux et variabilité de l'environnement, modifications de la compétitivité d'une espèce et variabilité de l'environnement...etc). Elle permet cependant de formuler des prédictions qui

figure n° 3 : Représentation tridimensionnelle du modèle théorique de Huston (1979): de multiples combinaisons de deux facteurs conduisent à un même niveau de diversité.

s'avèrent satisfaisantes dans un grand nombre de situations. D'autre part, le modèle est intéressant car il permet de constater qu'il existe un grand nombre de combinaisons pouvant conduire à une même diversité (figure n°3). Bien entendu toutes ces combinaisons ne sont pas "viabiles". Toutefois, si l'on considère que le nombre de paramètres à prendre en compte est beaucoup plus élevé que ce qui a été ici retenu, on imagine aisément combien les origines d'un même niveau de diversité peuvent être nombreuses. Cet exemple illustre bien l'origine multidimensionnelle de la diversité, la diversité de la diversité, alors même que l'on n'a considéré ici que la "dimension quantitative" de celle-ci sans se soucier de sa "dimension qualitative" (c.a.d. l'identité écologique des espèces présentes).

## LES ESTUAIRES ET LE CONTEXTE THEORIQUE DE LA DIVERSITE.

Une objection qui peut être formulée au sujet des milieux estuariens est celle concernant leur statut (Ray et Hayden, 1992). S'agit-il d'écosystèmes à part entière ou de simples interfaces entre milieux différents (écotones)? Si l'on reconnaît que les peuplements de ces milieux ont une structure propre et que les processus productifs y sont à la fois originaux et particulièrement efficaces, alors il y a bien lieu de parler d'écosystèmes. Ce sont toutefois des écosystèmes largement ouverts que ce soit au niveau des importations ou des exportations de nutriments et d'énergie. Cette caractéristique est certainement d'une grande importance pour la structure de leurs peuplements. C'est aussi dans cette ouverture que leur variabilité intrinsèque trouve une grande part de son origine.

La carte (figure n°4) présente schématiquement la diversité spécifique d'un certain nombre de milieux estuariens aussi bien tempérés que tropicaux (tableau n°1). La diversité structurelle des milieux saumâtres, du marais côtier (Everglades - *sub-tropical*-) aux milieux hyper-salés (Casamance, Saloum) en passant par les estuaires vrais (Gambie, Guinée) et les lagunes estuariennes (lagune Ebrié, lac Togo en Afrique, lagune de Terminos, lagune de Tortugueros en Amérique Centrale et du Sud) est importante. La diversité des situations géographiques l'est aussi (façades orientale et occidentale des continents, tropiques secs, tropiques humides, équateur). Ce dernier aspect est lié aux différences climatiques, notamment celles concernant les apports d'eau douce tant en quantité qu'en répartition saisonnière. L'existence d'un gradient latitudinal de diversité, communément admis lorsque l'on compare les milieux tempérés et tropicaux, a été évoquée par certains auteurs pour les milieux estuariens (Miller, 1991). A partir de la figure, et compte tenu de ce qui vient d'être dit au sujet de la diversité des conditions, il est difficile de détecter cette dimension latitudinale de la diversité spécifique, sauf peut-être sur la côte est du continent nord-américain. D'autre part, la prétendue pauvreté spécifique de ces milieux n'apparaît guère dans la zone intertropicale. Accessoirement, cette figure, bien qu'elle ne

prétende pas à l'exhaustivité, ~~mais~~<sup>met</sup> en évidence un net déficit des études sur les milieux estuariens tropicaux par rapport à leur homologues des zones subtropicales ou tempérées, notamment pour ce qui concerne l'Afrique de l'ouest et l'Afrique équatoriale. Ce déficit devrait inspirer un effort de recherche accru en faveur de ces milieux dont l'importance économique a été soulignée en introduction .

Les estuaires ou plus généralement les milieux saumâtres sont traversés par des gradients liés au mélange des eaux continentales et marines. Cela est communément illustré par le gradient de salinité même si celui-ci n'est probablement pas directement le facteur-clé des modifications de peuplement. La diversité des peuplements de ces milieux semble être sensible à la "pente" de ce gradient. Là où le gradient est faible s'instaure un peuplement moyennement diversifié, c'est notamment le cas dans certaines lagunes estuariennes pourvues d'apports d'eau douce modérés ou localisés. Lorsque les gradients deviennent perceptibles sans atteindre

figure n° 4 : Richesse spécifique des milieux estuariens et lagunaire des côtes de l'Océan Atlantique.

des écarts trop importants, les peuplements se diversifient notamment par l'accueil d'espèces d'origine soit continentales soit marine et d'espèces typiquement estuariennes. Enfin lorsque le gradient est très important la diversité chute, le peuplement ne comporte alors que les quelques rares espèces capables supporter ces conditions rigoureuses, c'est le cas des estuaires vrais, ou, dans une moindre mesure, des estuaires inverses. Les différents gradients induisent des processus de production différents à la fois dans leur structure et dans les vitesses de transfert de l'énergie qui déterminent les espèces susceptibles d'y assurer leur subsistance. Ainsi les espèces ubiquistes ou les éco-phases successives d'une même espèce sont-elles les plus aptes à exploiter ces milieux. En définitive, la relation diversité-force du gradient pourrait être une relation "en dôme" d'un type comparable à celle proposée par Connell pour son hypothèse des perturbations.

La diversité dans les milieux estuariens est généralement perçue comme peu élevée. Les espèces y sont euryhalines, ubiquistes du point de vue alimentaire (prévision de MacArthur), migratrices pour la plupart. Elles possèdent en règle générale une large aire de répartition et une plasticité assez importante de leurs cycles biologiques. Par aire de répartition il faut entendre non seulement la dispersion géographique mais aussi le comportement face à certains paramètres abiotiques (salinité, par exemple). Cela se traduit par l'occupation de niches larges ou de plusieurs niches juxtaposées, soit dans le temps (juvéniles), soit dans l'espace. On note également la modification de la stratégie des espèces en fonction de la position de la population au sein de l'aire de répartition comme c'est le cas, entre autres pour *Mugil cephalus*. Ces niches larges auraient pour conséquence une limitation relative de la diversité. A une autre échelle, ces aires de répartition étendues offrent des possibilités de spéciation selon l'hypothèse de probabilité d'apparition de barrières évoquées plus haut. Encore qu'il faille ici vérifier si les espèces concernées possèdent une hétérozygotie élevée ou bien une diversité génétique faible après sélection de gènes à expression phénotypique large (gènes plastiques selon Gould, 1981).

Dans les milieux estuariens, nombreuses sont les espèces représentées uniquement par leurs juvéniles. Les juvéniles constituent d'ailleurs l'essentiel des peuplements des estuaires au sein desquels ils sont des transformateurs efficaces et des maillons essentiels des transferts d'énergie vers les niveaux trophiques supérieurs. L'occupation successive de plusieurs niches écologiques au cours de la croissance apparente chacune de ces phases du cycle vital des espèces à une "éco-espèce" dont le rôle dans la structure et donc dans le fonctionnement de l'écosystème est probablement d'une importance non négligeable. A cela, il ne faut pas oublier l'une des caractéristiques majeures des poissons qui est leur capacité de déplacement : "...les poissons sont, à juste titre, considérés comme de mauvais indicateurs écologiques: très mobiles, souvent migrateurs, ils peuvent vivre et prospérer dans des milieux très différents de leur biotope optimal" (Daget, 1965). Celle-ci pose le problème de la prise en compte des espèces migratrices ou ~~des~~ plus généralement, de

celles qui n'appartiennent que temporairement à un peuplement (ceci quel que soit le milieu concerné). On constate donc que les espèces constituantes des peuplements de ces milieux présentent des adaptations biologiques (ubiquité alimentaire et écologique) ou de leur cycle vital (écophases) qui répondent à la variabilité des conditions. La diversité spécifique ne rend pas correctement compte de cette diversité fonctionnelle. La diversité se retrouve ici dans la gamme des stratégies alternatives que les espèces sont capables de développer et/ou dans la multiplication des écophases. Ici, les peuplements estuariens renvoient à l'interrogation sur le choix des unités de mesure de la diversité évoquée plus haut.

Les propriétés des espèces peuplant les estuaires confèrent à ces peuplements des qualités d'élasticité, de plasticité au sens de Margalef. Qualités qui se traduisent par une résilience élevée. C'est à dire que ces peuplements sont capables de s'écarter notablement de leur état actuel sans que cela les empêche d'y revenir par la suite. L'extrême variabilité qu'ils manifestent n'est donc pas le signe d'une instabilité mais seulement la traduction des perturbations importantes auxquelles ils sont soumis. Dans cette optique il y a lieu de considérer avec Connell et Sousa (1983) que cette variabilité de peuplement est un signe de stabilité au sens que ces auteurs donne à ce concept, à savoir la capacité à revenir à son état initial après une perturbation. Face à des perturbations de même importance, des peuplements adaptés à des conditions de milieu plus stables n'auraient pas cette capacité. Leur reconstruction aurait une probabilité élevée d'emprunter une trajectoire différente, de verser dans un autre bassin d'attraction. De tels peuplements sont moins stables.

## DISCUSSION.

### 1) sur le contexte théorique

Valiela fait remarquer que l'étendue des arguments logiques dépasse largement celle du contenu factuel. Cela est exact bien qu'il semble qu'individuellement, les hypothèses émises soient cohérentes. Ce qui fait défaut c'est

une théorie qui permette d'intégrer ces hypothèses dans un système général qui tienne compte de l'interpénétration des influences dans l'établissement, le maintien ou la modification de la structure d'un peuplement. C'est dans cette direction que tente de s'orienter Huston avec son hypothèse de l'équilibre dynamique. Elle tient en effet compte du fait qu'aucun écosystème ne peut raisonnablement être tenu pour stable ou en équilibre parfait, comme le montrent Connell et Sousa (1979). Cela implique que la variabilité joue un rôle important dans la structure d'un peuplement. La variabilité doit être considérée comme l'un des facteurs de l'hétérogénéité d'un écosystème.

Toutes ces relations entre la diversité et les divers paramètres susceptibles d'influer sur celle-ci, interviennent à des degrés divers selon l'origine, l'histoire et le type de peuplement (données d'ailleurs non indépendantes) et les conditions environnementales actuelles. Elles sont elles-mêmes modifiées par ces mêmes paramètres. Il y a donc, ici encore, des rétroactions certaines entre influences des paramètres et structure du peuplement qui compliquent l'approche théorique du fonctionnement (figure n° 5). Il est également bon de rappeler que nombre de ces relations sont non-linéaires.

figure n°5: Influences et rétroactions possibles entre différents déterminants de la structure des peuplements.

Le système est modifié à chaque fois qu'un élément nouveau y est ajouté ou soustrait, symétriquement tout élément nouveau d'un système acquiert des propriétés différentes dès qu'il entre dans ce système. Il y a donc une influence ascendante et une influence descendante. L'augmentation du nombre d'espèces dans un peuplement en maturation doit donc être appréhendé comme une modification perpétuelle du système. Les espèces entrant dans la composition d'un peuplement vont donc avoir des ajustements à réaliser pour répondre non seulement aux conditions physiques du milieu mais également aux contraintes "sociales" imposées par les autres membres du peuplement (zoo-sociologie ?).

## 2) sur la mesure et les méthodes d'approche

Ce qui est remarquable dans les mesures de diversité c'est que toutes ont valeur de mesure relative y compris la plus simple, la richesse spécifique qui ne peut être interprétée que par rapport à l'écosystème qui l'abrite (Peet, 1975). C'est probablement pour cette raison que Margalef (1970) considère que la diversité seule est insuffisante pour mesurer l'organisation d'un peuplement et doit être accompagnée par une mesure de la pérennité (spectres de diversité) ainsi qu'une évaluation de la stabilité du système d'origine.

Lorsque l'on parle de diversité, il est fréquemment sous-entendu, diversité spécifique. Mais l'espèce n'est pas la seule unité qui puisse être choisie. Les phases successives du cycle vital des espèces peuvent être prises en compte (unité infra-spécifiques). On pourrait aussi utiliser une unité fonctionnelle (Barbault, 1980), par exemple, les guildes (unités supra-spécifique) définies par leur fonction au sein de l'écosystème.

La tentative de donner à la biogéographie une valeur fonctionnelle face aux problèmes des perturbations anthropiques se heurte à plusieurs erreurs, commises soit au niveau conceptuel, soit au niveau stratégique ou soit à celui de l'approche statistique.

Au niveau de l'approche conceptuelle, les fluctuations auxquelles sont soumis les peuplements sont caractérisées par leurs fréquences hautes ou moyennes comparées à celle régissant les ajustements à l'échelle biogéographique. A l'échelle écologique, les capacités d'adaptation des populations sont limitées à la gamme de variation du pool génétique actuel. En raison de la vitesse d'apparition des perturbations, elles ne relèvent en aucun cas des mécanismes de la spéciation mis en oeuvre à l'échelle évolutionniste. Il y a donc un choix d'échelle inadéquat. Ce qui intéresse les chercheurs confrontés aux questionnements de la gestion des ressources ce ne sont pas les grands équilibres définis par l'approche peuplements régionaux ou

continentaux (échelle biogéographique) même en admettant que ceux-ci soient correctement appréhendés mais bien la réaction aux perturbations de haute ou moyenne fréquence qui ne relève pas de la même échelle de temps (échelle écologique). Ce sont les fluctuations autour des points (supposés) d'équilibre, voire les trajectoires suivies par les peuplements ou plus simplement leur position sur leur trajectoire qui présentent un intérêt. C'est-à-dire toutes les caractéristiques dynamiques et non les descriptions qui, par définition, sont statiques. Par ailleurs, les trajectoires suivies par les peuplements au cours de leur maturation n'ont aucune raison de suivre la voie que l'on peut tracer en confrontant des peuplements de complexité ou de taille croissante. Enfin, Il existe plusieurs voies possibles pour atteindre un même état (Huston, 1979). Il serait à ce niveau intéressant d'aborder l'aspect stochastique de la diversité en liaison avec la théorie du chaos mais cela nécessiterait d'autres développements. On rappellera uniquement que les états possibles d'un écosystème ont pu être représentés comme un nuage de probabilité dans un espace multidimensionnel (Kerner cité par Margalef, 1970).

Au niveau stratégique, il est inapproprié de chercher à comprendre et décrire les mécanismes en n'observant que les conséquences de ceux-ci. Les conséquences observées peuvent résulter d'une multitude de combinaisons des nombreux facteurs impliqués dans la mise en place de la structure actuelle d'un peuplement. Ces combinaisons s'expriment à partir d'origines différentes qui conditionnent les trajectoires des peuplements. L'histoire est un facteur important dont dépend la situation actuelle. Margalef (1970) souligne que l'organisation actuelle des éléments d'un système a passé l'épreuve du temps et reflète les interactions passées. Les facteurs régissant l'organisation de peuplements éloignés peuvent être les mêmes mais leurs histoires sont très différentes (MacArthur; 1975). Enfin, il reste très difficile de savoir où se situe le peuplement observé sur cette trajectoire et donc de savoir si la structure observée est ou non une structure "stable". Cela bien sûr, si tant est que la notion de structure stable présente un quelconque intérêt.

Au niveau, de l'approche statistique, le fait de s'intéresser à des peuplements instables que sont les peuplements tropicaux, de les décrire avec des méthodes d'échantillonnage diverses, utilisées dans des protocoles dont la puissance statistique est souvent inconnue (Peterman 1990, Cyr et al. 1992), conduit nécessairement à de faibles pouvoirs de détection des différences. La conséquence est que l'on est ainsi amené à définir des classes ou catégories très larges qui ne sont que des artefacts de la méthode. En tant que telles ces catégories présentent peu d'intérêt.

### 3) sur les estuaires et la diversité

Pour ce qui concerne les estuaires, la question de la stabilité, prise dans le sens de "ce qui ne fluctue pas" n'a aucune raison d'être posée. La recherche de situations sans fluctuations n'a pour but qu'un certain "confort statistique" mais ne relève d'aucune justification réaliste relativement à la compréhension du fonctionnement des écosystèmes. Les peuplements des estuaires tropicaux sont diversifiés, éminemment variables et d'une grande stabilité (résilience), ce qui devrait clore définitivement le questionnement erroné sur les relations entre diversité et stabilité. Ces peuplements sont en fait dotés d'une grande plasticité (au sens de Margalef). En quelque sorte il est possible de dire que les peuplements estuariens sont perpétuellement jeunes. Vis-à-vis des perturbations anthropiques, ce sont les peuplements considérés comme stables, c'est-à-dire adaptés à des milieux physiques à variabilité intrinsèque peu élevée qui sont les plus vulnérables.

### CONCLUSION.

La complexité et la diversité de la diversité demandent encore de gros efforts de recherche avant que la "Science" puisse se déclarer prête à en proposer des applications pratiques. A ce niveau de mise en pratique, les écosystèmes sont souvent soumis à, sinon menacés par, des perturbations (d'origine anthropique notamment) qui dépassent en vélocité, en amplitude et en durée les fluctuations pour lesquelles leurs peuplements ont acquis des capacités d'adaptation. L'important est de

pouvoir connaître la capacité de résistance de l'ensemble du peuplement ou encore la manière dont ce peuplement se modifiera face aux nouvelles conditions. La diversité observée avant la perturbation s'est mise en place à la suite de l'interaction de facteurs différents de ceux de la perturbation, à une échelle également différente. Elle ne peut renseigner sur la réaction du système, celle-ci ne dépendra qu'en partie de l'histoire antérieure du peuplement ne serait-ce parce que l'on ne connaît pas la position exacte du peuplement sur sa trajectoire entre son origine et son état de maturité, lorsque celui-ci peut être imaginé.

La diversité est l'une des mesures synthétiques possibles de l'état d'un système, elle n'apporte pas de renseignements sur les détails de son fonctionnement. Pour comprendre le fonctionnement de ce système, il est nécessaire de le situer au sein de la gamme d'inter-influences des facteurs environnementaux et des relations inter-spécifiques. Les recherches utiles dans cette optique sont celles qui s'attachent à comprendre la nature des relations inter-spécifiques, leur évolution face aux modifications des paramètres de milieu mais également leur contribution à ces modifications. De telles recherches doivent se situer au plus près possible des approches expérimentales mêmes si celles-ci présentent de très grandes difficultés de réalisation dans le domaine de l'écologie.

Pour revenir au titre de cette communication, la diversité est bel et bien diverse, diverse dans ses origines, diverse dans son expression, diverse dans ses mécanismes de maintenance et d'évolution. Le terme général devrait être toujours employé au pluriel. Le singulier ne devrait être utilisé que relativement à un milieu et à un moment précis. La simple mesure de la diversité, quelles que soient l'unité ou la méthode employées, ne permet pas de répondre à l'interrogation sur les mécanismes qui président à son établissement et à son maintien. Il est d'autre part peu probable qu'une meilleure compréhension puisse émerger d'une approche globalisante des grands traits de son organisation aux échelles supérieures à l'échelle écologique. Dans ces conditions, faire de la diversité une mesure générale d'une gamme étendue

de milieux d'origine, d'histoire, d'organisation différentes revient à mesurer avec un même outils des objets de natures différentes. L'intrication de tous les paramètres évoqués peut, par le jeu d'une multitude de combinaisons, conduire à des diversités et des structures comparables. Leur classification dans une même catégorie ne résoudra en rien le problème posé au niveau de la mise en place et du fonctionnement des peuplements.

L'interrogation la plus commune au sujet de la diversité, celle qui semble être au centre du concept de biodiversité, est celle concernant son rôle. Il est cependant une question préalable qui mériterait d'être posée et discutée. Cette question est la suivante:

#### **la diversité a-t-elle un rôle?**

La diversité n'est elle pas, plutôt qu'une propriété émergente des écosystèmes, une simple caractéristique émergente ou, à l'inverse, n'est-elle pas tout simplement à l'origine même de l'organisation en systèmes comme nous le suggère Edgar Morin (1977) que je citerai pour terminer: "La diversité, qui ne peut naître en dehors de l'inégalité des conditions et processus, c'est à dire en dehors des désordres, est absolument nécessaire à la naissance de l'organisation... qui ne peut être qu'organisation de la diversité... et pour le développement de l'ordre, inséparable de telles organisations".

## REFERENCES:

- Albaret J. J., 1987. Les peuplements de poissons de la Casamance (Sénégal) en période de sécheresse. *Rev. Hydrobiol. trop.*, **20**, 291-310.
- Albaret J. J., Ecoutin J. M., 1990. Influence des saisons et des variations climatiques sur les peuplements de poissons d'une lagune tropicale en Afrique de l'Ouest. *Acta Oecologica.*, **11**, 557-583.
- Albaret J. J., Ecoutin J. M., 1989. Communication mer-lagune: impact d'une réouverture sur l'ichtyofaune de la lagune Ebrié (Côte d'Ivoire). *Rev. Hydrobiol. trop.*, **22**, 71:81.
- Ayvazian S. G., L. A. Deegan, J. T. Finn, 1992. Comparison of habitat use by estuarine fish assemblages in the Acadian and Virginian zoogeographic provinces. *Estuaries.*, **15**, 368-383.
- Barbault R., 1980. L'analyse de l'organisation des peuplements, étape capitale dans l'étude des écosystèmes. *Acta Oecologica, Oecol. Gener.*, **1**, 237-247.
- Blaber S. J. M., 1983. Fish communities of south east african coastal lakes. In: *Biologie et ecologie des poissons d'eau douce Africains*. Levêque C., M. N. Bruton et G. W. Ssentongo eds, ORSTOM, Paris, 351-362
- Blaber S. J. M., D. T. Brewer, J. P. Salini, 1989. Species composition and biomasses of fishes in different habitats of a tropical northern australian estuary: Their occurrence in the adjoining sea and estuarine dependence. *Estuar. coast. Shelf Sc.*, **29**, 509-531.
- Cervigon F., 1985. The ichthyofauna of the Orinoco estuarine water delta in the west atlantic coast, Caribbean. In: *Fish community ecology in estuaries and coastal lagoons: Towards an ecosystem integration*. A. Yanez-Aranciba ed., Univ. Nation. Autonome de Mexico, Mexico., 57-78.
- Cody M. L., J. R. Diamond eds, 1975. *Ecology and evolution of communities*. Harvard University Press, Cambridge. 543 p.
- Connell J. H., 1978. Diversity in tropical rain forests and coral reefs. *Science*, **199**, 1302-1310.
- Connell J. H., W. P. Sousa, 1983. On the evidence needed to judge ecological stability. *The American Naturalist.*, **121**, 789-824.
- Cyr H., J. A. Downing, S. Lalonde, S. B. Baines, M. L. Pace, 1992. Sampling larval fish populations : Choise of sample number and size. *trans. amer. fish. soc.*, **121**, 356-368.
- Daget J., 1965. Poissons de Côte d'Ivoire (eaux douces et saumâtres) *Mém.I.F.A.N., IFAN-DAKAR*, 385p.
- Daget J., 1976. Les modèles mathématiques en écologie. *Collection d'Ecologie n°8*. Masson, Paris, 172 p.
- Day J. H., A. Deegan, 1988. Nekton, The Free Swimming Consumers. In: *Estuarine Ecology*, J. H. Day Jr., Hall C.A.S., Kemp W.M., Yanez-Aranciba A. eds., Wiley Interscience, New-York, 377-437.

- De Sostoa A. et F. J. De Sostoa, 1985. The Fish communities of the Ebro Delta (northeast Spain): A model of mediterranean estuarine ecosystem. In: Fish community ecology in estuaries and coastal lagoons: towards an ecosystem integration. A. Yañez-Aranciba ed., Univ. Nation. Autonome de Mexico, Mexico, 79-126.
- Gould S. J., 1981. Paleontology plus ecology as palaeobiology. In: Theoretical ecology. Principles and applications, R. M. May ed., Blackwell Sci. Publ., 295-317.
- Henderson P. A., D. James, R. H. A. Holmes, 1992. Trophic structure within the Bristol channel - Seasonality and stability in Bridgwater Bay. *J. Mar. Biol. Assn Uk.*, **72**, 675-690
- Huston M., 1979. A general hypothesis of species diversity. *The American Naturalist.*, **113**, 81-101.
- Little M. C., P. J. Reay, S. J. Grove, 1988. The fish community of an east african mangrove creek. *J. Fish Biol.*, **32**, 729-747.
- Livingstone R. J., 1982. Trophic organisation of fishes in a coastal seagrass system. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **7**, 1-12.
- Lubchencko J., 1978. Plant species diversity in a marine intertidal community : importance of herbivore food preference and algal competitive abilities. *American Naturalist*, **112**, 23-29
- Louis M., C. Bouchon, Y. Bouchon-Navaro, 1992. L'ichtyofaune de mangrove de la baie de Fort de France (Martinique). *Cybium.*, **16**, 291-306.
- MacArthur R. H., 1965. Patterns of species diversity. *Biol. Rev.*, **40**, 510-533.
- Margalef R., 1958. Information theory in ecology. *Gen. Syst.*, **3**, 36-71.
- Margalef R., 1968. Perspectives in ecological theory. Univ. Chicago Press, Chicago, 111 p.
- Margalef R., 1970. Diversity and stability: A practical proposal and a model of interdependence. In: Diversity and stability in ecological systems. G.M. Woodwell and H.H. Smith eds. Brookhaven Symp. Biol., **22**, 25-37.
- May R. M., 1975. Pattern of species abundance and diversity. In: Ecology and evolution of communities. Cody M. L. et J. M. Diamonds eds, Harvard Univ. Press, Cambridge, 81-120
- Miller J.M., J. S. Burke, G. R. Fitzhugh, 1991. Early life history of atlantic north american flatfish: Likely (and unlikely) factors controlling recruitment. *Neth. J. Sea Res.*, **27**, 261-275.
- Morin E., 1977. La Méthode. I - La Nature de la nature. Seuil.
- Morin B., C. Hudon, F. G. Whoriskey, 1992. Environmental influences on seasonal distribution of coastal and estuarine fish assemblages at Wemindji, Eastern James bay. *Environ. Biol. Fish*, **35**, 219-229.
- Peet R. K., 1975. Relative diversity indices. *Ecology*, **56**, 496-498.

- Peterman R.M., 1990. Statistical power analysis can improve research and management. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, **47**, 2-15.
- Potter I. C., L. E. Beckley, A. K. Whitfield, C. J. Lenanton, 1990. Comparisons between the roles played by estuaries in the life cycle of fishes in temperate western Australia and southern Africa. *Envir. Biol. Fish.*, **28**, 143-178.
- Poxton M. G., 1992. Towards a strategy for the conservation of marine fish in Scotland. *Proc. Roy. Soc. Edinburgh Sect. B.*, **100**, 141-167
- Ray G. C., B. P. Hayden, 1992. Coastal zone ecotones. In: Landscape boundaries. Consequences for biotic diversity and ecological flows. Hansen A.J. et F. Di Castri Eds. *Ecological Studies 92*, Springer Verlag, 403-420.
- Reynolds C. S., J. Padisak, U. Sommer, 1993. Intermediate disturbance and the maintenance of species diversity: A synthesis. *Hydrobiologia.*, **249**, 183-188
- Rosenzweig M. L., 1975. On continental steady states of species diversity. In: Ecology and evolution of communities. Cody M. L. et J. M. Diamond eds, Harvard Univ. Press, Cambridge, 121-139
- Ross S. W., S. P. Eperly, 1985. Utilization of shallow estuarine nursery areas by fishes in Pamlico Sound and adjacent tributaries. North Carolina. In: Fish community ecology in estuaries and coastal lagoons: towards an ecosystem integration. A. Yanez-Arancibia ed.. Univ. Nation. Autonome de Mexico, Mexico, 207-232
- Sheridan P. F., 1992. Comparative habitat utilization by estuarine macrofauna within the mangrove ecosystem of Rookery Bay, Florida. *Bull. Mar. Sci.*, **50**, 21-39.
- Sommer U., 1993. Disturbance-Diversity relationships in 2 lakes of similar nutrient chemistry but contrasting disturbance regimes. *Hydrobiologia.*, **249**, 59-65
- Sommer U., J. Padisak, C. S. Reynolds, P. Juhasz-Nagy, 1993. Hutchinson's heritage: the diversity disturbance relationship in phytoplankton. *Hydrobiologia*, **249**, 1-7
- Tabb D. C., M. A. Roessler, 1989. History of studies on juvenile fishes of coastal water of Everglades national Park. *Bull. Mar. Sci.*, **44**, 23-34.
- Tzeng W. N., Y. T. Wang, 1992. Structure, composition and seasonal dynamics of the larval and juvenile fish community in the mangrove estuary of Tanshui River, Taiwan. *Mar Biol.*, **113**, 481-490.
- Valliela I., 1984. Marine ecological processes. Springer Verlag, Berlin, 546 p.
- Walker D.I., A. J. McComb, 1992. Seagrass degradation in Australian coastal waters. *Mar. Pollut. Bull.*, **25**, 191-195
- Wallace J. H., H. M. Kok, L. E. Beckley, B. Bennett, S. J. M. Blaber, A. K. Withfield, 1984. South african estuaries and their importance to fishes. *South Afr. J. Sci.*, **80**, 203-207.
- Wilson E. O., 1970. The species equilibrium. In: Diversity and stability in ecological systems. G.M. Woodwell and H.H. Smith eds. Brookhaven Symp. Biol., **22**, 38-47.

- Winemiller K. O., M. A. Leslie, 1992. Fish assemblages across a complex, tropical freshwater marine ecotone. *Environ. Biol. Fish.*, **34**, 29-50.
- Winemiller K. O., K. A. Rose, 1992. Patterns of life-history diversification in north american Fishes - Implications for population regulation. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, **49**, 2196-2218.
- Yanez-Arancibia A., A. L. Lara-Domingez, A. H. Alvarez-Guillen, 1985. Fish community ecology and dynamic in estuarine inlets. in: fish community ecology in estuaries and coastal lagoons: Towards an ecosystem integration. A. Yañez-Arancibia ed., Univ. Nation. Autonome de Mexico, Mexico, 127-168.
- Yanez-Arancibia A., A. L. Lara-Domingez, A. Aguirre-Leon, S. Diaz-Ruiz, F. Amezcua-Linares, D. Flores-Hernandez, P. Chavance., 1985. Ecology of dominant fish populations in tropical estuaries: Environmental factors regulating biological strategies and production. In: Fish community ecology in estuaries and coastal lagoons: towards an ecosystem integration. A. Yañez-Arancibia ed., Univ. Nation. Autonome de Mexico, Mexico, 311-366.

Liste de(s) tableau(x)

---

tableau n° 1 : Richesse spécifique des milieux estuariens et lagunaire des côtes de l'Océan Atlantique. (voir tableau n° 1 pour détails).

Species Richness of estuarine and lagoonal environments for the Atlantic Ocean coasts. (see details in table n° 1)

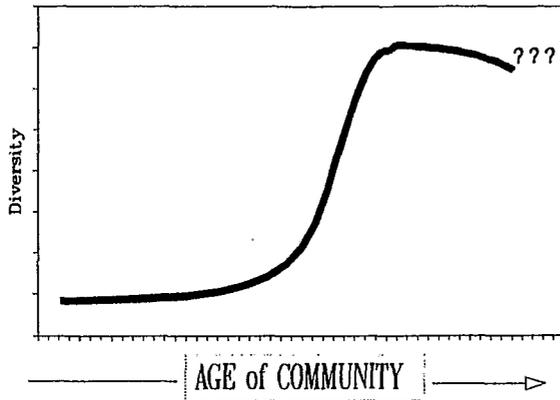
## Liste des figures

---

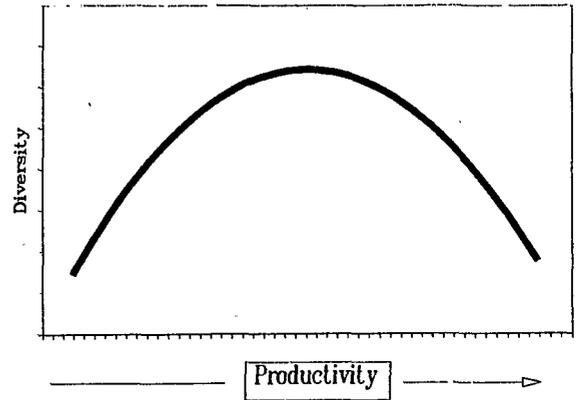
- figure n° 1 : Quelques relations conceptuelles, parmi d'autres, relatives à la diversité.  
Some conceptual relations, among various, dealing with diversity .
- figure n° 2 : Répartition théorique des modes de contrôle de la structure d'un peuplement en fonction de la stabilité du milieu.  
Theoretical distribution of controlling means of a community structure versus environmental stability.
- figure n° 3 : Représentation tridimensionnelle du modèle théorique de Huston (1979); de multiples combinaisons de deux facteurs conduisent à un même niveau de diversité.  
Three-dimensional view of the theoretical model from Huston (1979): many arrangements of two factors lead to the same level of diversity.
- figure n° 4 : Richesse spécifique des milieux estuariens et lagunaire des côtes de l'Océan Atlantique. (voir tableau n° 1 pour détails)  
Species Richness of estuarine and lagoonal environments for the Atlantic Ocean coasts. (see details in table n° 1)
- figure n° 5 : Influences et rétroactions possibles entre différents déterminants de la structure des peuplements.  
(n.b: figure incluse dans le texte)  
Possible influences and feed-backs between some determinants of the communities structure.  
(n.b: figure in the text)

	Amerique	Eurafrique	Auteur(s)	Pays
<b>Latitude</b>				
<b>Nord</b>				
56	-	66	Poxton (1992)	Ecosse
53	11	-	Morin et al. (1992)	Canada
51	-	77	Henderson et al. (1992)	G.B.
43	24	-	Day & Deegan (1989)	
41	99	-	"	
41	20	-	"	
41	48	-	"	
(40)	-	(48)	De Sostoa (1975)	Espagne (med.)
39	62	-	Day & Deegan (1989)	Etats-Unis
38	-	41	Monteiro et al. (1987)	Portugal
36	69	-	Day & Deegan (1989)	Etats-Unis
35	68	-	Ross & Eperly (1975)	Etats-Unis
32	70	-	Day & Deegan (1989)	Etats-Unis
30	94	-	"	
30	85	-	"	
30	76	-	Cervigon (1975)	
29	106	-	Louis (1992)	Antilles Françaises
26	63	-	Ayvazian (1992)	Etats-Unis
25	167	-	Tabb & Roessler (1989)	Etats-Unis
23	64	-	Yanez-Aranciba et al. (1975)	Mexique
22	75	-	"	
22	60	-	"	
20	61	-	"	
19	19	-	"	
18	121	-	"	
18	134	-	"	
17	31	-	"	
16	85	-	"	
16	97	-	"	
16	26	-	Sheridan (1992)	Etats-Unis
14	-	95	Albaret (com.pers.)	Senegal
13	-	75	Albaret (1987)	Senegal
10	80	-	Winnemiller & Leslie (1992)	Vénézuéla
9	88	-	Livingston (1982)	???????
5	-	105	Albaret (1990)	Côte d'Ivoire
(-4)	(83)	-	Little et al. (1988)	Kenya (O. indien)
-24	-	12	Blaber (1983)	Afrique du Sud
-27	-	37	"	
-28	-	108	"	
-32	-	52	Potter et al. (1990)	Afrique du Sud
-33	-	44	"	
-34	-	44	"	
-34	-	19	"	
<b>Sud</b>				

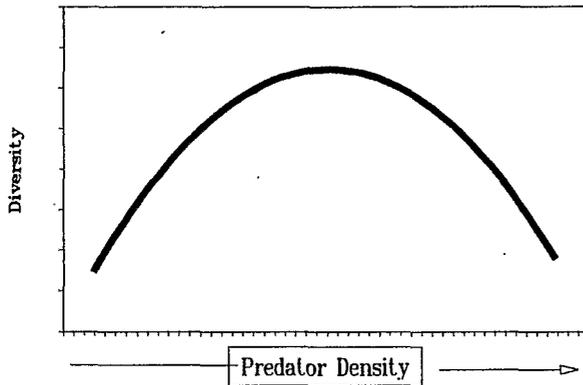
**a - DIVERSITY v. AGE of COMMUNITY**  
after WILSON (1971)



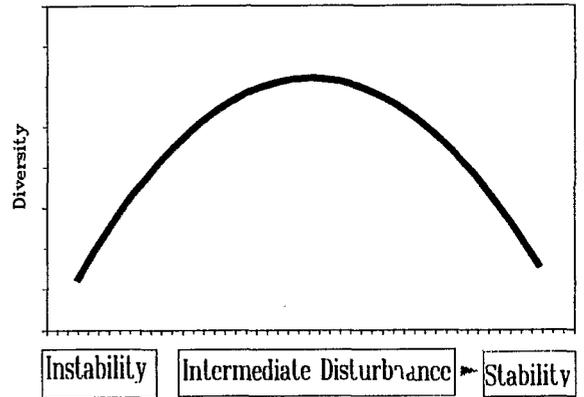
**b - DIVERSITY versus PRODUCTIVITY**  
after MARCALEF (1970)



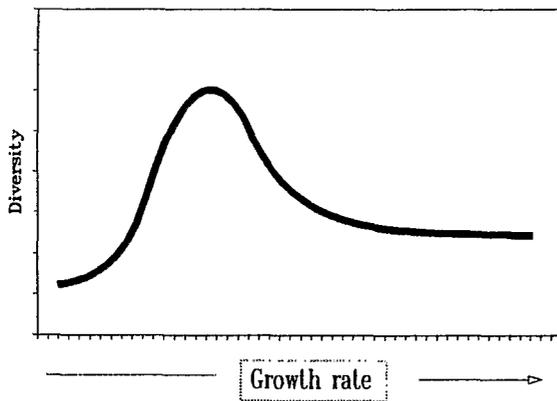
**c - DIVERSITY versus PREDATOR DENSITY**  
after LUBCHENCO J. (1978)

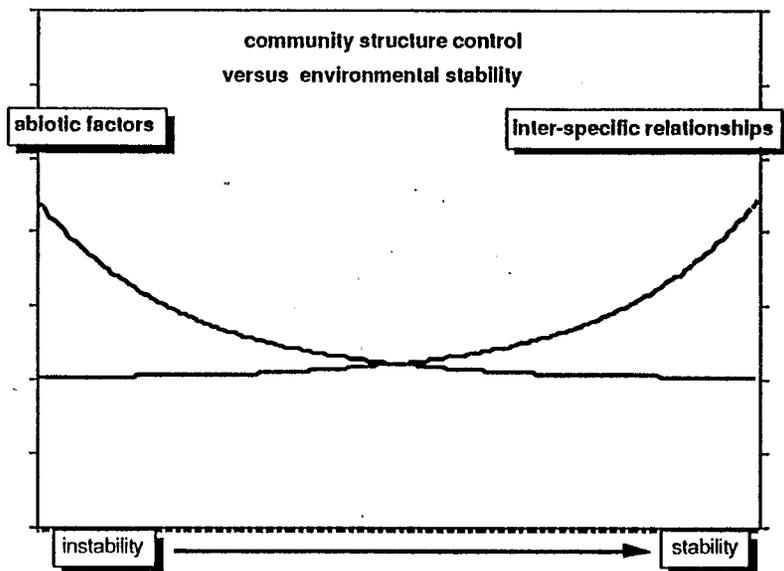


**d - DIVERSITY versus STABILITY**  
after IDH of CONNELL J.H. (1978)

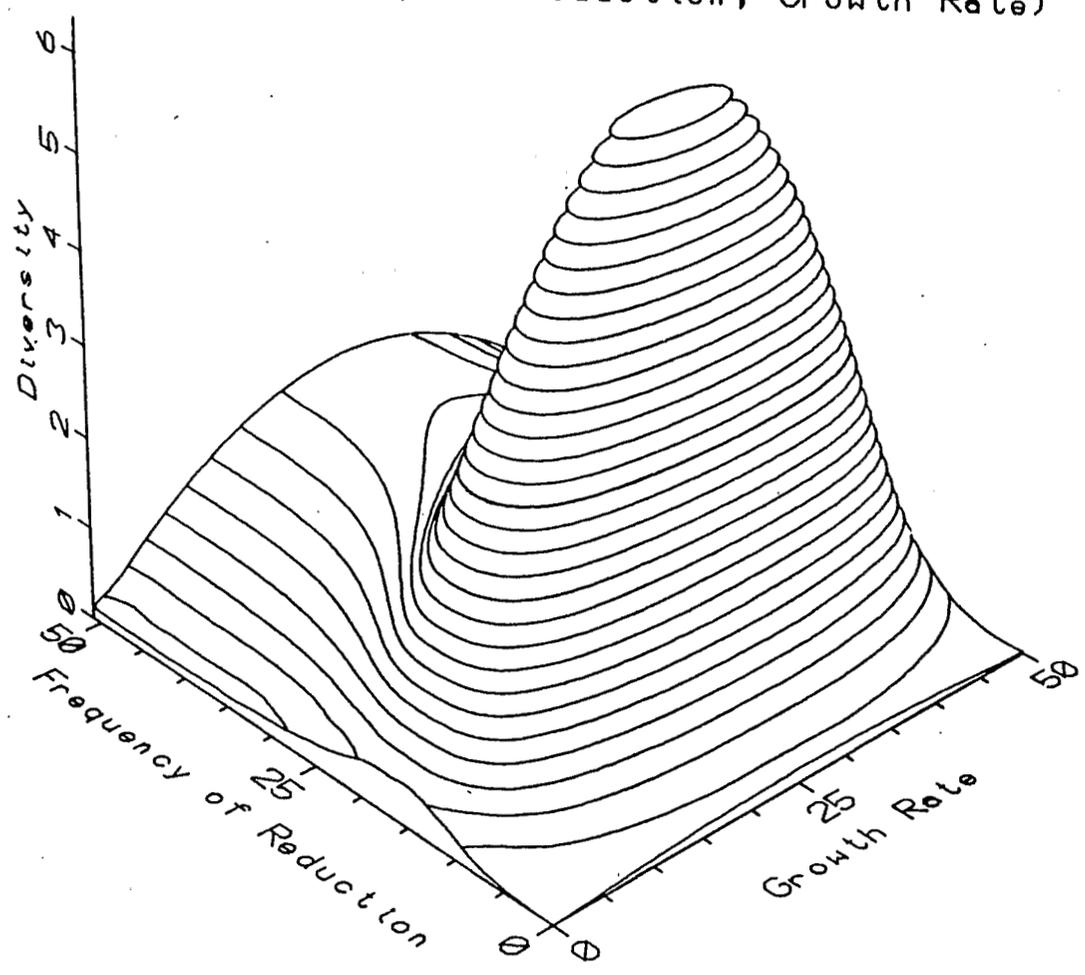


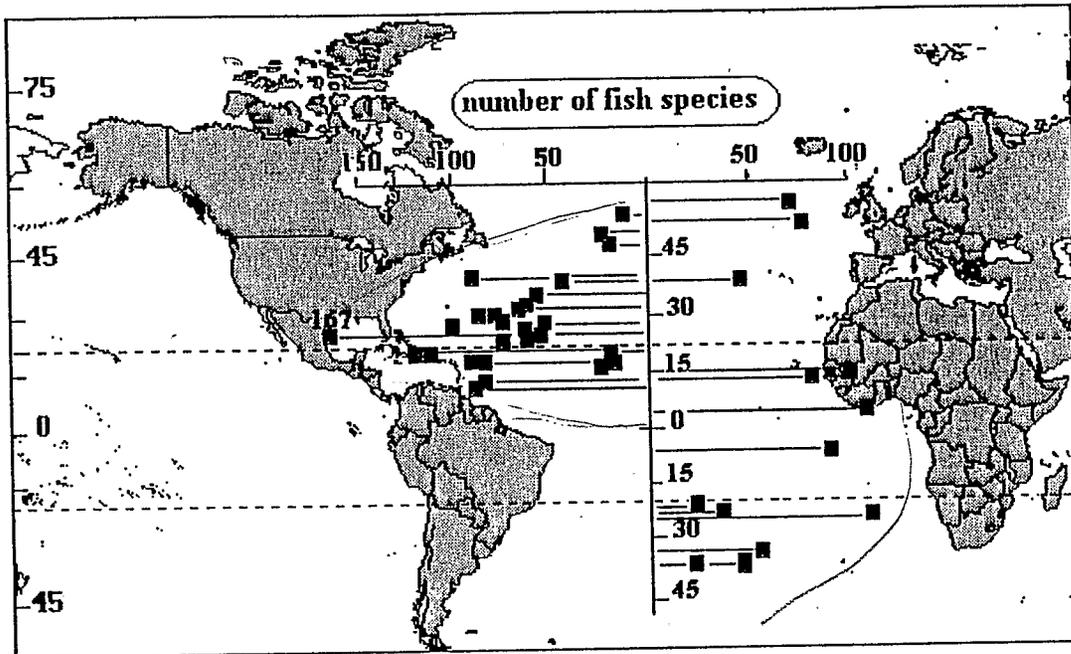
**e - DIVERSITY versus POPULATION GROWTH RATE**  
after HUSTON M. (1979)

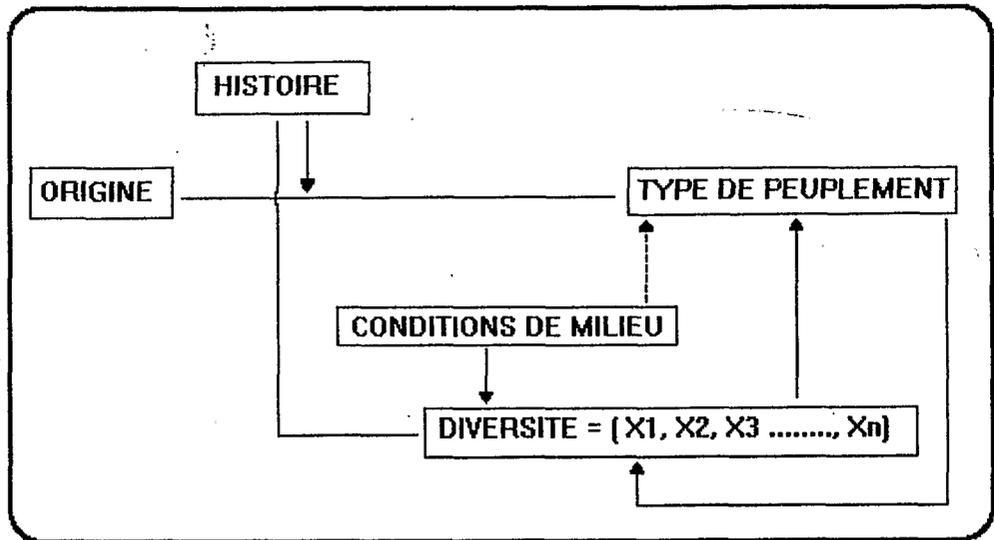




DIVERSITY = F(Freq. of Reduction, Growth Rate)







ou origine & / ou  
histoire