



HAL
open science

Evaluation visuelle des peuplements et populations de poissons méthodes et problèmes

Mireille L. Harmelin-Vivien, J.G. Harmelin, C. Chauvet, C. Duval, R. Galzin, P. Lejeune, G. Barnabé, F. Blanc, R. Chevalier, J. Duclerc, et al.

► **To cite this version:**

Mireille L. Harmelin-Vivien, J.G. Harmelin, C. Chauvet, C. Duval, R. Galzin, et al.. Evaluation visuelle des peuplements et populations de poissons méthodes et problèmes. *Revue d'Écologie*, 1985, 40 (4), pp.467-539. hal-03530542

HAL Id: hal-03530542

<https://hal.science/hal-03530542v1>

Submitted on 17 Jan 2022

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

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

EVALUATION VISUELLE DES PEUPEMENTS
ET POPULATIONS DE POISSONS :
METHODES ET PROBLEMES

M.L. HARMELIN-VIVIEN (1), J.G. HARMELIN (1), C. CHAUVET (2),
C. DUVAL (3), R. GALZIN (4), P. LEJEUNE (5), G. BARNABÉ (6), F. BLANC (1),
R. CHEVALIER (7), J. DUCLERC (3), G. LASSERRE (8).

De plus en plus, en milieu tempéré comme en milieu tropical, se développent des programmes de recherches dans lesquels l'évaluation visuelle *in situ* des peuplements et populations de poissons de révèle être la technique la plus appropriée à la réalisation d'une bonne étude de l'ichtyofaune d'un site. C'est le cas, en particulier, lorsque des problèmes d'éthique, de réglementation ou de conditions de milieu rendent inopportunes ou inefficaces les techniques habituelles de travail basées le plus souvent sur des prélèvements.

Ce problème se pose lors d'études réalisées dans des Parcs et Réserves naturelles où il convient de ne pas perturber l'environnement pour suivre les effets des mesures de protection, dans les zones littorales rocheuses et les récifs coralliens pour lesquels les méthodes habituelles sont inadaptées et où la nécessité de quantifier les populations de poissons se fait de plus en plus sentir, enfin sur les récifs artificiels où l'observation directe permet de mieux connaître la nature et l'importance de l'enrichissement des ressources halieutiques provoqué par ces structures.

Pour tenter de faire le point sur ce problème, le Centre d'Océanologie de Marseille a organisé une table ronde sur « Les Méthodes d'Evaluation *in situ* des Peuplements et Populations de Poissons » qui s'est tenue les 25 et 26 juin 1984 à Sausset-les-Pins dans le Parc Régional Marin de la Côte Bleue pour la partie théorique et les discussions, puis les 27, 28 et 29 juin 1984 dans le Parc National de Port-Cros pour la partie pratique et les expérimentations.

Cette réunion de travail financée par le Parc Régional Marin de la Côte Bleue, le GIS Aquaculture en Région Méditerranéenne, l'IFREMER et la

(1) Centre d'Océanologie de Marseille, Station Marine d'Endoume, 13007 Marseille ;
(2) Laboratoire de Biologie Marine, 66025 Perpignan ; (3) IFREMER, 34200 Sète ;
(4) EPHE, Laboratoire de Biologie Marine et Malacologie, 75005 Paris et Antenne du Muséum et des Hautes Etudes en Polynésie Française ; (5) Université Claude-Bernard, 69000 Lyon ; (6) Station de Biologie Marine, 34200 Sète ; (7) IFREMER, 44037 Nantes ;
(8) Laboratoire d'Hydrobiologie Marine, 34000 Montpellier.

Région Languedoc-Roussillon, a rassemblé 18 chercheurs, ichtyologues plongeurs pour la plupart, mais aussi biologistes mathématiciens (1).

Cet article se veut une synthèse des discussions qui ont eu lieu lors de la Table Ronde. Une partie des exemples qui illustrent les différents problèmes abordés proviennent des expériences réalisées à cette occasion dans le Parc National de Port-Cros pour éprouver la validité et les limites de ces techniques de comptages. Dans tous les protocoles d'expériences imaginés lors de ces journées, nous avons essayé, autant que possible, de limiter au maximum les sources de variation pour ne laisser que le critère à tester. De plus, et là réside l'intérêt de ces expériences, les comparaisons portent sur des sites et des périodes rigoureusement identiques.

Les techniques de dénombrement à vue sont utilisées dans le domaine terrestre depuis fort longtemps en particulier pour les mammifères (cf. Caughley, 1977) et surtout pour les oiseaux (cf. Ralph et Scott, 1981). A bien des égards, les difficultés auxquelles sont confrontés les ichtyologues pour le dénombrement des poissons sont similaires à celles des ornithologues lors des dénombrements d'oiseaux. La plupart des problèmes — exceptés ceux basés sur l'écoute des chants — abordés dans la synthèse récente et très complète de Ralph et Scott sur les techniques d'estimation des peuplements d'oiseaux se posent en termes comparables lorsque l'on aborde l'étude des peuplements de poissons.

Les méthodes d'évaluation *in situ* des peuplements et populations de poissons ont été essentiellement développées en milieu tropical corallien (voir bibliographie). Le premier à préconiser et à réaliser des comptages visuels pour les poissons fut Brock en 1954. Il n'est pas étonnant que ces techniques se soient développées au départ dans ce milieu où les méthodes habituelles de récolte (filets, chaluts, nasses...) sont difficilement utilisables (Fig. 1). Les techniques les plus efficaces pour récolter les poissons dans les récifs restent la dynamite et la rotérone (poison extrait de la racine de Derris), techniques hautement destructrices qu'il est, pour diverses raisons, souvent inopportun d'utiliser (Russel *et al.*, 1978). Dès 1959, Bardach écrivait que « les comptages visuels représentent la meilleure technique de recensement des poissons dans ce milieu ». Depuis, de nombreux auteurs ont mis au point ou utilisé diverses techniques de dénombrement à vue des poissons. Deux synthèses correspondent aux résultats de groupes de travail, publiées l'une en 1978 par les Australiens (*Great Barrier Marine Park Authority Workshop*, 1978), l'autre en 1983 par les Américains (Barans et Bortone, 1983), traitent des problèmes rencontrés en milieu corallien. En Méditerranée, relativement peu d'auteurs se sont intéressés à ces problèmes. Il faut citer les travaux de Harmelin-Vivien et Harmelin (1975), Harmelin-Vivien *et al.* (1977), Bell (1983) et Lejeune (1984) qui ont utilisé diverses méthodes selon les études entreprises. Des méthodes de dénombrements des poissons à vue se sont également développées pour l'étude des récifs artificiels avec le suivi *in situ* de la colonisation et de l'évolution du peuplement ichtyologique de ces structures (Molles, 1978 ; Hastings, 1979 ; Smith

(1) En plus des auteurs de cet article, ont assisté à la réunion : MM. P. Bach (Laboratoire d'Hydrobiologie Marine, Montpellier), F. Bachet (Office Régional de la Mer, Parc Régional Marin de la Côte Bleue), P. Bregliano (Centre d'Océanologie de Marseille), P. Francour (Laboratoire d'Ecologie du Benthos, Marseille), D. Ody (Centre d'Océanologie de Marseille), P. Robert (Parc National de Port-Cros) et P. Seloudre (Laboratoire de Biologie Marine, Perpignan).

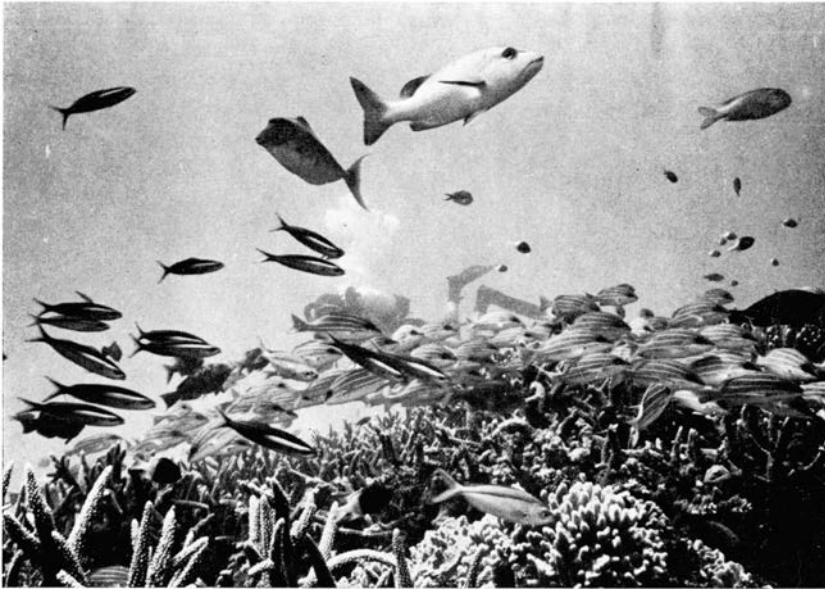


Figure 1. — L'observation en plongée est nécessaire pour étudier l'ichtyofaune des récifs coralliens qui peut être extrêmement riche, comme ici où se mêlent Lutjanidae, Acanthuridae, Caesiotinae, Pomacentridae et Scaridae. Iles Glorieuses, 7 m (Photo J.G. Harmelin).

et al., 1979 ; Kock, 1982 ; Walton, 1982... Voir bibliographie complète sur les récifs artificiels *in Lefevre et al.*, 1984).

Des objectifs de recherche, assez différents les uns des autres, peuvent être poursuivis par l'évaluation *in situ* des poissons :

— Etablissement, délimitation et suivi de l'évolution dans l'espace et dans le temps des peuplements de poissons, (1) en fonction de leur composition spécifique, (2) en fonction de leur composition quantitative (estimation des abondances relatives et des densités des différentes espèces).

— Etude de la dynamique des populations de certaines espèces et évaluation des stocks (en complément d'études biométriques réalisées par ailleurs à partir de récoltes).

Les méthodes mises en jeu ne sont pas obligatoirement les mêmes pour ces différents types de problèmes. Il convient donc, tout d'abord, de définir clairement le but poursuivi afin que méthode de comptage et échantillonnage lui soient adaptés sans perdre de vue les limites inhérentes à la méthode choisie.

Les termes mêmes de « comptages visuels », impliquent qu'il existe ou peut exister des espèces qui se seront pas « vues » et donc pas prises en compte bien que vivant également dans la zone prospectée. De même, selon son habitat, son comportement ou son rythme de vie, une espèce pourra être comptabilisée avec plus de précision qu'une autre. Ainsi toutes les méthodes de comptage à vue sont, par définition, limitées et ne portent que sur une partie du peuplement existant. Les problèmes inhérents à ces techniques ainsi que les biais plus ou moins importants liés non seulement aux méthodes, mais aussi à l'observateur, aux espèces et aux buts poursuivis seront traités dans le chapitre II

de ce travail. Nous allons tout d'abord faire une revue critique des différentes méthodes utilisées pour le dénombrement *in situ* des poissons (chapitre I). Après avoir envisagé les principales sources d'erreur (chapitre II), nous aborderons le problème de la validité de l'échantillonnage (chapitre III), puis nous verrons comment adapter ces méthodes aux différents problèmes étudiés ou aux habitats (chapitre IV). L'importance et la codification des facteurs du milieu seront envisagées brièvement (chapitre V) avant de donner quelques exemples d'exploitation des résultats obtenus grâce à ces méthodes d'évaluation visuelle (chapitre VI).

I. — REVUE DES METHODES

L'établissement d'une méthode de dénombrement à vue implique deux processus distincts :

— le mode d'acquisition des données, c'est-à-dire la méthode de comptage proprement dite ;

— la méthode d'application, c'est-à-dire la façon d'utiliser cette technique sur le terrain afin d'obtenir des résultats quantitatifs réferables à une surface ou à un volume donné.

1. — MODE D'ACQUISITION DES DONNEES

Les principaux paramètres qui peuvent être dénombrés ou estimés visuellement sont : le nombre d'espèces, le nombre d'individus, leur groupement, leur taille et leur sexe.

a) *Reconnaissance et comptage des espèces*

Une des conditions premières de la validité d'un travail *in situ* est la reconnaissance des espèces par l'observateur. Celle-ci ne peut se faire avec suffisamment de rigueur qu'après un entraînement sérieux dans le milieu. Par exemple, on observe chez certaines espèces de poissons des patrons de coloration éphémères, n'apparaissant que sur l'animal vivant et disparaissant après la mort, qui ne sont pas représentés dans la littérature. De même, très souvent, les caractères et détails précis qui permettent une détermination rapide et sûre d'une espèce ne ressortent pas des descriptions livresques (contrairement à ce qui existe généralement pour la détermination des oiseaux). L'observateur doit donc avant tout être familiarisé avec la faune qu'il étudie et avec la technique qu'il emploie. Entraînement et rigueur conditionnent la validité même et la fiabilité des résultats ainsi que les expériences relatées dans le chapitre III le confirmeront.

Pour déterminer le peuplement d'une zone donnée, c'est-à-dire établir la liste des espèces qui y vivent, certains auteurs notent les espèces en suivant un parcours « aléatoire » (non défini à l'avance) incluant tous les aspects présents dans la zone étudiée en un temps déterminé à l'avance : χ répliques de n minutes chacune sont effectuées dans une même zone (Galzin, 1977, 1983 ; Ehrlich *et al.*, 1977 ; Clarke, 1977 ; Jones et Thompson, 1978 ; GBRMPA, 1978 ; Anderson *et al.*, 1981 ; Christensen et Winterbottom, 1981). D'autres auteurs notent les espèces observées le long de plusieurs transects de dimensions défi-

nies (Brock, 1954 ; Hobson, 1974 ; Sale, 1974 ; Chave et Eckert, 1974 ; Jones et Chase, 1975 ; Keast et Harker, 1977 ; Hastings, 1979 ; Robertson et Lassig, 1980 ; Bell, 1983 ; Bell et Galzin, 1984 et de nombreux autres). Une façon d'affiner et de compléter ces méthodes est de diviser, soit le temps total d'observation en plusieurs intervalles de temps réduits, soit la distance totale du parcours en plusieurs longueurs plus petites, et de noter le nombre de fois (correspondant à χ intervalles de temps ou de longueur) où une espèce a été observée. On obtient ainsi une mesure de la fréquence d'apparition des espèces qui permet d'apprécier l'hétérogénéité de leur répartition (De Martini et Roberts, 1982).

b) *Dénombrement des individus*

La plupart des auteurs comptent les poissons sans méthode définie, c'est-à-dire qu'ils comptent précisément les individus isolés et les groupes de faible importance jusqu'à un certain nombre (qu'ils n'indiquent pas) au-delà duquel ils font des évaluations des groupes rencontrés.

Un très petit nombre d'auteurs (des Australiens : GBRMPA, 1978 ; Harmelin-Vivien et Harmelin, 1975 et Gladfelter *et al.*, 1980) utilisent une cotation d'abondance, c'est-à-dire des classes de groupement prédéterminées. La cotation utilisée par Harmelin-Vivien et Harmelin a été basée sur la connaissance qu'avaient ces auteurs des poissons méditerranéens, les groupements choisis correspondant à ceux qui ressortaient le plus fréquemment des observations. Cette cotation suit approximativement une progression géométrique de base 2 :

1 / 2-5 / 6-10 / 11-30 / 31-50 / 51-100 / 101-200 / 201-500 / 501-1000. Dans les milieux récifaux où cette cotation a été largement utilisée (Bouchon-Navaro, 1979, 1981 ; Bouchon-Navaro et Harmelin-Vivien, 1981 ; Harmelin-Vivien, 1984) la deuxième classe de groupement a été scindée en deux étant donné l'importance du comportement de couple parmi les poissons récifaux :

1 / 2 / 3-5 / 6-10 / etc.

Les Australiens (GBRMPA, 1978) ont choisi une cotation d'abondance à progression logarithmique de base 5 après en avoir essayé plusieurs : 1 / 2-5 / 6-25 / 26-125 / 126-625 / 626-3135 / > 3126.

La cotation d'abondance utilisée par Gladfelter *et al.* (1980) est très proche de celle définie par Harmelin-Vivien et Harmelin (1975) : 1 / 2-5 / 6-10 / 11-25 / 26-50 / > 50.

Lorsque l'on a utilisé une cotation d'abondance, les densités ont été calculées à partir des médianes des différents groupements (correspondant à la moyenne arithmétique des bornes) :

le groupement	1	est compté	1
	2	»	2
	3-5	»	4
	6-10	»	8
	11-30	»	20
	etc.		

Les cotations d'abondance ont été très utilisées pour l'étude du phytoplancton marin (Frontier, 1969) et le phytoplancton lacustre (Devaux et Mille-

rioux (1976), ainsi que pour l'évaluation des troupeaux de cétacés en mer (Frontier et Viale, 1977). L'utilisation d'une cotation d'abondance permet de « codifier » ou de « canaliser » l'erreur qui peut être faite dans l'évaluation d'un groupement (bien que cette erreur soit d'autant plus forte que l'on se rapproche des bornes des groupements) et surtout de gagner beaucoup de temps, avantage précieux dans le monde sous-marin où le temps d'observation est généralement compté. Cette technique permet également, et ce n'est pas le moindre de ses avantages, d'obtenir des renseignements intéressants sur le comportement social des espèces qui peut varier entre autres en fonction de l'heure (migrations trophiques), de la saison (reproduction), du biotope (répartition des ressources), de la taille des individus (évolution ontogénique) et des mécanismes de défense (formation de bancs) (cf. Bouchon-Navaro et Harmelin-Vivien, 1981 ; Harmelin, 1984 ; Bouchon-Navaro, 1983).

Une méthode particulière, et hautement criticable, de dénombrement des poissons est celle préconisée par Jones et Thompson (1978), ainsi que Thompson et Schmidt (1977), intitulée « species/time random count technique ». Ces auteurs notent les espèces rencontrées pendant un temps déterminé (en général 50 minutes) sur un parcours non défini au départ en relevant l'ordre d'apparition des espèces toutes les 10 minutes. Ces auteurs partent du principe que les espèces rencontrées pendant les premières minutes sont celles qui sont les plus abondantes dans la communauté. L'abondance des poissons est alors déterminée par un indice basé sur l'ordre de rencontre des espèces. Celles observées dans les 10 premières minutes sont affectées du coefficient le plus fort (5) tandis que celles qui sont rencontrées pendant le dernier intervalle de temps ont un indice égal à 1. Jones et Thompson (1978) supposent donc, *à priori*, que la distribution des poissons est homogène, ce qui est, bien sûr, loin d'être le cas. Cette méthode a été très critiquée. Sanderson et Solonsky (1980), ainsi que De Martini et Roberts (1982) et Kimmel (1983), ont démontré que si cette méthode restait valable pour définir des peuplements, elle n'était pas utilisable pour les quantifier numériquement.

c) *Prise en compte de la taille.*

La prise en compte de la taille des individus, même grossièrement, est très importante surtout lorsque l'on veut aborder l'étude de la dynamique des peuplements et des populations. Elle permet d'étudier le recrutement des espèces, problème très abordé actuellement, aussi bien en milieu tropical (Williams, 1983) qu'en milieu tempéré, de délimiter les biotopes préférentiels des juvéniles qui sont souvent différents de ceux des adultes (Bouchon-Navaro et Harmelin-Vivien, 1981 ; Harmelin-Vivien, 1984), de suivre les effets de mesures de protection sur l'évolution en taille de la population (Bell, 1983), etc.

De nombreux auteurs ne tiennent pas compte de la taille des poissons lors de leurs comptages. Ceux qui incluent la mesure de ce paramètre utilisent l'une des trois méthodes suivantes :

— Estimation de la taille de chaque individu compté (généralement longueur totale estimée en centimètres) (Brock, 1954 ; Bardach, 1959 ; Jones et Chase, 1975 ; Russell, 1975, 1977 ; Grovrough et Henderson, 1978 ; Stone *et al.*, 1979 ; Lum et Choat, 1980 ; Patten, 1981 ; Walton, 1982). Cette méthode, qui demande beaucoup de temps, n'est guère applicable à l'ensemble du peuplement. Elle nécessite en effet d'estimer rapidement des longueurs sur

des formes différentes et il est probable que la précision de telles mesures est fort sujette à caution.

— Définition de quelques grandes classes de tailles (2 à 4) : 2 classes : juvéniles et adultes (Russell *et al.*, 1974 ; Anderson *et al.*, 1981 ; Kock, 1982) ; 3 classes : juvéniles, intermédiaires, adultes (Werner *et al.*, 1977 ; Clarke, 1977 ; Luckhurst et Luckhurst, 1978 ; Bouchon-Navaro 1979, 1981 ; Bouchon-Navaro et Harmelin-Vivien, 1981 ; Bell, 1983 ; Harmelin-Vivien, 1984) ou 4 classes : petits (juvéniles), moyens, gros, très gros (Harmelin-Vivien et Harmelin, 1975). Francour (1984) définit trois classes de tailles en utilisant la longueur minimale (L. min.) des espèces observées dans le milieu et la longueur maximale (L. max.) indiquées pour ces mêmes espèces dans la littérature. Il prend ensuite comme amplitude de classe le tiers de la différence entre ces deux longueurs. Ces grandes classes, définies pour chaque espèce en fonction de leur biologie (longueur totale maximale, colorations particulières des jeunes ou des adultes...), permettent de travailler simultanément sans problème sur des espèces atteignant des longueurs totales très différentes. Lorsque l'auteur travaille sur des espèces ayant des longueurs totales maximales voisines, les classes de taille utilisées sont définies au centimètre près (cf. Bouchon-Navaro, 1979, 1981 sur les Chaetodontidae).

— Définition précise de nombreuses classes de taille (8 à 10) : cette méthode, très performante lorsque l'observateur est bien entraîné, a été utilisée pour l'étude de la dynamique des populations de certaines espèces, en fonction de mesures de protection particulières ou de différents types d'habitat (Keast et Harker, 1977, GBRMPA, 1978 ; Bell *et al.*, sous presse ; Galzin, 1985). Les limites des classes de taille ont été choisies par les auteurs en fonction de la taille maximale de l'espèce étudiée : Classes de 2 cm en 2 cm pour Keast et Harker (1977) et Galzin (1985) travaillant sur des espèces mesurant moins de 30 cm LT, classes de 10 cm pour les Australiens travaillant sur *Plectropomus leopardus*, un Mérou dépassant 1 m LT adulte. Cette méthode qui apporte le maximum d'information en ce qui concerne la structure en taille de la population étudiée, ne peut être valablement appliquée qu'à l'étude d'une seule espèce à la fois et demande que les estimations de longueur soient réalisées avec le plus de précision possible, ce qui implique un entraînement préalable rigoureux de l'observateur.

Les Australiens (GBRMPA, 1978 ; Bell *et al.*, sous presse) ont fait quelques expériences pour mesurer la précision des estimations des longueurs réalisées par des plongeurs dans le milieu et pour calculer le temps d'entraînement nécessaire à une bonne estimation. Ils immergent une ligne de 100 m de long à laquelle sont attachées 50 silhouettes de poissons numérotées (correspondant à l'espèce étudiée) de tailles variées. Ils testent ensuite les différences existant entre la série expérimentale des longueurs réelles et la série des longueurs estimées par le plongeur. Après un entraînement qui correspond environ à 5 séries expérimentales différentes, on n'observe pas de différence significative entre les deux séries. Ils ont également montré que, si l'apprentissage pour évaluer correctement des longueurs sous l'eau était relativement rapide, il disparaissait assez vite avec le temps, ce qui implique un entraînement répété avant chaque série de mesure. Galzin (1985), étudiant la dynamique de population d'un Acanthuridae, *Ctenochaetus striatus*, en Polynésie, insiste également sur la nécessité de s'entraîner à estimer les longueurs en plongée. Sa technique diffère de celle des Australiens. Il pense en effet que le meilleur repère visuel

pour estimer en plongée les tailles d'une espèce, est le poisson lui-même. Dans ce cas, le plongeur intègre non seulement la taille unidimensionnelle du poisson, mais aussi son volume. Sur une réglette métallique, il fixe des spécimens de l'espèce étudiée de taille s'échelonnant de 2 cm en 2 cm après les avoir fortement formolés (Fig. 2). Avant chaque série de mesure, il s'entraîne sous l'eau à placer les spécimens dans les classes de taille correspondantes. La réglette est ensuite placée à une extrémité du transect et sert de référence lorsque l'observateur a un doute sur l'estimation de la taille d'un spécimen.



Figure 2. — Le meilleur repère visuel pour estimer en plongée la taille d'un poisson, est ce poisson lui-même. Mémorisation en plongée des tailles de *Ctenochaetus striatus* sur le récif de Vaipahu, Moorea, Polynésie française (Photo P. Laboute).

Il est évident que, lorsque l'on utilise des classes — que ce soient des classes de taille ou de groupement d'individus — l'erreur la plus forte porte sur les spécimens ou groupes dont la taille voisine les limites d'une classe. Cependant, l'utilisation de classes est généralement préférable (gain de temps et validité supérieure des résultats) à celle d'estimations plus « rigoureuses » dont la précision est en fait illusoire.

d) Prise en compte du sexe

Bien que chez les poissons, il soit souvent difficile de déterminer visuellement le sexe, il existe chez certaines familles (par exemple les Labridae et les Scaridae) des dimorphismes ou des dichromatismes sexuels marqués qui permettent de connaître le sexe de l'individu observé. La prise en compte de ce paramètre est très importante pour toutes les études éco-éthologiques (Lejeune, 1984). Il permet de connaître la distribution des sexes avec la profondeur ou l'habitat (Harmelin-Vivien, 1984), les périodes et sites de reproduction, ainsi que l'évolution du sex-ratio des populations étudiées (Lejeune, 1984).

2. — METHODES D'APPLICATION

Une fois définie la méthode de comptage, il s'agit de savoir comment l'utiliser. Les différentes méthodes d'application se regroupent en quatre grandes catégories : les parcours, les transects, les quadrats et les points fixes.

A titre historique et humoristique, la méthode la plus originale relevée dans la littérature est sans conteste celle de Bakus utilisée en 1967 pour déterminer la densité des Scaridae sur le platier récifal d'Eniwetok : les comptages de poissons sont réalisés avec des jumelles à partir d'une jeep avançant doucement le long du rivage ! Cet auteur précise cependant que, si le vent est trop fort, le ciel sombre ou le temps pluvieux, les comptages ne sont guère valables...

a) *Les parcours*

Ce sont des trajets dits « aléatoires » c'est-à-dire non déterminés à l'avance dans une zone homogène par rapport au phénomène étudié. Les auteurs se donnent généralement un temps de parcours défini qui correspond à un échantillon ou une réplique. Selon les auteurs et la richesse spécifique du milieu qu'ils étudient, ce temps va de 30 mn à plus d'une heure (Clarke, 1977 ; Thompson et Schmidt, 1977 ; Harmelin-Vivien *et al.*, 1977 ; Jones et Thompson, 1978 ; Galzin, 1977, 1979, 1985 ; Sanderson et Solonsky, 1980 ; Christensen et Winterbotton, 1981 ; De Martini et Roberts, 1982). Epperly (1983) a montré que cette technique était plus performante que les transects ou les points fixes pour l'étude de la composition des peuplements ichthyologiques (évaluation de la richesse spécifique et délimitation des peuplements) ; elle n'est cependant pas recommandable pour les estimations d'abondance.

b) *Les transects*

Les transects correspondent à des couloirs, plus longs que larges, de surface connue. Généralement une corde, de longueur déterminée, est tendue sur le fond et les plongeurs comptent les poissons sur une distance donnée de part et d'autre de la corde (Fig. 3). Lors de suivis, il est préférable de baliser les quatre côtés du transect afin de réduire les erreurs dues à l'estimation des distances (Sale et Sharp, 1983 ; Galzin, 1985). Si longueur et largeur des transects sont généralement bien définies, la hauteur d'eau sur laquelle sont comptés les poissons n'est souvent pas indiquée, mais dépasse rarement 5 m pour des raisons pratiques. Brock (1954) et Bardach (1959) parcouraient des transects de 450 m de long sur 6 m de large. Il est souvent difficile d'avoir des zones homogènes qui permettent des transects de cette longueur ; c'est pourquoi la plupart des auteurs comptent sur des transects allant de 30 m à 200 m (Jones et Chase, 1975 ; Keast et Harker, 1977 ; Werner *et al.*, 1977 ; Grovhoug et Henderson, 1978 ; Dahl, 1978 ; Galzin, 1979, 1985 ; Bouchon-Navaro, 1979, 1981 ; Russo, 1980 ; Leum et Choat, 1980 ; Patten, 1981 ; Colton et Alevizon, 1981 ; Bouchon-Navaro et Harmelin-Vivien, 1981 ; Anderson *et al.*, 1981 ; Brock, 1982 ; Walton, 1982 ; Kock, 1982 ; Bell, 1983 ; Sale et Sharp, 1983 ; Bell et Galzin, 1984 ; Harmelin-Vivien, 1984). Cette technique est de loin la plus utilisée par les auteurs. Elle demande cependant de bien adapter les dimensions du transect, en particulier la largeur, à l'échelle du phénomène étudié, de l'espèce observée et des conditions de visibilité. L'étude d'espèces de petite taille comme les Gobiidae ou les Blennidae impliquera de travailler sur un transect de faible largeur (1 m par exemple) alors que l'étude d'espèces de



Figure 3. — Comptage des poissons sur un transect de 50 m de long et 5 m de large, positionné dans l'herbier de Posidonies : l'observateur note les poissons aperçus dans un couloir de 2,5 m de part et d'autre de ligne. Port-Cros, France, 12 m (Photo J.G. Harmelin).

grande taille ou très mobiles comme les Sparidae, les Serranidae ou les Scardidae, nécessitera une largeur de transect beaucoup plus grande (3 m, 5 m ou plus) qui sera définie en partie par la distance minimale d'approche de l'espèce.

L'échantillonnage par bande à une distance w d'une ligne de longueur L (« stripe transect ») conduit à une estimation de la densité de la forme :

$$\hat{D} = n/2Lw$$

Toutefois, cet estimateur n'est correct que si certaines conditions sont réalisées :

- 1°) Aucun objet dans la bande d'aire $2Lw$ n'échappe à l'observateur.
- 2°) Aucun objet n'est compté deux fois.

La méthode semble donc pouvoir être utilisée pour les populations immobiles ou à déplacements lents par rapport à la vitesse de l'observateur. Les populations mobiles posent à l'évidence de sérieux problèmes eu égard aux hypothèses de base. On peut craindre en effet :

- soit un phénomène de fuite latérale avant toute possibilité d'observation ;
- soit un phénomène de fuite en avant avec possibilité de plusieurs comptages successifs.

La méthode présente aussi deux autres sources éventuelles de biais :

- difficulté d'apprécier, au voisinage des limites de la bande explorée, si les objets repérés sont ou ne sont pas dans les limites du champ d'observation retenu ;

— d'autre part, et notamment si le champ d'observation est relativement étendu, on peut craindre que la probabilité d'observer un objet est plus faible aux limites que sur la ligne de déplacement de l'observateur.

Ainsi tous les individus qui sont potentiellement détectables ne sont pas forcément observés. Pour tenir compte de ce phénomène, la méthode des transects par ligne « line transect » a été progressivement mise au point.

L'idée de base, sous-jacente au modèle, est que la probabilité de détecter un animal décroît alors que la distance de la ligne croît. Une autre caractéristique réside dans le fait que la distance au transect peut ne pas être limitée ($w = \infty$). Quatre hypothèses sont à la base de la méthode (Burnham *et al.*, 1980) :

1°) Les objets directement sur la ligne ne sont jamais omis (ils sont observés avec une probabilité égale à 1).

2°) Les objets sont fixés à la position où ils sont observés ; ils ne bougent pas avant d'avoir été détectés et aucun n'est compté deux fois.

3°) Distances et angles sont mesurés exactement.

4°) Les observations sont des événements indépendants.

Outre ces contraintes, le point crucial de la méthode est la détermination de la fonction de détection $g(\chi)$ qui mesure la probabilité conditionnelle d'observer un objet situé à une distance χ mesurée perpendiculairement à la ligne matérialisant le transect. Un estimateur de la densité est donné par l'expression :

$$\hat{D} = n/2La \quad \text{où} \quad a = \int_0^w g(\chi) d\chi$$

Les données de base sont donc soit la distance χ , soit le rayon d'observation r et l'angle d'observation θ avec la relation $X = r \sin \theta$.

Hayne (1949) a donné un estimateur uniquement basé sur la distance d'observation r ; mais l'hypothèse sous-jacente associée à cet estimateur, à savoir la distribution uniforme de l'angle d'observation θ , s'est révélée le plus souvent inexacte.

La méthode brièvement décrite présente les mêmes limitations que la technique d'estimation par bande quant au critère « mobilité ». Par ailleurs, bien que théoriquement plus rigoureuse, elle pose sur le plan pratique des mesures d'angles et de distances relativement aisées à résoudre quand il s'agit d'observations terrestres ou marines de surface, mais qui risquent de soulever de problèmes sérieux lors d'observations sous-marines.

c) Les quadrats

Les quadrats sont relativement peu employés pour le comptage *in situ* des poissons. Les Australiens (GBRMPA, 1978, 1979 ; Bell *et al.*, sous presse), pour étudier la population de *Plectropomus* dans les récifs de la Grande Barrière travaillent sur des zones faisant 150 m \times 65 m qu'ils parcourent en zig-zag. Mais une telle superficie ne permet pas d'étudier un milieu homogène, ce qui est un handicap même pour l'étude d'une espèce de grande taille. Des quadrats de petite taille (9 m² pour Luckhurst et Luckhurst, 1978 ; 1 m² pour Risk, 1972) ont été choisis par quelques auteurs pour étudier les relations entre les espèces sédentaires et la complexité des habitats. Se pose le pro-

blème de la délimitation du quadrat qui doit être localisé avant les comptages, du mouvement de l'observateur par rapport à la surface étudiée et des mouvements des poissons à l'intérieur du quadrat.

d) *Les points fixes*

Les points fixes peuvent être assimilés à des « quadrats circulaires » ou à des portions de quadrats », mais dans tous les cas, l'observateur ne se déplace pas, faisant au plus une rotation sur lui-même. Deux types de points fixes peuvent être définis :

— L'observateur reste fixe et compte les poissons dans un secteur d'angle et de rayon déterminés (Fig. 4). Cette méthode s'applique surtout à l'étude de structures complexes isolées ou de grandes dimensions (gros blocs, récifs artificiels, gros pâtés coralliens) (Harmelin-Vivien et Harmelin, 1975).



Figure 4. — Comptage des poissons en point fixe : le plongeur reste stationnaire et note les poissons observés devant lui. La Réunion, 30 m (Photo J.G. Harmelin).

— L'observateur tourne sur lui-même et compte les poissons dans un rayon connu, délimité par une corde tendue par le plongeur et à l'extrémité de laquelle il se place (Bohnsack et Bannerot, 1983 ; Lejeune, 1984). Bohnsack et Bannerot (1983) et Francour (1984) préconisent l'utilisation d'une table de nombres au hasard pour déterminer les points de comptages. Deux nombres sont tirés au sort, le premier indiquant le nombre de coups de palmes qui doit être donné pour arriver au site suivant, le second indiquant la direction dans laquelle le plongeur doit aller.

Cette méthode, très rapide, peut être renouvelée plusieurs fois dans chaque milieu et se prête bien à une utilisation statistique des données. Pour l'étude

d'une ou d'un petit groupe d'espèces, elle est préférable aux transects dans les milieux très hétérogènes (Lejeune, 1984). Elle est par contre peu adaptée à l'étude des peuplements (Epperly, 1983).

3. — TECHNIQUES UTILISEES

Les techniques utilisées par les ichtyologues pour compter les poissons dans leur milieu sont assez variées : plongée libre, plongée en scaphandre autonome, submersibles, tourelles immergées, appareils photos, caméra vidéo, sonar, mais leur fréquence d'utilisation et leur efficacité sont très différentes.

a) *Plongée libre et plongée en scaphandre autonome* sont de loin les techniques les plus utilisées. Les plongeurs sont généralement munis de plaquettes en plastique sur lesquelles ils inscrivent les noms et nombres des espèces rencontrées. Pour les études de comportement, l'utilisation de magnétophones sous-marins s'est révélée indispensable (Lejeune, 1984). La plongée libre est surtout utilisée dans les petits fonds et a l'avantage de ne pas produire de bruit. L'utilisation du scaphandre autonome permet de réaliser des observations jusqu'à au moins 60 m de profondeur, mais le temps, assez important, que nécessitent des comptages ne permet guère de travailler régulièrement à plus de 30 m ou 40 m. Outre les contraintes physiologiques propres à la plongée, l'emploi de scaphandre autonome a le désavantage d'être générateur de bruits provoqués par l'expiration du plongeur qui peuvent effrayer les poissons. Le meilleur outil est, sans conteste, dans l'absolu, le circuit fermé mais les contraintes sont alors d'ordres différents (danger plus élevé et profondeur limitée à 8 m avec les circuits fermés à oxygène ; surveillance technique et coût très élevé pour les circuits fermés à mélange qui n'ont été utilisés que pour les expériences Tektite II).

b) *Submersibles*

Les sous-marins ont été utilisés pour observer et compter les poissons au-delà de la limite d'intervention des plongeurs. Cependant des comparaisons entre observateurs en scaphandre et observateurs en sous-marins dans les mêmes fonds ont montré la nette supériorité du plongeur autonome (nombre d'espèces et d'individus recensés supérieurs et plus précis) (Parker, 1983) surtout pour le recensement des petites espèces ou des espèces cryptiques. Le sous-marin devient par contre plus performant pour le recensement des grandes espèces erratiques. Différentes études ont montré que les transects donnaient de meilleurs résultats que les points fixes pour des comptages de poissons réalisés à partir de submersibles (Gutherz *et al.*, 1983 ; Parker, 1983 ; Shipp, 1983 ; Tyler, 1983).

c) *Photos, caméras-vidéo, sonar*

Ces techniques ne peuvent être mises sur le même plan que les autres puisqu'elles remplacent l'observateur par un instrument.

— Les photos sont utilisées comme complément des observations réalisées en plongée. Elles peuvent être par exemple un bon outil de vérification de l'estimation de bancs, mais ne sont guère utilisées comme moyen d'investigation principal.

— Les camérovidéo ont été relativement peu utilisées pour le dénombrement des poissons (Smith et Tyler, 1973 ; Thompson, 1983) et l'utilisation et l'interprétation des données enregistrées posent un certain nombre de problèmes liés en particulier à la résolution trop faible de ces caméras (détermination des espèces, limitation de la distance de comptage...) (Gazey, 1983). Boland (1983) propose l'utilisation de camérovidéo stéréoscopiques pour mesurer la longueur des poissons observés. Il semble que les possibilités offertes par l'utilisation de camérovidéo n'aient pas été pleinement exploitées. Cette technique se justifierait bien pour le suivi de structures profondes où le temps imparti aux plongeurs est compté ou pour le suivi de variations journalières fines d'un site donné.

— Bien que le sonar soit utilisé depuis longtemps par les pêcheurs pour le repérage des bancs de poissons, les expériences de dénombrement rigoureux de populations de poissons à partir de cette technique restent rares (Barans et Holliday, 1983). Des essais d'évaluation de stocks de Lutjanidae et Serranidae, réalisés avec un véhicule équipé de sonars à balayage, ont donné de bons résultats, mais l'utilisation d'un tel engin est lourde techniquement et financièrement.

II. — PRINCIPALES SOURCES D'ERREURS

Les poissons sont des animaux mobiles dont les comportements peuvent différer grandement d'une espèce à l'autre : sédentaires ou migrateurs, diurnes ou nocturnes, cryptiques ou non, benthiques ou pélagiques, farouches ou curieux, solitaires ou regroupés en bancs... C'est au niveau de ces contrastes que réside une partie des problèmes posés par leur évaluation ainsi que des contraintes de l'échantillonnage.

La problématique soulevée par les techniques d'évaluation visuelle des poissons peut se résumer en quelques questions :

— Existe-t-il des biais ? Si oui, comment les réduire ?

— Les comptages sont-ils exhaustifs ? Si non, sur quelle partie du peuplement porte l'échantillonnage et quelle est sa valeur ?

— Existe-t-il des finalités de recherches difficilement abordables par ces méthodes ?

Pour tenter de répondre à ces questions, nous avons pensé que les sources d'erreur ou les limites des méthodes ne pouvaient provenir que de l'expérimentateur et de l'expérimenté. Nous verrons que l'environnement joue également un rôle, indirectement, en influençant l'une et l'autre des parties.

— *L'expérimentateur*, c'est-à-dire le plongeur, peut être plus ou moins entraîné, plus ou moins sensible aux conditions du milieu. Il peut faire involontairement des choix ou des omissions et, par sa présence même, agit de toute façon sur l'objet de son étude.

— *L'expérimenté*, c'est-à-dire le poisson, peut être plus ou moins facilement observable par l'expérimentateur selon son comportement ; il peut avoir, vis-à-vis du plongeur, un comportement particulier (attirance, fuite, indifférence) différant selon l'espèce, mais aussi selon le lieu et les conditions du milieu.

Au-delà de ces comportements biaisants, il est improbable qu'un peuplement de poissons, en dehors de toute intervention contaminante, puisse être

réparti au hasard. Il y a toujours surdispersion, c'est-à-dire des regroupements entre individus. Il convient donc d'identifier les facteurs de variabilité, mais aussi de bien cerner l'objectif poursuivi afin d'éliminer, ou de réduire au maximum, ces facteurs pour étudier le problème voulu.

Nous allons aborder successivement, en les illustrant le plus possible d'exemples, les principales sources d'erreurs liées à cette méthode qui proviennent à la fois des poissons (objets de l'expérience) et de l'observateur (sujet de l'expérience).

1. — BIAIS DUS AUX FOISSONS

Il est trivial d'écrire que les poissons sont des espèces mobiles qui se répartissent dans les trois dimensions. Pourtant les différences de répartition spatiale des espèces, ainsi que les variations de cette distribution au cours du temps, vont se répercuter grandement sur l'évaluation qualitative et quantitative de leurs peuplements.

a) *Variations liées à la distribution spatiale des espèces*

En fonction de leur habitat, de leur comportement et de leur rythme d'activité, les différentes espèces de poissons qui vivent dans une zone déterminée ne sont pas toutes détectables par l'observateur à un moment quelconque du nyctémère. Ainsi, des espèces à activité nocturne qui passent la journée cachées profondément dans des cavités, ne seront jamais observées lors de comptages effectués le jour, à moins que le plongeur ne puisse pénétrer dans ces cavités.

a.1) Peuplement observé et peuplement réel

Il convient donc de ne pas perdre de vue le fait que le « peuplement échantillonné » qui comprend l'ensemble des espèces observées dans un site, à un moment donné, ne correspond qu'à une partie du « peuplement réel » constitué par l'ensemble des espèces habitant effectivement le site étudié. Le « peuplement réel » est souvent difficile à appréhender dans sa totalité. Une approche ne peut être tentée qu'en multipliant les méthodes de récolte et d'observation. Mais il est toujours difficile de chiffrer la proportion représentée par le peuplement inventorié du peuplement exhaustif réellement présent dans la station (Galzin, 1979 ; Sale, 1980). Quel pourcentage du peuplement réel représente donc le peuplement observé ? En d'autres termes, quelle est donc l'efficacité de l'échantillonnage visuel d'un peuplement de poissons ? D'autre part, le peuplement « non vu » possède-t-il certaines caractéristiques générales ?

La part du peuplement réel représenté par le peuplement échantillonné va dépendre en grande partie de la complexité structurale du milieu étudié qui, en augmentant, favorise la présence d'un plus grand nombre d'espèces, mais aussi augmente leurs possibilités de se dissimuler.

Trois exemples, dont les conclusions sont rassemblées dans le tableau I, vont illustrer ce problème.

* Christensen et Winterbottom (1981) ont étudié le peuplement de poissons de deux mares intertidales en Afrique du Sud, d'environ 50 m² chacune.

Une évaluation visuelle du peuplement de poissons a été réalisée en plon-

TABLEAU I

Importance du peuplement de poissons observés en plongée par rapport au peuplement réel total (Afrique du Sud), ou approché (Moorea, Port-Cros) ; exprimée en nombre d'espèces et en pourcentage.

	Peuplement observé		Peuplement récolté		Peuplement total
	Nb espèces	%	Nb espèces	%	Nb espèces
Mares littorales	13	59	* 22	100	22
Afrique du Sud (Christensen et Winterbottom, 1981)	16	57	* 28	100	28
Récif corallien					
Moorea, Polynésie (Galzin, 1977, 1979)	98	59	* 94	56	167
Herbier Posidonies					
Port-Cros, France (Harmelin-Vivien, 1982 ; et expériences, 1984)	17	46	** 34	92	37

* Récoltes par empoisonnement à la roténone.

** Récoltes par chalutages.

gée par deux plongeurs pour chaque mare ; à la suite de quoi un empoisonnement massif à l'aide de « pronoxfish » a permis de récolter la totalité des poissons vivant dans ces mares. Le peuplement observé correspondait respectivement à 59 % et 57 % du peuplement réel des mares étudiées. Sur le plan quantitatif, 92 % des individus avaient été comptabilisés en plongée dans la première mare et seulement 43 % dans la seconde.

Dans cet exemple, le peuplement réel est effectivement connu tandis que, dans les deux autres, il ne pourra être qu'approché.

* Galzin (1977, 1979) a étudié les peuplements de poissons d'un récif corallien de Polynésie française (Moorea, Tiahura) en employant deux méthodes : l'observation en plongée et l'empoisonnement à la roténone. Sur 167 espèces, 59 % ont été recensées visuellement en plongée et 56 % par les empoisonnements. Chaque technique inventorie plus ou moins bien les différentes familles de poissons : ainsi les Apogonidae et les Syngnathidae n'ont été inventoriés que par les empoisonnements, alors que les Carangidae, les Lutjanidae et les Siganidae n'apparaissent que dans les comptages visuels (Tableau II).

* Harmelin-Vivien (1982) a étudié la faune ichtyologique des herbiers de Posidonies du Parc de Port-Cros au moyen de chalutages réalisés de jour et de nuit dans deux sites différents en été et en hiver. Lors de la réunion de juin 1984 à Port-Cros, deux plongeurs expérimentés ont effectué des relevés en plongée sur l'une de ces zones. Si l'on considère que le peuplement réel du site pour la saison étudiée (ici l'été) se rapproche de l'ensemble des espèces recensées par les deux méthodes, on constate que le peuplement échantillonné en plongée représente 46 % du « peuplement réel » et celui échantillonné par le chalut 92 % (Tableau III).

Il faut évidemment faire attention à ces données obtenues sur des surfaces différentes (4 200 m² échantillonnés par chalutage contre 2 000 m² couverts en plongée) et surtout prenant en compte des hauteurs d'eau différentes (0,5 m

TABLEAU II

Exemples de familles de poissons échantillonnées différemment par les observations en plongée et par les empoisonnements à la rotenone sur les récifs coralliens de Tiahura, Moorea (Polynésie française), d'après Galzin (1977, 1979).

	PLONGÉE											ROTENONE				
	Frangeant			Chenal			Barrière					Stations				
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	1Σ	2	3	4	Σ
ACANTHURIDAE																
Acanthurus bleekeri								X				X				
A. glaucopareius															X	X
A. lineatus												X	X			
A. nigricans					X			X				X				
A. nigrofuscus													X	X	X	X
A. olivaceus					X							X				
A. triostegus				X	X			X	X	X		X				
Ctenochaetus striatus	X	X	X	X	X			X	X	X	X	X	X	X	X	X
Naso lituratus										X		X				
Zebrasoma flavescens				X	X							X	X	X	X	
Z. veliferum					X							X				
AULOSTOMIDAE																
Aulostomus chinensis			X	X			X					X	X			X
APOGONIDAE																
Apogon bandanensis													X			X
A. coccineus													X		X	X
A. frenatus													X	X	X	X
A. nigrofasciatus													X	X	X	X
A. sp.1													X	X		X
A. sp.2														X	X	X
A. taenioptera														X		X
Apogonichthys auritus														X		X
CARANGIDAE																
Carangoides sp.1	X	X		X								X				
C. sp.2		X										X				
Gnathanodon speciosus				X								X				
LUTJANIDAE																
Lutjanus gibbus				X								X				
L. kasmira				X								X				
Pentapus aurolineatus				X								X				
SIGANIDAE																
Teuthis rostrata								X	X			X				
T. striolata			X					X				X				
T. sp.											X	X				
SYNGNATHIDAE																
Choeroichthys sp.													X			X
Corythoichthys flavofasciatus													X			X
Doryrhamphus negrosensis													X	X	X	
Syngnathus sp.														X		X

TABLEAU III

Peuplement ichthyologique estival de l'herbier de posidonies de la côte sud de Port-Cros, France : Comparaison de deux techniques d'échantillonnage, les chalutages (Harmelin-Vivien, 1982) et les comptages visuels en plongée (nombres d'individus récoltés ou observés).

	CHALUTAGES			PLONGEE
	Jour ₂ (2800 m ²)	Nuit ₂ (1400 m ²)	Total ₂ (4200 m ²)	Jour (2000 m ²)
Conger conger	.	12	12	.
Gaidropsarus mediterraneus	1	12	13	.
G. vulgaris	1	22	23	.
Ophidion rochei	.	1	1	.
Parophidion vassali	.	13	13	.
Apletodon dentatus	.	3	3	.
Diplecogaster bimaculata	1	.	1	.
Lepadogaster candollei	.	2	2	.
Hippocampus ramulosus	1	.	1	.
Nerophis maculatus	.	4	4	.
Syngnathus acus	4	3	7	.
S. typhle	1	.	1	.
Scorpaena notata	6	22	28	2
S. porcus	50	27	77	1
Serranus cabrilla	.	2	2	16
S. hepatus	3	.	3	.
S. scriba	1	2	3	.
Boops boops	.	.	.	275
Spicara maena	.	33	33	324
S. smaris	.	1	1	.
Chromis chromis	5	64	69	755
Coris julis	7	3	10	222
Symphodus cinereus	7	4	11	11
S. doderleini	.	1	1	.
S. mediterraneus	3	3	6	3
S. melanocercus	2	.	2	18
S. ocellatus	33	8	41	21
S. rostratus	14	13	27	17
S. tinca	2	5	7	5
Labrus merula	.	.	.	1
Mullus surmuletus	.	.	.	4
Tripterygion delaisi	2	6	8	1
Blennius gattorugine	1	1	2	.
B. ocellaris	1	.	1	.
Gobius fallax	.	1	1	2
Arnoglossus laterna	1	1	2	.
Bothus podas	.	1	1	.
Total	147	270	417	1678
Abondance (Nb individus/m ²)	0,05	0,020		0,84

de hauteur d'eau échantillonnée par le chalut, colonne de 3 m d'eau échantillonnée en plongée). Elles mettent cependant en évidence un certain nombre de phénomènes : les espèces mobiles situées au-dessus de la frondaison (Sparidae, Labridae) ou en pleine eau (*Spicara*, *Chromis*, *Boops*) ne sont pas ou très peu capturées par le chalut, surtout le jour. Par contre, les Gobiidae, les Blennidae,

les Scorpaenidae, les Congridae, les Gadidae, c'est-à-dire toutes les espèces qui vivent sur le fond ou cachées dans la matte échappent à l'attention du plongeur, mais pas au chalut. Ainsi les deux techniques sont complémentaires que ce soit pour les abondances spécifiques ou pour la présence - absence des espèces.

L'analyse du tableau III nous permet de dégager une autre conclusion. Bien qu'il soit difficile de donner une estimation précise de l'abondance des poissons sur les herbiers de Posidonies, les estimations visuelles sont généralement supérieures à celles que donnent le chalut pour les espèces prises en compte par les deux techniques. La présence et l'abondance des espèces démersales à déplacement rapide et les espèces peuplant la colonne s'estiment donc mieux en plongée qu'avec le chalut ; l'inverse étant vrai pour les espèces sédentaires ou cryptiques. De toute évidence, le chalut sous-estime nettement l'abondance réelle de la plupart des espèces (évitements et hauteur d'échantillonnage plus faible) en montrant une diversité beaucoup plus grande qu'elle ne paraît à l'observation directe (Tableau IV). Mais une comparaison rigoureuse de ces deux techniques n'est pas l'objet de cet exemple.

TABLEAU IV

Caractéristiques générales du peuplement ichthyologique de l'herbier de posidonies de la côte sud de Port-Cros (France) selon la technique d'échantillonnage utilisée : chalutage ou comptages visuels.

	CHALUTAGES			COMPTAGES VISUELS
	Jour	Nuit	Total	Jour
Nombre d'espèces	22	28	34	17
Nombre d'individus	147	270	417	1 678
Nombre moyen indiv./espèce	6,7	9,6	12,3	104,9
Indice de Shannon H'	3,17	3,82	3,96	2,22
H' max	4,46	4,81	5,09	4,09
J' Equitabilité	0,71	0,79	0,78	0,54

En conclusion, nous voyons que les espèces qui échappent à l'observateur sont des espèces cryptiques parmi lesquelles prédominent les carnivores nocturnes, des espèces de petite taille peu mobiles, des espèces présentant un fort degré d'homochromie et d'homotypie avec leur environnement et des espèces bonnes nageuses très craintives. Sans vouloir généraliser de manière excessive, et si le peuplement observé en plongée ne représente qu'une partie du peuplement réel, il apparaît que la quantification de cette partie observable du peuplement est moins sélective que celle qui aurait pu l'être par les engins. L'observateur possède de plus la possibilité de s'adapter à différentes situations de l'environnement, surtout dans les milieux à structure complexe comme les zones rocheuses, les herbiers ou les récifs, ce que ne saurait réaliser un engin aussi performant soit-il. Les références d'espace auxquelles se réfère un peuplement semblent plus rigoureuses avec des observations visuelles qu'avec des engins.

a.2) Détection différentielle des espèces

Nous venons de voir qu'une partie des espèces, surtout celles qui sont cachées dans les cavités, échappent totalement à l'observateur. Celles qui sont

prises en compte par le plongeur ne vont souvent pas être observées avec la même efficacité en fonction de leur comportement. L'espace spécifique va influencer sur le degré de perception des espèces.

Les espèces sédentaires peu mobiles de petite taille ou qui ont tendance à se réfugier dans un trou ou un terrier au moindre danger, comme de nombreux Gobiidae, Blenniidae et Tripterygiidae, seront généralement sous-estimées. A l'inverse, des espèces très mobiles posent également problème lors de leur recensement, que ce soient des espèces sédentaires qui se déplacent rapidement dans leur domaine vital compris dans l'aire de recensement, ou des espèces errantes.

* Les espèces sédentaires qui se déplacent rapidement dans leur domaine vital effectuent souvent des passages très brefs devant l'observateur et placent celui-ci devant l'obligation d'estimer très vite la taille d'un groupe ou la catégorie dans laquelle il doit placer les individus. De plus, un même individu peut se présenter plusieurs fois devant l'observateur au cours d'une même mesure et être recensé à plusieurs reprises et ainsi biaiser le résultat de la mesure.

Par exemple, des comptages concernant *Clepticus parrae* effectués par Lejeune (données non publiées) illustrent bien les biais pouvant être introduits lors du comptage des espèces mobiles. *Clepticus parrae* est un petit Labridae grégaire vivant sur les côtes américaines de l'Atlantique tropical. Les bancs de *Clepticus* se déplacent très rapidement à quelques mètres du fond dans un domaine vital relativement localisé. Après marquage de quelques individus, il a été constaté que, sur un transect type de 100 m, les poissons reconnus individuellement étaient comptés en moyenne 2,6 fois.

* Les espèces errantes n'effectuent souvent que des passages très brefs et sporadiques dans la zone de travail. La probabilité de rencontre de ces poissons étant faible, la méthode des transects ou des points fixes est mal adaptée au recensement correct de ces espèces.

Ainsi, le comportement et la taille du territoire ou du domaine vital des poissons influent sur la probabilité de rencontre des espèces et sur la précision de leur dénombrement. Nous verrons ultérieurement (Chapitre IV) comment, en adaptant la taille du transect à l'espèce ou au problème étudié et en effectuant un échantillonnage stratifié des espèces en fonction de leur comportement, il est possible de réduire les biais dus à la détection différentielle des espèces.

b) *Variations liées aux fluctuations temporelles de l'environnement*

La distribution spatiale des poissons et leur comportement changent en fonction du moment. Des biais très importants peuvent être introduits dans les résultats d'un recensement si l'on ne tient pas compte des fluctuations de l'environnement qui peuvent être rythmiques (journalières, lunaires, saisonnières...), ou bien arythmiques (variation de la turbidité, des courants, des conditions météorologiques...). Ces biais proviennent essentiellement des comportements de dispersion, de migration, de regroupement ou de dissimulation qui sont fréquemment associés aux événements cycliques de l'environnement. Si, par un protocole rigoureux d'échantillonnage (comptages à dates et à heures fixes), il est possible de diminuer les biais dus aux premières, il est en revanche beaucoup plus difficile d'évaluer les erreurs dues aux secondes.

Quelques exemples vont illustrer ces types de problèmes.

b.1) Variations rythmiques

* Variations journalières : Les espèces de poissons actives uniquement la nuit sont en général moins nombreuses, en nombre d'espèces, que celles actives pendant le jour (Harmelin-Vivien, 1979, 1982). Le peuplement observé est donc généralement plus faible la nuit que le jour, mais il est constitué en partie d'espèces différentes.

Galzin (1985) a étudié sur transect fixe de 100 m² (50 m de long sur 2 m de large) le peuplement de poissons d'un récif barrière de l'île de Moorea (Polynésie française) à différentes heures du jour et de la nuit. Les nombres d'espèces et d'individus observés à chaque moment de la journée sont plus élevés que ceux obtenus aux différentes heures de la nuit (Fig. 5). Au total, sur 80 espèces recensées au cours d'un cycle de 24 heures, 71 espèces, soit 89 % du peuplement total échantillonné, ont été observées le jour et 36 espèces, soit 45 % du peuplement total, l'ont été la nuit. Les comptages nocturnes, bien que moins « performants », ont permis d'ajouter 9 espèces supplémentaires à la liste établie le jour.

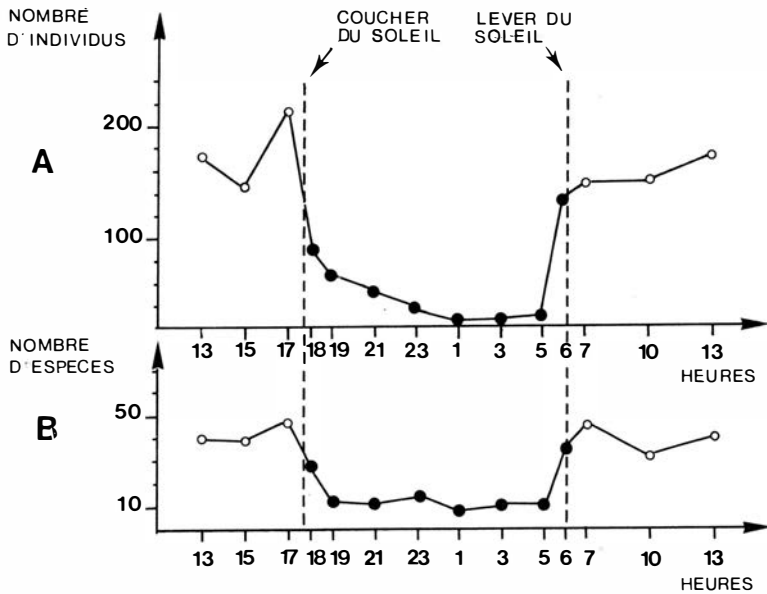


Figure 5. — Evolution nyctémérale de l'abondance (A) et de la richesse spécifique (B) du peuplement ichthyologique du récif barrière du secteur nord-ouest de Moorea, Polynésie française. Nombres d'individus et d'espèces pour un transect de 100 m². La nuit, un phare sous-marin alimenté par une batterie de 6 volts placée sur un petit bateau gonflable tracté par le plongeur est utilisé pour compter les poissons (Galzin, 1985).

Ainsi, le fait de réaliser des observations la nuit et le jour sur un site donné augmente le peuplement observé d'un point de vue qualitatif.

Selon l'heure à laquelle sont réalisées les observations, l'importance du peuplement observé va donc différer qualitativement (Fig. 5 B), mais elle va aussi varier quantitativement (Fig. 5 A). La diminution du nombre d'espèces

et de l'abondance observées au crépuscule est aussi brutale et rapide que la diminution de l'éclairement au niveau du fond, comme le montrent des comptages faits à Port-Cros (Tableau V) parallèlement à des mesures d'énergie lumineuse sur un fond riche en abris (Harmelin, données non publiées).

TABLEAU V

Relation entre l'énergie lumineuse mesurée au niveau du fond, la richesse spécifique et l'abondance des poissons (Chromis et Sparcra non comptés). Port-Cros, Pointe de la Galère, 10 m, 1-XI-1984.

Transect permanent de 50 m × 5 m. Irradiance mesurée avec un quantamètre Lycor et un capteur sphérique en micro-Einstein/sec./m² (Harmelin, données non publiées).

	I	II	III
	11 h - 11 h 28	17 h 05 - 17 h 21	17 h 40 - 18 h 00
Irradiance ($\mu E \cdot s^{-1} \cdot m^{-2}$)	240 - 285	21 - 6	1,4 - 0
Richesse spécifique (Total 31 spp)	28	18	7
Abondance (Nb individus)	206	11	9

Un autre exemple, tiré de Lejeune (1984), illustre également l'influence de l'heure du comptage sur les résultats des mesures. Durant la période de reproduction, *Symphodus melanocercus* (petit Labridae méditerranéen) s'accouple tous les jours, mais seulement durant une période d'activité sexuelle qui dure entre deux ou trois heures après le lever du soleil. Pendant cette phase d'activité sexuelle, les femelles, normalement dispersées, migrent vers les territoires des mâles qui sont regroupés le plus souvent à la limite entre les milieux rocheux et l'herbier de Posidonies. Les résultats de mesures de densité de population faite dans la région de Stareso en Corse, à plusieurs moments de la journée, présentent d'importantes variations liées au comportement reproducteur matinal (Fig. 6) (Lejeune, 1984). Il est clair que des mesures réalisées uniquement pendant la phase matinale d'activité sexuelle seraient très nettement biaisées et donneraient des abondances supérieures à celles existant pendant le reste de la journée.

Ces trois exemples montrent bien quelle peut être l'influence de l'heure sur les résultats des comptages. Afin de réduire les biais dus à ce facteur, il est donc nécessaire d'effectuer les relevés toujours aux mêmes heures. La période 10 h - 14 h semble la plus recommandable car la répartition du peuplement ichthyologique diurne est alors bien établie. Par contre, les heures proches des crépuscules sont à proscrire à cause d'un certain nombre de phénomènes (migrations trophiques, migrations de refuge, comportements reproducteurs ou de défense...) qui font varier la répartition spatiale des espèces, à moins, bien sûr, de vouloir étudier ces phénomènes en particulier.

* Variations saisonnières : Le peuplement ichthyologique d'un site donné varie généralement au cours des saisons, phénomène que les comptages *in situ* permettent de bien mettre en évidence (Fig. 7).

Ces variations peuvent être dues à l'apparition d'espèces ou d'individus liées aux phénomènes de recrutement des juvéniles ou de migration d'espèces (Galzin, 1985), mais elles peuvent aussi être dues à des différences de perception des espèces dans le milieu. Celles-ci sont généralement reliées à deux grands types de causes :

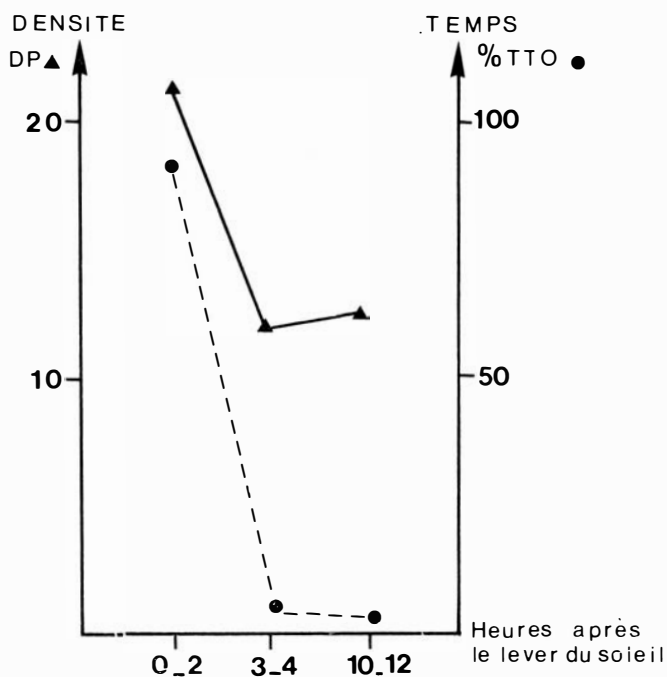


Figure 6. — Variation de la densité de population de *Symphodus melanocercus* liée aux comportements reproducteurs matinaux : triangles noirs = densité de population en nombre d'individus/1 000 m²; ronds noirs = % du temps total de l'observation consacré par le poisson aux comportements reproducteurs. Stareso, Corse (Lejeune, 1984).

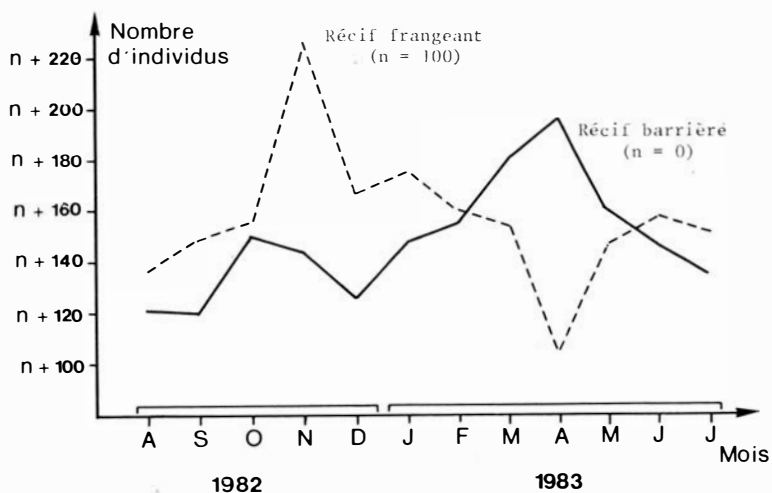


Figure 7. — Evolution saisonnière comparative des peuplements ichthyologiques sur les récifs frangeants et barrière de Tiahura, Moorea, Polynésie française (Galzin, 1985).

— L'environnement biotique d'une espèce peut changer, pouvant accroître ses possibilités de dissimulation. C'est le cas des petites espèces sédentaires au printemps et en été en Méditerranée, lorsqu'il y a un fort développement des peuplements végétaux.

— Le comportement même de l'espèce peut changer en fonction de la saison. Le comportement du Labridae méditerranéen *Xyrichthys novacula* en est un bon exemple (Lejeune, données inédites). Durant la nuit, ce poisson s'enfouit dans le sable. Pendant la saison chaude, *Xyrichthys novacula* émerge du sable le matin et reste actif toute la journée. A la saison froide, par contre, ce labre n'apparaît que quelques heures durant la journée. Ce comportement de dissimulation prolongée durant l'hiver engendre, lors des mesures de recensement, une sous-estimation de la population à cette saison (Fig. 8).

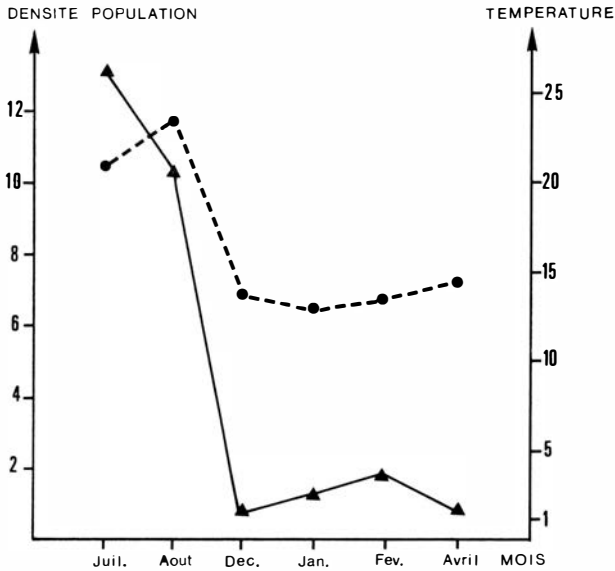


Figure 8. — Variations de la densité de population liées au comportement de dissimulation prolongée en hiver chez *Xyrichthys novacula* en Méditerranée (Lejeune, données non publiées). Triangles = densité de population en nombre d'individus/100 m². Cercles = Température moyenne de l'eau à 10 m.

Les comparaisons entre sites ou entre auteurs ne doivent donc être tentées qu'entre des résultats obtenus aux mêmes saisons afin de limiter l'influence de ce facteur de variation.

b.2) Variations arythmiques

A côté des événements cycliques de l'environnement, des événements à caractère plus sporadique provoquent des variations à court terme qui peuvent perturber très fortement les recensements. Parmi les principales variations arythmiques de l'environnement qui influent sur les comptages, on peut citer la visibilité, la luminosité, les courants, l'agitation de l'eau, la fréquentation humaine.

* La visibilité peut être diminuée par une augmentation de la turbidité et/ou par une baisse de la luminosité. L'augmentation de la turbidité change l'efficacité du comptage essentiellement en restreignant le champ de vision du plongeur, mais aussi en modifiant le comportement de certaines espèces vis-à-vis de l'observateur. Quand la turbidité est forte, les poissons perçoivent en effet le plongeur avant de le voir grâce au système de la ligne latérale, et ils ont tendance à le considérer comme un danger potentiel comme tout objet mobile non identifié. Ainsi la distance d'approche de certaines espèces peut être plus grande quand la visibilité est faible, contrairement à ce à quoi l'on pourrait s'attendre ; mais le phénomène peut être inverse si l'observateur est totalement immobile. Une baisse de luminosité diminue aussi la distance de vision du plongeur, mais agit principalement sur le comportement des poissons comme nous le verrons dans le paragraphe suivant.

— Un exemple de l'impact que peuvent avoir des variations de visibilité sur les résultats de comptage d'une espèce *Coris julis* en Corse est fourni par le Tableau VI (Lejeune, données non publiées).

TABLEAU VI

Variation du résultat d'un comptage du Labridae Coris julis en fonction de la visibilité, en Corse (avril-mai 1982). Comptage effectué sur un transect fixe de 100 m. (Lejeune, données non publiées).

Nombre réel (1)	Visibilité < 10 m	10 m < visib. < 20 m	20 m < visib. < 30 m
16	3	7	14

(1) Nombre réel connu après marquage de la population dans la zone délimitée par le transect.

— Seloudre (1984) a montré que, dans la région de Banyuls où la turbidité des eaux est forte et fluctuante, la visibilité qui varie de 1 à 5 m en hiver et atteint 10 m au printemps, était le facteur principal de regroupement des comptages réalisés (Fig. 9). Ainsi, dans ce cas, la visibilité masque par la variance qu'elle apporte la plupart des autres phénomènes.

Dans leur étude des poissons du lagon de Mataiva (Polynésie française), Bell et Galzin (1984) et Galzin (1985) ont également montré que l'abondance et la richesse spécifique de leurs relevés étaient reliées à la charge particulière des eaux (40 % de la variance des relevés est expliquée par ce facteur) (voir exemple traité Chapitre VI).

Ces exemples montrent que la visibilité peut entraîner de tels biais dans l'échantillonnage que celui-ci ne pourra plus refléter que les variations mêmes de la visibilité et non celles des phénomènes étudiés. Il est donc nécessaire de mesurer la visibilité lors de chaque relevé pour pouvoir en évaluer l'influence, et d'adapter la largeur du transect (en la réduisant) à la turbidité des eaux. Il est préférable de renoncer à faire un comptage lorsque les conditions sont trop mauvaises, sachant que les résultats n'auront plus grande valeur.

* La luminosité est un facteur qui peut varier beaucoup d'un jour à l'autre selon les conditions météorologiques. Elle agit essentiellement sur le comportement des espèces. Lorsque la luminosité baisse, que ce soit par une augmentation de la turbidité ou de la nébulosité, de nombreuses espèces présentent en pleine journée les comportements qui sont les leurs au crépuscule :

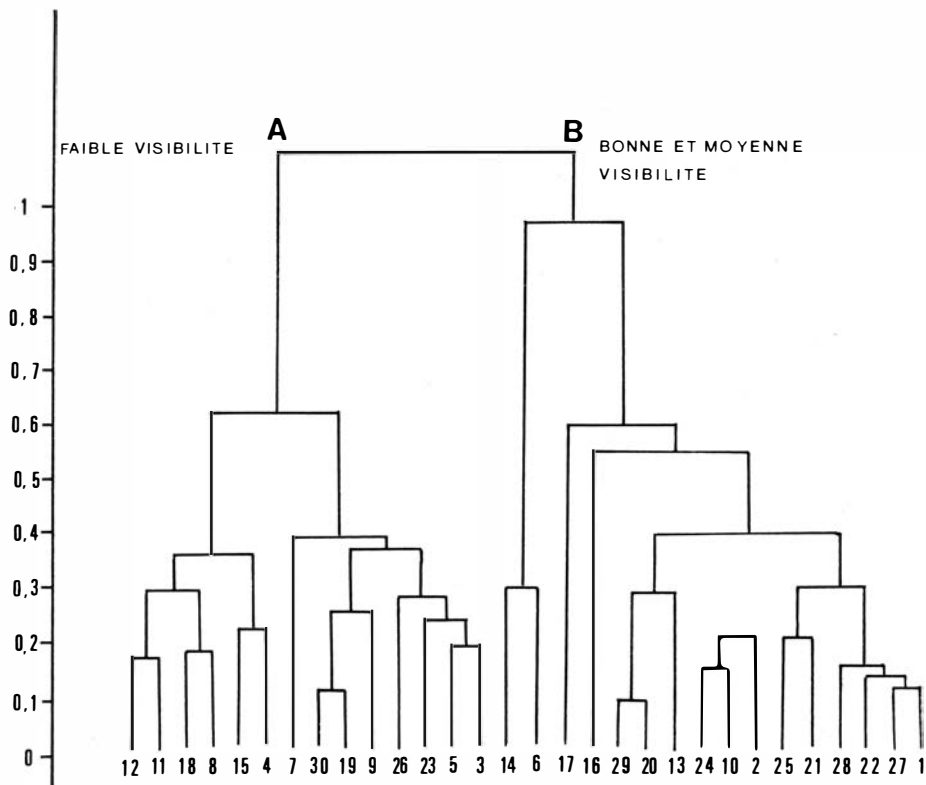


Figure 9. — Incidence de la visibilité pour l'étude de l'ichtyofaune de la réserve marine de Banyuls-Cerbère (Méditerranée) : la classification hiérarchique basée sur l'indice de diversité de Shannon-Weaver sépare les 30 relevés en deux grands groupes selon que la visibilité est faible (A) ou moyenne à bonne (B) (Seloudre, 1984).

tendance des planctonophages à se rapprocher du fond, diminution de l'amplitude des déplacements des espèces mobiles, retrait de certaines espèces à activité diurne dans leurs terriers, au contraire, sortie hors de leurs caches d'espèces à activité nocturne.

— Ainsi lors d'une étude sur *Coris julis* en Corse, Lejeune (données non publiées) a pu mesurer l'influence d'un orage sur le recensement de cette espèce qui passe la nuit enfouie dans le sédiment (Tableau VII).

TABLEAU VII

Variation des résultats d'un comptage de *Coris julis* en Corse le long d'un transect fixe de 150 m, en fonction de la situation météorologique (Lejeune, données non publiées).

Situation météorologique	Ciel clair Forte luminosité Mer calme	Orage violent Faible luminosité Mer agitée	Ciel couvert Faible luminosité Mer agitée
Date	15-05-1982	16-05-1982	16-05-1982
Nombre d'individus recensés	43	2	21

— De même, Harmelin (données non publiées) a également observé l'influence de la luminosité sur le recensement de *Gobius luteus* à Port-Cros, une espèce qui se réfugie dans son terrier lorsque la luminosité diminue (Tableau VIII).

TABLEAU VIII

Influence de la luminosité sur le recensement en plongée de Gobius luteus à Port-Cros (Pointe de la Galère, 10 m) sur un transect fixe de 50 m × 5 m, lors de deux passages successifs (A et B) (Harmelin, données non publiées).

Nébulosité	Couvert	Très couvert	Légèrement nuageux	Couvert	Très couvert	Clair
Etat de la Mer	Bon	Forte	Calme	Bon	Agitée	Calme
Heure	12 h	11 h	11 h	11 h	17 h	10 h 30
Date	13-11-83	15-11-83	16-11-83	8-03-84	9-03-84	26-04-84
	A - B	A - B	A - B	A - B	A - B	A - B
Nombre d'individus recensés	4 - 4	0 - 0	21 - 17	10 - 8	0 - 0	19 - 22

Les deux espèces prises en exemple gagnent leurs abris nocturnes lorsque la luminosité baisse trop, échappant ainsi à l'observateur. Les comptages réalisés quand les conditions météorologiques sont mauvaises tendent donc à sous-estimer la densité des poissons.

* Les courants et l'agitation de l'eau influent également sur la densité des poissons observables en un lieu donné, mais ces deux facteurs sont plus difficiles à mesurer et aucune étude n'a été faite sur leur incidence sur le dénombrement visuel des poissons.

* La fréquentation humaine, en particulier celle des chasseurs sous-marins, est également un facteur qui va influencer les résultats des relevés effectués en plongée, en modifiant le comportement de l'espèce vis-à-vis de l'homme (voir paragraphe suivant) et la structure de la population.

Ainsi, les espèces vulnérables à la chasse sous-marine ont été observées en plus grand nombre à l'intérieur de la réserve de Banyuls-Cerbère (Tableau IX) qu'à l'extérieur dans deux sites rocheux comparables (Bell, 1983).

De plus, la structure des populations de ces espèces vulnérables basée sur les abondances relatives des trois classes de taille (individus petits, moyens et gros) distinguées, diffère également à l'intérieur et à l'extérieur de la zone

TABLEAU IX

Abondance des espèces de poissons vulnérables à la chasse sous-marine à l'intérieur et à l'extérieur de la Réserve de Banyuls-Cerbère dans deux sites comparables et à deux profondeurs (données pour 8 transecs de 150 m × 4 m) (Bell, 1983).

	Sites profonds (20 m)		Sites peu profonds (8 m)	
	Réserve	Hors réserve	Réserve	Hors réserve
Toutes espèces vulnérables confondues	652	316	1 132	506
<i>Diplodus sargus</i>	91	22	160	87
<i>Diplodus vulgaris</i>	232	72	123	53

protégée (Bell, 1983 ; Seloudre, 1984). Les individus de taille moyenne et de grande taille sont observés en plus grand nombre à l'intérieur de la réserve, tandis qu'à l'extérieur, l'observateur recense plus d'individus de petite taille (Figures 10 et 11). Ceci peut être interprété de deux façons différentes qui ne s'excluent pas l'une l'autre :

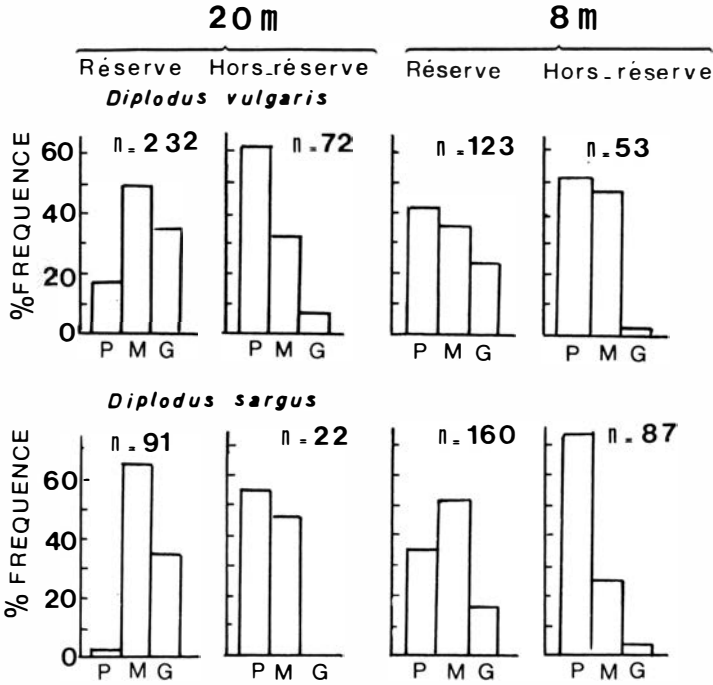


Figure 10. — Distribution des classes de taille (petits, moyens, gros) des Sparidae *Diplodus vulgaris* et *D. sargus* dans des sites rocheux comparables de la côte Catalane à l'intérieur et à l'extérieur de la Réserve de Banyuls-Cerbère (France, Méditerranée) (Bell, 1983).

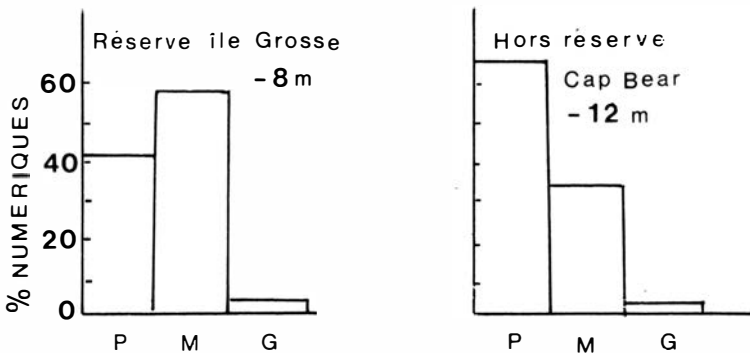


Figure 11. — Distribution des classes de taille (petits, moyens, gros) des Sparidae (toutes espèces confondues) observées à l'intérieur et à l'extérieur de la réserve de Banyuls-Cerbère (Seloudre, 1984).

- soit les individus de grande taille sont effectivement moins nombreux hors de la réserve parce que plus pêchés ;
- soit les individus de grande taille sont plus craintifs hors réserve et fuient à l'approche du plongeur, échappant alors aux comptages.

2. — BIAIS DUS A L'OBSERVATEUR

a) *Biais liés aux caractéristiques de l'observateur*

La qualité primordiale d'un observateur est de n'être point influencé par le contexte environnemental, psychologique et matériel de son travail. Ce problème est particulièrement aigu dans le monde sous-marin. Il est évident que les conditions intrinsèques optimales de l'observation subaquatique ne seront réalisées que si l'observateur (1) a une parfaite connaissance des techniques de plongée, (2) n'est pas sérieusement perturbé par le froid, lequel agit autant sur l'acuité de l'attention que sur la motricité (problèmes d'écriture, en particulier), (3) n'est pas atteint par la narcose des profondeurs. Un plongeur inexpérimenté et nerveux, ne maîtrisant pas sa respiration et ses mouvements, a de plus une influence exagérée sur le comportement des poissons.

L'observateur sous-marin de la faune ichtyologique est confronté doublement à un problème de temps : (1) restriction de la durée du travail sous-marin par des contraintes physiologiques (saturation en azote, froid) qui augmentent considérablement avec la profondeur, (2) caractère souvent très fuytif de l'objet observé. La saisie de l'information (identification, quantification) doit donc être très rapide, toute hésitation entraînant une perte d'information concernant des événements simultanés ou se succédant très rapidement. Le niveau de connaissance de l'observateur tant sur le plan de l'identification spécifique *in situ* que sur celui de la technique de quantification directe a donc une importance énorme sur la qualité des informations. Une source de biais peut au contraire résider dans l'hyper-spécialisation de l'observateur, l'attention de celui-ci se focalisant instinctivement sur la fraction du peuplement qui l'intéresse le plus. Cette distorsion éventuelle s'accroît avec l'adversité des conditions ambiantes.

b) *Biais engendrés par une interaction observateur-poissons*

La perturbation est essentiellement dirigée dans le sens observateur poissons ; toutefois, la présence d'un requin dans l'aire de comptage peut entraîner des biais non négligeables dans la saisie des données du reste du peuplement...

L'influence du plongeur sur le comportement des poissons est extrêmement variable selon les espèces, selon leur phase d'activité, selon l'âge des individus et selon les régions. De plus, le degré de perturbation engendrée dépendra également du plongeur (cf. ci-dessus) et de la technique utilisée (cf. ci-dessous).

Quel que soit le site considéré, l'intrusion d'un observateur, et, *a fortiori* de plusieurs, entraînera selon les espèces toute une gradation de réactions allant de l'attirance à la fuite. La réaction est généralement très faible chez les espèces statiques, bien camouflées ou bien protégées contre les prédateurs par des défenses naturelles (Scorpaenidae, Baudroïe...). Chez les formes plus mobiles, la réaction au plongeur a d'abord un caractère spécifique, certaines espèces étant curieuses (*Coris*, *Thalassoma*) (Fig. 12), d'autres naturellement méfiantes (*Dentex*, Napoléon...). La réactivité des poissons à l'observateur paraît souvent

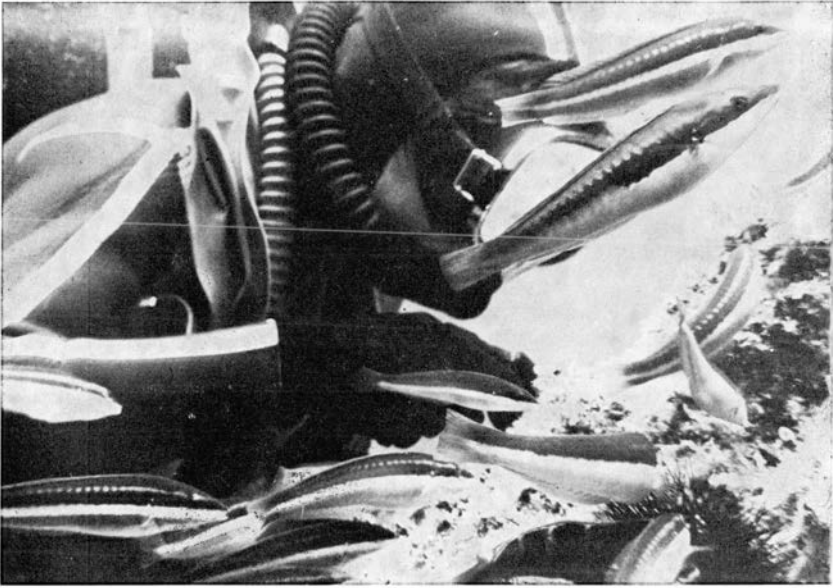


Figure 12. — Certains poissons, comme les Girelles *Coris julis*, sont attirés par les plongeurs. L'évaluation de leurs populations réclame alors certaines précautions. Port-Cros, 6 m (Photo J.G. Harmelin).

être fonction de la taille des individus, ou plutôt de la taille relative du poisson par rapport à l'observateur. Ainsi, les petites espèces (et les petits individus des espèces de plus grande taille) semblent généralement plus indifférentes à une présence humaine que les grandes. Neill (1967), étudiant les comportements de deux espèces de mérours *Epinephelus guaza* et *E. alexandrinus*, constate que les petits individus peuvent être approchés à moins de 3 m de distance, tandis que les gros individus se tiennent généralement plus éloignés (7 m et plus).

Le comportement en banc, la territorialité, sont également des facteurs spécifiques d'une meilleure approche de l'observateur. L'attraction vers le plongeur est un phénomène relativement fréquent, correspondant souvent à une simple « curiosité », ou recherche d'identification de l'« étranger ». Pour certaines espèces, il peut s'agir de la quête d'un bénéfice alimentaire qui peut résulter des mouvements du plongeur (par exemple, coups de palmes mettant en suspension du sédiment ou des fractions d'épifaune). L'observateur peut être ainsi accompagné d'un cortège de petits poissons qui sont les commensaux habituels des espèces fouisseuses (Labridae, Sparidae suivant les Mullidae...) (Fig. 12).

La réactivité du poisson à l'observateur est également sous la dépendance des grands rythmes d'activité de période journalière ou annuelle. L'approche sera plus aisée au cours des phases de repos, des périodes de reproduction.

L'impact d'une présence humaine sur le comportement des poissons est très variable selon les régions. Il dépend évidemment moins de la pression de la pêche traditionnelle de type indirect (les engins de pêche ne sont pas associés à une présence physique humaine, mais plutôt à certains bruits) que des rapports directs existant entre cette faune et l'homme. L'absence de chasse

sous-marine dans un site, même de taille réduite, est immédiatement perceptible au niveau des distances de fuite des poissons, et plus particulièrement des espèces faisant habituellement l'objet de prédation, avec toutefois des différences spécifiques très marquées. La fréquentation régulière d'un site par un observateur non offensif entraîne une accoutumance des poissons très perceptible au niveau de leur comportement avec une diminution des réactions de fuite et d'attraction. Ainsi Neill (1967), à Malte, a remarqué que la distance d'approche des mérus (*Epinephelus quaza*) de grande taille passait de 25 m à la première rencontre à 7 m après accoutumance.

c) Influence de la technique utilisée

Certains poissons sont très sensibles au bruit et à certaines perturbations physiques inhabituelles comme les émissions de bulles par les appareils respiratoires. Il est certain que la perception de cette perturbation se fait au-delà des limites de vision du plongeur. Il est donc hautement probable que dans la plupart des cas, une fraction du peuplement échappera à l'observateur en scaphandre. Cette fraction sera évidemment d'autant plus grande que les eaux sont turbides et que la faune ichthyologique est stressée.

La plongée en apnée, par son silence, présente à cet égard un avantage certain, en particulier pour l'inventaire des espèces bonnes nageuses et farouches qui sont parfois au contraire attirées par un apnéiste restant immobile au fond (principe de la chasse « à l'agachon »). La plongée en apnée permet également d'approcher les poissons par une coulée verticale hors de leurs champs principaux de vision et de couvrir de grandes étendues grâce à un déplacement rapide en surface. Toutefois, compte tenu des limitations de temps et de profondeur d'immersion imposées par cette technique, seule l'étude d'une fraction du peuplement peut être envisagée en apnée, sauf peut-être dans les très petits fonds lorsque la profondeur est inférieure à la distance limite permettant l'identification des plus petites espèces.

L'utilisation de scaphandre à circuit fermé ou semi-fermé (type DC 55 de la Marine Nationale) résoudrait en grande partie les problèmes de perturbation sonore. Les avantages d'une telle technique ont pu être testés par les ichthyologues (Collette et Talbot, 1972 ; Earle, 1972) ayant participé au programme de maison sous-marine Tektite II (U.S. Virgin Islands, 4-11-1970) au cours duquel des scaphandres à circuit fermé (GE Rebreather MK 10) ont été utilisés (Fig. 13).

III. — VALIDITE DE L'ECHANTILLONNAGE

Le plongeur étant lui-même « l'appareil de mesure » qu'il utilise lors des comptages *in situ* de poissons, il faut envisager maintenant le problème de la valeur et de la fiabilité de l'appréciation humaine. La précision de la technique de comptage, donc des mesures, va dépendre étroitement de la « qualité » de l'observateur, c'est-à-dire, en fait, de son entraînement.

1. — NECESSITE DE L'ENTRAINEMENT

Pour être performant, l'observateur doit être rompu aux techniques de plongée, à la reconnaissance des espèces dans le milieu, être familiarisé avec les biotopes rencontrés et avec la technique de dénombrement (cf. chapitre II). Un entraînement sérieux est un préalable nécessaire à toute étude valable.



Figure 13. — Les scaphandres à circuit fermé, tel le GE Rebreather MK 10 utilisé pour le programme de maison sous-marine Tektite II, ne produisant pas de bulles ni de bruit, permettent de mieux approcher les poissons. Saint John, U.S. Virgin Islands, 12 m (Photo J.G. Harmelin).

Les expériences réalisées en ce sens par Bell *et al.* (sous presse) montrent bien l'incidence de l'entraînement sur la valeur de l'acte de mesure. En vue d'une étude des populations de *Plectropomus leopardus* sur la Grande Barrière d'Australie, ils ont entraîné des plongeurs à estimer *in situ* les longueurs des mérous rencontrés. Dans ce but, des silhouettes de mérous de tailles différentes allant jusqu'à 1 m de longueur, ont été attachées sur une corde de 100 m de long. Les plongeurs, nageant à une distance de 3 m de cette ligne, notent sur leurs planchettes la longueur estimée des silhouettes rencontrées. Après chaque essai, la distribution réelle et la distribution observée sont comparées en utilisant le test de Kolmogorov-Smirnov. Après plusieurs essais allant de 5 à 10 selon l'observateur, tous les plongeurs obtiennent des distributions de fréquence qui ne diffèrent pas significativement de la distribution expérimentale à $p = 0.8$ (Figure 14).

L'entraînement leur a donc permis d'obtenir des données représentatives de la réalité observée.

2. — VARIATIONS ENTRE OBSERVATEURS

Sauf dans le cas d'expériences comme celle de Bell *et al.* (sous presse) relatée ci-dessus ou celle de Christensen et Winterbottom (1981), il est rare que l'on puisse connaître la « précision absolue » de l'évaluation visuelle (comptage ou estimation des tailles). Il est cependant possible d'avoir une idée de la valeur relative du témoignage en comparant les relevés de plusieurs plongeurs de même niveau ou de niveaux différents.

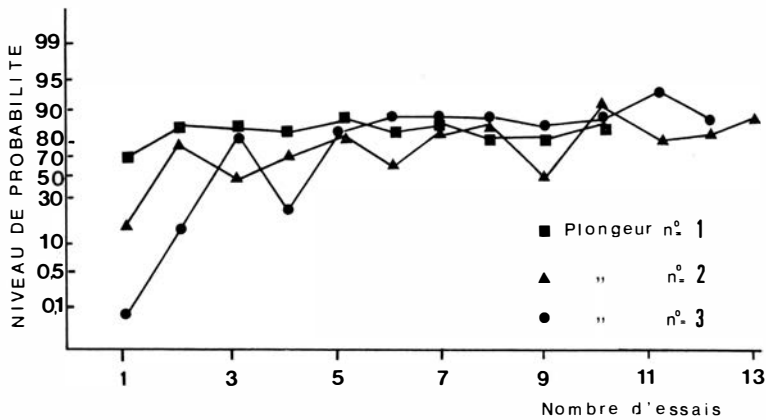


Figure 14. — Augmentation de la probabilité d'absence de différence significative entre les distributions de longueurs observée et expérimentale de 50 silhouettes de poissons au cours de l'entraînement initial de 3 plongeurs (Bell *et al.*, sous presse).

Dans un premier temps, considérons le cas d'observateurs également expérimentés. Lors d'une étude des poissons des côtes rocheuses du Parc Naturel Régional de Corse, des relevés (nombre et abondance des espèces) ont été réalisés dans plusieurs sites à différentes profondeurs. Deux plongeurs entraînés (Duval et Harmelin-Vivien, données non publiées) parcouraient simultanément le même transect. Dans un seul cas, sur 12 couples de mesures, il a été noté une différence significative ($p < 0,05$) entre les relevés des deux plongeurs (Tableau X). La différence provenait alors d'un banc de *Chromis* comptabilisé par un observateur et non par l'autre.

TABLEAU X

Comparaison des résultats obtenus par deux plongeurs entraînés : relevés d'abondance des poissons de la Réserve de Scandola en Corse comparés avec le test-t de Student.

(S = nombre total d'espèces observées ; t = valeur et signification du test-t) (Duval et Harmelin-Vivien, données non publiées).

Profondeurs	Nord Palazzo				Ilot Palazzo			
	30-06-83		06-07-83		02-07-83		04-07-83	
	S	t	S	t	S	t	S	t
3 m	10	1,39 n.s	10	1,48 n.s	10	1,14 n.s	10	0,01 n.s
15 - 17 m	12	1,30 n.s	16	0,81 n.s	25	2,01 * $p < 005$	18	0,47 n.s
25 m	14	1,74 n.s	14	0,77 n.s	14	1,87 n.s	8	0,81 n.s

Dans la mesure où il n'y a pas de différence significative entre les deux séries d'observations, on peut admettre que ce double témoignage est représentatif du phénomène observé.

Dans un deuxième temps, comparons les données obtenues par deux plongeurs de niveaux différents (Tableau XI). Cette expérience a été réalisée à

TABLEAU XI

Comparaison des relevés effectués par deux plongeurs de niveaux différents sur un même transect à Port-Cros, France (* espèces abondantes retirées pour le second calcul du χ^2), (nombres d'individus observés).

	Pl. 1	Pl. 2		Pl. 1	Pl. 2
* <i>Chromis chromis</i>	149	430	<i>Symphodus ocellatus</i>	28	26
* <i>Spicara</i> spp.	63	178	<i>S. tinca</i>	1	2
<i>Oblada melanura</i>	0	1	<i>S. cinereus</i>	1	1
<i>Diplodus sargus</i>	7	10	<i>S. melanocercus</i>	1	4
<i>D. annularis</i>	1	0	<i>S. mediterraneus</i>	1	1
<i>Puntazzo puntazzo</i>	1	2	<i>S. rostratus</i>	1	0
<i>Spondylisoma cantharus</i>	5	10	<i>Labrus merula</i>	1	1
<i>Boops boops</i>	0	1	* <i>Coris julis</i>	39	58
<i>Serranus cabrilla</i>	4	6	<i>Gobius luteus</i>	10	2
<i>S. scriba</i>	1	1	<i>Blennius rouxi</i>	1	0
<i>Seriola dumerili</i>	10	23	<i>Muraena helena</i>	1	1
<i>Mullus surmuletus</i>	1	1	<i>Apogon imberdis</i>	0	1

Port-Cros avec deux plongeurs utilisant la technique de dénombrement, l'un depuis plusieurs années (n° 1), l'autre depuis seulement quelques mois (n° 2). En prenant le plongeur n° 1, comme référence et en retirant du tableau les 3 espèces où il n'y a pas eu d'observation de sa part, un test de χ^2 indique une différence hautement significative entre ces deux observations ($\chi^2_{\text{obs}} = 98,7$; $\chi^2_{\text{theor}} = 30,1$).

En réalité, les distorsions entre les deux relevés proviennent surtout des espèces abondantes. En retirant celles-ci (marquées d'un astérisque), le χ^2 est à la limite du rejet de l'hypothèse de départ. Les indices de diversité calculés à partir de tels relevés pourront être très différents et varier comme dans ce cas, de 20 %.

Bell *et al.* (sous presse) ont également montré qu'il n'y avait pas de différence significative entre observateurs entraînés lors de l'estimation des distributions de fréquence des classes de taille, tandis que les relevés effectués par des plongeurs non entraînés différaient significativement de ceux des plongeurs entraînés dans plus de 75 % des cas.

Ces exemples montrent, là encore, qu'un bon entraînement et la maîtrise de la technique de comptage sont à la base de tout échantillonnage valable.

3. — DENOMBREMENT DES GROUPES

Le dénombrement des individus en groupe, surtout s'ils se déplacent, est l'un des aspects qui est le plus sujet à des erreurs d'estimation, surtout lorsque la visibilité est faible et qui demande le plus d'entraînement. Dans ce cas, le groupe ne peut souvent pas être observé dans son intégralité, un plan seulement étant visible.

Il y a deux façons de concevoir le comptage des poissons *in situ* :

1. — Rechercher le dénombrement à l'unité près (ce que nous avons appelé la « numération directe »).

2. — Estimer par classes d'abondances de plus en plus larges les groupes de poissons monospécifiques et considérer la médiane des classes pour les calculs d'abondance.

Plusieurs expériences ont été réalisées à Port-Cros pour tester la fiabilité et le côté pratique de ces deux types de numération. Dans une première expérience, deux plongeurs de même niveau comptent les groupes qu'ils voient en commun : l'un d'eux désigne un groupe de poissons et chacun doit en estimer séparément l'importance (Tableau XII). Un χ^2 pratiqué sur l'ensemble du

TABLEAU XII

Numération directe des mêmes bancs de poissons par deux observateurs également expérimentés dans les eaux de Port-Cros, France.

	Pl. 1	Pl. 2		Pl. 1	Pl. 2
Girelles *	30	10	Labres	4	4
Castagnolles	100	100	Saupes	50	50
Girelles *	20	34	Girelles	10	11
Girelles	8	7	Sars	5	2
Castagnolles	100	100	Sars	3	3
Girelles	8	7	Labres	7	9
Sars	4	4	Girelles	4	4

tableau indique un grand écart entre les deux observations : $\chi^2_{\text{obs}} = 48,7$; $\chi^2_{\text{theor}} = 21,0$. En retirant les deux grands groupes de Girelles (marquées d'un astérisque), le χ^2 devient très satisfaisant, signifiant maintenant que les observations faites par le plongeur n° 1 donnent la même image que celles faites par le plongeur n° 2 ($\chi^2_{\text{obs}} = 5,3$; $\chi^2_{\text{theor}} = 18,3$). Les plongeurs pensent pouvoir atteindre une bonne précision jusqu'à des groupements de 30-40 individus. Nous voyons qu'il n'en est rien car, au-delà de 6-7 individus regroupés, l'erreur est fréquente. Au-delà de 50 individus, les deux plongeurs ont, sans concertation, estimé les groupes de poissons en utilisant des classes d'abondance.

Cet exemple, ainsi que celui donné au paragraphe précédent (Tableau XI), montre que les différences entre observateurs surviennent lorsque les groupes de poissons sont importants et que les plongeurs essaient de les estimer par numération directe. Les autres expériences réalisées à Port-Cros ont montré que la numération directe pouvait être utilisée pour des groupements allant de 20 à 30 individus selon le comportement du poisson, mais qu'au-delà, l'utilisation de classes d'abondance était quasi systématique chez tous les observateurs, la précision des comptages par numération directe étant alors totalement illusoire.

L'utilisation des classes d'abondances peut se concevoir de deux façons : soit dénombrer les groupes avec une précision de plus en plus vague au fur et à mesure que le nombre de poissons augmente et définir des classes d'abondance *a posteriori*, soit utiliser des classes d'abondances préfixées (cf. chapitre I). Cette dernière méthode présente plusieurs avantages basés essentiellement sur sa rapidité d'emploi : rapidité d'écriture en pouvant préparer la plaque avant la plongée, rapidité de classement d'un banc dans une classe déterminée (il est plus rapide de mettre un groupe de 70 individus dans la classe 50-100 que d'estimer son importance 60-70 ou 80 individus). Il est évident que les risques d'erreur sont plus grands lorsque les groupes sont voisins des bornes des classes de groupement. Pour réduire au maximum ce type d'erreur, l'observateur doit être entraîné à dénombrer rapidement des groupes

d'objets. La photographie se révèle pour cela un bon outil d'entraînement et de contrôle. La photographie d'un banc de poissons dont l'abondance a été estimée en plongée permet de se rendre compte de la marge et du sens de l'erreur faite lors de l'estimation du groupe.

Ainsi que plusieurs auteurs l'ont déjà remarqué (Harmelin-Vivien et Harmelin, 1975 ; Frontier et Viale, 1977 ; Christensen et Winterbottom, 1981 ; Sale et Sharp, 1983), l'observateur a généralement tendance à sous-estimer l'importance des bancs qu'il rencontre (Fig. 15). Les abondances obtenues peuvent donc être considérées comme des estimations minimales.

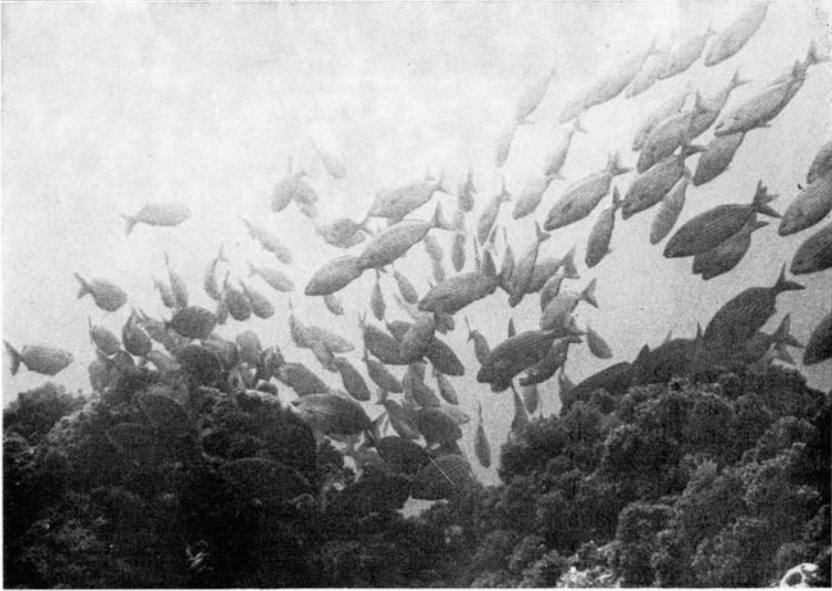


Figure 15. — Le plongeur a souvent tendance à sous évaluer le nombre des poissons regroupés en bancs importants. Ainsi, plus de 130 saupes *Sarpa salpa*, sont visibles sur cette photo. Graciosa, Açores, 15 m (Photo J.G. Harmelin).

4. — EVALUATION DES TAILLES

Les expériences de Bell *et al.* (sous presse) ont montré que, pour l'étude d'une espèce en particulier, il était possible d'évaluer correctement *in situ*, après un entraînement préalable (Figure 16), les tailles des individus en choisissant des classes de taille adaptées à la longueur maximale de l'espèce étudiée. La figure 16 illustre la similarité de la distribution observée des classes de taille de *Plectropomus leopardus* avec la distribution réelle des silhouettes à $p > 0.8$.

Cependant, la capacité d'estimer correctement les tailles *de visu* ne se maintient guère sur de longues périodes (Bell *et al.*, sous presse). La meilleure façon de procéder est d'avoir un repère étalonné, le meilleur repère visuel étant le poisson lui-même plutôt qu'une règle graduée, car le plongeur intègre non seulement la longueur du poisson mais également son volume (Galzin, 1985).

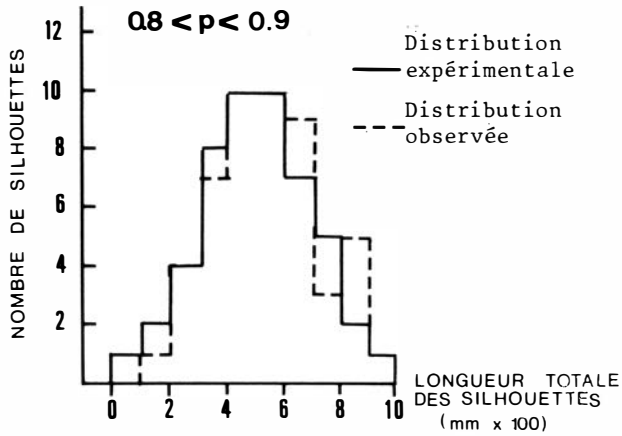


Figure 16. — Similarité entre la distribution observée (ligne brisée) et la distribution réelle (ligne continue) des distributions de fréquence des classes de taille de silhouettes de poissons au niveau de probabilité $p < 0,8$ (distribution non significativement différentes) (Bell *et al.*, sous presse).

5. — DENOMBREMENT DES GROUPES PLURISPÉCIFIQUES OU PLURIMODAUX

Si, avec un entraînement préalable, l'estimation des tailles d'individus ou de groupes unimodaux, ainsi que le dénombrement de groupes monospécifiques de poissons, peut se faire avec une bonne précision, le problème se complique lors de l'évaluation de groupes plurispécifiques (Fig. 17) ou plurimodaux. Dans ce cas, un moyen consiste à évaluer la taille globale du groupe plurispécifique (ou plurimodal) et d'estimer l'importance relative de chacune des espèces (ou des classes) au sein de ce groupe. La photo est alors un complément précieux pour évaluer le pourcentage des différentes espèces dans le banc. Cependant, le plongeur se trouve fréquemment confronté à ce genre de problème sans avoir la possibilité de prendre des clichés pour vérification. Lorsque les groupes plurispécifiques sont composés de deux espèces (par exemple, les Sars *Diplodus sargus* et *D. vulgaris*), l'une étant beaucoup plus abondante que l'autre, on peut préconiser un mode particulier de notation : noter pour l'espèce la plus abondante l'estimation du banc pris dans son ensemble et évaluer à part l'effectif de l'espèce la moins abondante.

6. — DISPERSION OU FOCALISATION DE L'ATTENTION

En dehors de l'entraînement, l'attention et la rigueur avec laquelle le plongeur effectue les relevés vont influencer sur la validité des données. Une dispersion de l'attention de l'observateur qui peut être due à de mauvaises conditions environnementales (froid, courant, danger...) ou à une trop grande quantité de données à saisir simultanément (milieu à forte richesse spécifique, zone de concentration d'individus...) entraîne généralement une sous-estimation des abondances.

Pour mettre en évidence ce phénomène, deux séries d'expériences ont été réalisées dans les eaux de Port-Cros.

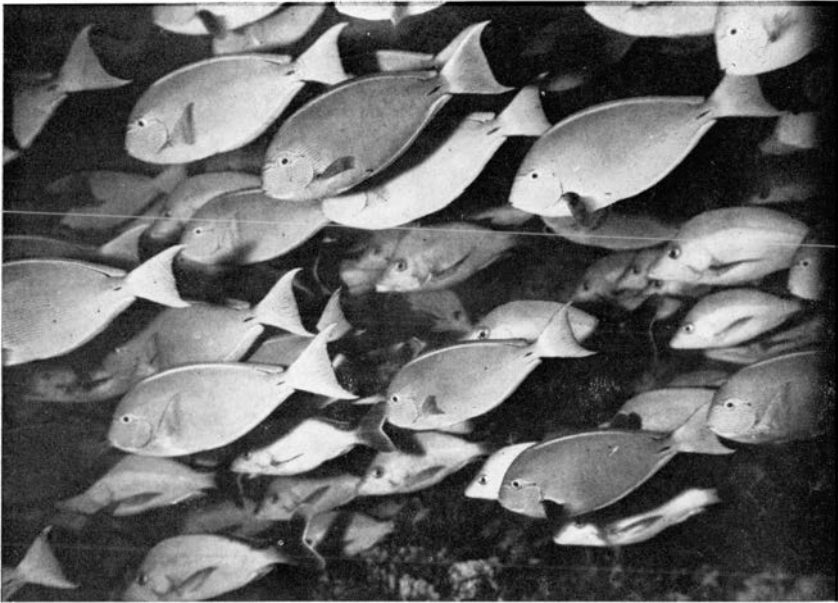


Figure 17. — Les bancs plurispécifiques posent le problème de l'estimation correcte de l'abondance des diverses espèces qui les composent, comme ce banc très dense d'*Acanthurus xanthopterus* et de *Lutjanus gibbus* aux abords de la passe de Tikehau, Tuamotu, Polynésie française, 20 m (Photo M.L. Harmelin-Vivien).

Une série de relevés a été effectuée par deux plongeurs parcourant conjointement le même transect, selon le protocole suivant : le premier plongeur dénombre tous les individus du peuplement rencontrés sur le transect tandis que le second ne comptabilise que les individus d'une seule espèce, sans que son compagnon soit informé du choix effectué. L'attention du premier plongeur est donc plus ou moins uniformément dispersée entre toutes les espèces observées tandis que celle du second est focalisée sur une seule.

Le tableau XIII montre que, pour l'espèce qui a été dénombrée par les deux observateurs, les abondances relevées par le plongeur n° 1 notant l'ensemble du peuplement, sont systématiquement inférieures aux abondances

TABLEAU XIII

Comparaison des abondances de Coris julis dans les eaux de Port-Cros, relevées conjointement par deux observateurs entraînés : le premier a dénombré toutes les espèces rencontrées sur le transect tandis que le second a focalisé son attention uniquement sur Coris julis (Transects de 50 m × 5 m).

Répliques	Plongeur n° 1	Plongeur n° 2
1	17	27
2	40	61
3	9	15
4	54	81

obtenues par le plongeur n° 2 qui, ne s'intéressant qu'à une seule espèce, a une tâche moins lourde et plus précise.

Une expérience du même type où la taille des individus a été également prise en compte a montré que la sous-évaluation portait essentiellement sur les individus de petite taille qui échappaient en plus grand nombre à l'observateur chargé de dénombrer l'ensemble du peuplement.

Afin de limiter les erreurs susceptibles d'être induites par une dispersion de l'attention de l'observateur, il peut être recommandé de procéder à un échantillonnage stratifié au cours duquel les différentes espèces ou les différents groupes d'espèces présentant des comportements analogues sont pris en compte successivement et non simultanément. Ce procédé est une nécessité dans les zones à forte richesse spécifique comme les récifs coralliens (cf. chapitre IV).

7. — INCIDENCE DE LA LARGEUR DES TRANSECTS

Nous avons vu chapitre II que des biais importants dans le dénombrement des poissons pouvaient provenir des différences de taille et de comportement des espèces, indépendamment des qualités propres de l'observateur. La distance minimale de reconnaissance ou d'approche, souvent faible pour les poissons de petite taille, peu mobiles ou territoriaux, augmente généralement avec la taille, la mobilité et la « réactivité » des espèces. La largeur du transect, ou la longueur du rayon d'observation pour les points fixes, va donc influencer différemment sur la précision avec laquelle les espèces seront dénombrées.

Sale et Sharp (1983) ont étudié les relations existant entre la largeur des transects et l'évaluation de densité d'un certain nombre d'espèces à One Tree, sur la Grande Barrière d'Australie. Ils ont montré que les estimations de densité des poissons étudiés étaient corrélées négativement d'une façon significative avec la largeur du transect, bien que celle-ci n'influe pas sur la variabilité des répliques. L'intensité de la relation densité-largeur du transect et l'amplitude de ses effets varie selon les espèces (Fig. 18). Cette relation est d'autant plus forte que les espèces sont plus petites et territoriales comme *Pomacentrus popei* et *Atrosalaria fuscus* pour lesquelles respectivement 77 % et 63 % de la variance sont expliqués par le facteur largeur. Pour des espèces plus mobiles comme les Labridae, la relation est beaucoup plus faible (seulement 27 % de la variance expliquée par la largeur) (Fig. 18).

Ce problème a également été étudié à Port-Cros dans l'herbier de Posidonies. Dans chacune des 28 stations considérées, le plongeur a compté les poissons sur deux transects de 20 m de long dont la largeur mesurait 2 m pour l'un et 5 m pour l'autre. On remarque (Tableau XIV) que les abondances relatives du Labridae *Coris julis* observées sur les transects de 5 m de large sont dans la plupart des cas inférieures à celles obtenues sur les transects de 2 m de large. La différence entre les moyennes étant très significativement différente ($t_{\text{obs}} = 3,098$; $t_{0,995} = 2,77$, $p < 0,01$).

Une analyse des coefficients de régression indique qu'il existe une corrélation faible, mais certaine, entre les densités calculées sur les transects de 2 m et de 5 m de largeur, mais les densités seront inférieures en utilisant des transects de 5 m de large, cependant, il n'est pas possible de savoir quelle largeur donne les résultats les plus proches de la réalité, surtout dans le cas d'une espèce comme *Coris julis* qui a tendance à être attirée par le plongeur. Les

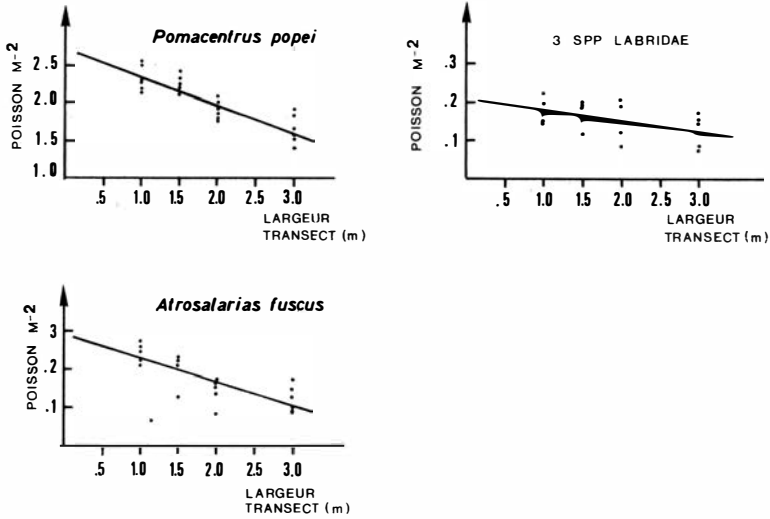


Figure 18. — Relation entre la densité observée des poissons et la largeur des transects pour différentes espèces du récif de One Tree, Grande Barrière d'Australie. Toutes les pentes diffèrent de 0 à $p < 0,01$ (Sale et Sharp, 1983).

TABLEAU XIV

Incidence de la largeur du transect (2 m ou 5 m) sur les densités observées de *Coris julis* dans les herbiers de posidonies de Port-Cros (France). (Densité en nombre d'individus par 100 m²).

T1 (2 m)	T2 (5 m)	T1 (2 m)	T2 (5 m)
12,5	6	22,5	27
12,5	4	5	6
12,5	10	12,5	9
20	6	5	2
7,5	6	5	4
20	6	17,5	4
2,5	3	17,5	4
10	7	10	12
15	5	5	13
22,5	12	17,5	8
20	10	30	5
20	11	5	4
2,5	24	12,5	3
15	11	10	6

densités obtenues avec les transects de 5 m de large sont-elles sous-estimées ?
Ou est-ce celles obtenues avec les transects de 2 m de large qui ont été sur-estimées ?

8. — NOMBRE DE TRANSECTS A EFFECTUER

Nous avons déjà souligné qu'un peuplement de poissons a une distribution sur-dispersée. Une série de relevés réalisés dans les herbiers de Posidonies que l'on croit souvent homogènes *a priori* illustre bien ce phénomène. Dans chaque station, séparée par plusieurs dizaines de mètres, deux plongeurs expérimentés recensent les poissons sur des transects parallèles distants de 6 à 7 m afin que les aires de comptages ne se recoupent point (Tableau XV). Nous

TABLEAU XV

Abondance du peuplement ichtyologique d'un herbier de posidonies dans différentes stations éloignées de plusieurs dizaines de mètres.

Deux transects de 50 m × 5 m distants de 6 à 7 m ont été réalisés dans chaque station (Port-Cros, — 15 m).

	Station 1		Station 2		Station 3		Station 4	
	T1	T2	T1	T2	T1	T2	T1	T2
<i>Scorpaena notata</i>	0	0	0	0	2	0	0	0
<i>S. porcus</i>	1	0	0	0	0	0	0	0
<i>Serranus cabrilla</i>	1	3	2	1	2	1	4	2
<i>Mullus surmuletus</i>	0	0	0	0	2	0	1	1
<i>Boops boops</i>	35	11	35	9	15	4	15	150
<i>Spicara spp.</i>	75	16	75	38	110	4	75	35
<i>Chromis chromis</i>	75	70	35	75	15	75	150	190
<i>Coris julis</i>	40	22	31	30	25	15	40	23
<i>Labrus merula</i>	0	0	0	0	0	2	0	0
<i>Symphodus cinereus</i>	0	1	6	1	3	0	0	0
<i>S. mediterraneus</i>	0	0	0	1	1	0	1	0
<i>S. melanocercus</i>	2	3	1	2	2	1	6	1
<i>S. ocellatus</i>	6	5	0	1	0	4	3	2
<i>S. rostratus</i>	1	1	6	2	1	0	5	1
<i>S. tinca</i>	0	0	2	1	1	1	0	0
<i>Tripterygion sp.</i>	1	0	0	0	0	0	0	0
<i>Gobius sp.</i>	1	1	0	0	0	0	0	0

supposons que les sources de variations ne sont pas à imputer aux plongeurs, ceux-ci étant également expérimentés. L'analyse de variance indique qu'entre tous les transects et entre les transects d'une même station, les différences sont importantes alors qu'entre les stations, caractérisées ici chacune par deux transects, les différences sont moins marquées (Tableau XVI). Il est probable que si un plus grand nombre de transects avaient été réalisés dans chaque station, les variations observées entre elles auraient été alors faibles et sans signification.

L'hétérogénéité naturelle des peuplements de poissons pose donc le problème des dimensions et du nombre de transects nécessaires pour réaliser un échantillonnage optimum. La méthode pour obtenir cet échantillon minimum dépend du problème étudié. Elle diffère selon que l'on recherche des données

TABLEAU XVI

Comparaison par l'analyse de variance des peuplements ichthyologiques des différents transects et stations étudiés dans les herbiers de posidonies de Port-Cros.

Sources de variation	ddl	F
Différence entre transects de la station n° 1	1 - 16	9,56 ***
Différence entre transects de la station n° 2	1 - 16	10,40 ***
Différence entre transects de la station n° 3	1 - 16	12,01 ****
Différence entre transects de la station n° 4	1 - 16	7,32 **
Différence entre stations	3 - 136	3,1 *
Différence entre tous les transects (8)	4 - 136	14,30 ****
Signification à 0,95 *, à 0,975 **, à 0,990 ***, à 0,995 ****.		

qualitatives (nombre d'espèces) ou quantitatives (abondances, densités), ou que l'on étudie l'ensemble du peuplement ou au contraire, une population déterminée.

a) *Etude d'un peuplement*

La méthode la plus couramment utilisée est basée sur la recherche du temps minimum nécessaire pour recenser les poissons dans une zone donnée en utilisant seulement les données de présence-absence des espèces sur des parcours aléatoires, puis en construisant les courbes cumulatives du nombre d'espèces en fonction du temps. Ce temps de base est atteint lorsque la courbe tend vers une asymptote. Pour les peuplements de poissons des côtes rocheuses de la région de Banyuls, cette asymptote « stationnelle » est atteinte au bout de 30 minutes (Seloudre, 1984). Dans les récifs coralliens, il a été évalué à 45 minutes par les Australiens (GBRMPA, 1978) pour les peuplements d'Heron Island (Figure 19) et à 50 minutes par Galzin (1985) pour ceux de Tahiti.

Le nombre de répliques (parcours de χ minutes) qu'il faut réaliser dans une zone donnée pour obtenir la quasi totalité des espèces observables est déterminé de la même façon en traçant la courbe d'espèces cumulées en fonction du nombre de parcours (asymptote « sectorielle »). Ainsi à Heron Island, 95 % des espèces présentes sur la liste ont été notées au bout de 5 comptages, nombre de répliques choisi par les Australiens pour leur étude (Figure 19). Les peuplements de Polynésie française, moins riches que ceux de la Grand Barrière, n'ont nécessité pour le même type d'étude que 4 répliques (Galzin, 1985).

Le nombre minimum de parcours ou de transects à étudier pour que l'échantillonnage soit correct varie en fonction de la richesse spécifique du milieu, mais aussi en fonction de l'hétérogénéité spatiale et temporelle du peuplement. Ainsi, sur les côtes rocheuses méditerranéennes, les petits fonds riches en espèces très mobiles ou nomades, nécessitent souvent un plus grand nombre de répliques que des zones plus profondes dont le peuplement, bien que souvent plus diversifié, est temporellement plus homogène.

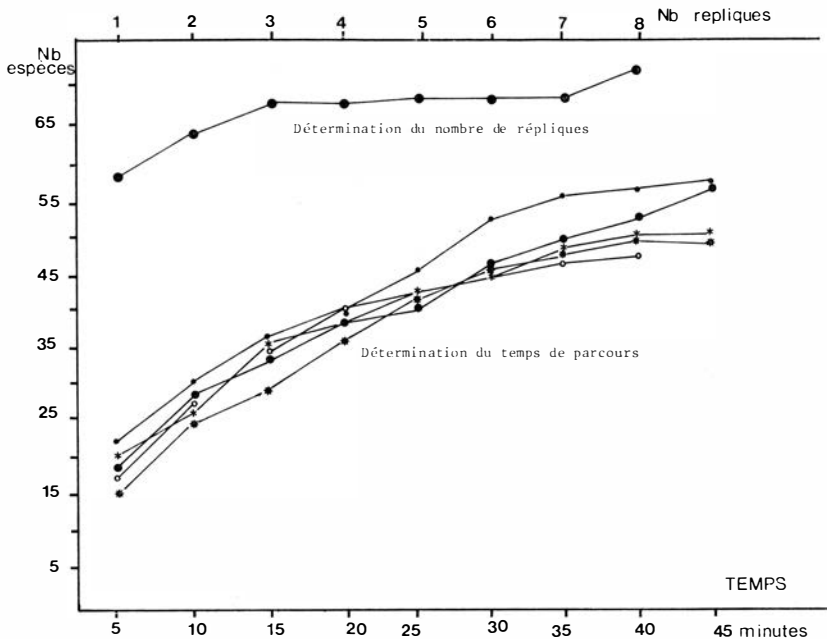


Figure 19. — Détermination du temps de parcours, en minutes, et du nombre de passages nécessaires à un bon échantillonnage des peuplements de poissons de Heron Island, Grande Barrière d'Australie (GBRMPA, 1978).

b) Etude d'une population

Pour l'étude de la population d'une espèce particulière, il peut être intéressant de n'étudier qu'un seul transect, bien délimité, mais de réaliser n passages afin d'aboutir à une évaluation moyenne représentative de la population concernée.

Afin de suivre au cours du temps la population d'un Acanthuridae *Ctenochaetus striatus* sur le récif de Tiahura (Moorea, Polynésie française), Galzin (1985) a travaillé sur un transect fixe de 50 m de long sur 2 m de large. Pour cette étude, les poissons étaient comptés selon trois classes de taille : les petits (P) de taille inférieure ou égale à 12 cm (longueur totale), les moyens (M) dont les tailles étaient comprises entre 12 et 18 cm et les gros (G) égaux ou supérieurs à 18 cm.

Il a déterminé le nombre nécessaire de passages à effectuer en réalisant tout d'abord une série expérimentale de 24 comptages (Tableau XVII). D'après Elliot et Decamps (1973), le nombre théorique de passages à effectuer est donné par la formule :

$$\text{Nombre théorique de passages à effectuer } n = S^2/p^2\bar{X}^2$$

avec S^2 = variance de l'échantillon

\bar{X} = moyenne de l'échantillon

p = précision de la mesure, fixée arbitrairement à 10 % (valeur commune en écologie).

TABLEAU XVII

Comptage expérimental des *Ctenochaetus striatus* dans un transect de 100 m² du récif frangeant de Tiahura.

Le nombre de passages (n) à effectuer est arrondi au chiffre supérieur (Galzin, 1985)

Numéro du passage	Petits	Moyens	Gros	Pour les moyens		
				\bar{X}	S ²	n
1	0	0	18			
2	0	4	15	3,50	0,50	5
3	0	6	19	4,33	2,33	13
4	0	6	8	4,75	2,25	10
5	0	5	31	4,80	1,70	8
6	0	9	36	5,50	4,30	15
7	0	5	33	5,43	3,62	13
8	0	8	43	5,75	3,93	12
9	0	11	27	6,33	6,50	17
10	0	8	19	6,50	6,06	15
11	0	7	24	6,55	5,47	13
12	0	7	25	6,58	4,99	12
13	0	10	20	6,85	5,47	12
14	0	8	23	6,93	5,15	11
15	0	15	24	7,47	9,12	17
16	0	9	26	7,56	2,94	6
17	0	8	25	7,59	8,13	15
18	0	8	23	7,62	7,66	14
19	0	7	30	7,58	7,26	13
20	0	9	22	7,65	6,98	12
21	0	8	26	7,67	6,63	12
22	0	8	26	7,68	6,32	12
23	0	10	25	7,78	6,27	11
24	0	9	24	7,83	6,06	10

Après le vingtième passage, le nombre n commence à se stabiliser à 12, puis il devient légèrement inférieur à cette valeur. Pour son suivi annuel de la population de *Ctenochaetus*, Galzin (1985) a donc décidé d'effectuer 12 passages chaque mois (Tableau XVIII).

Mais d'après Downing (1979), il existe une relation linéaire entre les distributions logarithmiques de la variance et de la moyenne. Nous avons $S^2 = a\bar{X}^b$ (avec a et b les paramètres de la droite de régression)

$$\text{et } ES = \sqrt{\frac{S^2}{n}}, \text{ donc } ES = \sqrt{\frac{a\bar{X}^b}{n}}, \text{ } ES = \sqrt{a\bar{X}^b n^{-1}},$$

$$\text{et } ES = a^{1/2} \bar{X}^{b/2} n^{-1/2}.$$

$$\text{Si } ES = p\bar{X}, \text{ on a } p\bar{X} = a^{1/2} \bar{X}^{b/2} n^{-1/2}.$$

$$\text{D'où } n^{-1/2} = p\bar{X}^{-1/2} \bar{X}^{-b/2}, \text{ soit } n = a p^{-2} \bar{X}^{(b-2)}.$$

La droite de régression du nuage de points obtenus avec les données du tableau XVIII a comme équation : $\text{Log}_{10} S^2 = -0,17 + 0,74 \text{ log}_{10} \bar{X}$. Dans l'exemple étudié, le nombre de passages à effectuer est donc donné par la formule :

$$n = (10)^{-0,17} \cdot (0,1)^{-2} \bar{X}^{(0,74-2)}$$

$$\text{soit } n = 67,608 \bar{X}^{-1,26}.$$

TABLEAU XVIII

Comptage mensuel des *Ctenochaetus striatus* sur le récif frangeant de Tiahura. Calcul du nombre de passages théoriques (n) à effectuer pour assurer une précision de 10 % dans la valeur de la moyenne. Mesure rétrospective de cette précision (P.). (Galzin, 1985).

AVRIL 83																		SEPTEMBRE 82																																	
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	\bar{X}	S^2	n	P %					1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	\bar{X}	S^2	n	P %															
P	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0					P	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0																
M	6	5	6	4	7	7	6	5	4	5	5	5	5,42	0,99	9	8	M	7	3	5	3	5	5	4	4	5	4	6	4	4,58	1,36	10	9																		
G	31	29	31	31	31	34	32	36	35	34	30	38	32,67	7,33	1	3	G	31	25	23	30	26	29	25	40	26	28	32	30	28,75	20,20	1	3																		
T	37	34	37	35	38	41	38	41	39	39	35	43	38,08	7,56			T	38	28	28	33	31	34	29	44	31	32	38	34	33,33	22,42																				
MAY 83																		OCTOBRE 82																																	
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	\bar{X}	S^2	n	P %					1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	\bar{X}	S^2	n	P %															
P	1	5	5	3	4	3	1	6	6	2	3	3,55	3,27	14	14	P	0	0	0	1	0	1	0	0	1	1	0	1	0,42	0,27	202	41																			
M	17	14	17	17	13	17	13	16	15	18	15	15,64	3,05	3	4	M	1	0	0	0	3	5	1	1	2	2	4	5	2	3,45	29	16																			
G	30	29	33	35	32	34	32	36	27	32	32	32,00	6,80	1	3	G	30	32	25	30	43	30	37	36	38	35	31	33	33,33	22,61	1	3																			
T	48	48	55	55	49	54	46	58	48	55	50	51,45	16,07			T	31	32	25	31	46	36	38	37	41	38	35	39	35,75	30,02																					
MAY 83																		NOVEMBRE 82																																	
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	\bar{X}	S^2	n	P %					1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	\bar{X}	S^2	n	P %															
P	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0					P	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0																						
M	11	9	7	7	8	6	5	7	12	9	7	9	8,09	4,08	5	6	M	6	9	8	7	9	8	6	7	4	5	9	7	7,08	2,63	6	7																		
G	37	38	32	33	36	37	36	43	40	31	34	45	36,83	17,97	1	2	G	21	25	26	27	23	27	32	29	26	21	28	27	26	10,18	2	3																		
T	48	47	39	40	44	43	41	50	52	40	41	54	44,92	26,45			T	27	34	34	34	32	35	38	36	30	26	37	34	33,08	13,9																				
JUIN 83																		NOVEMBRE 82																																	
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	\bar{X}	S^2	n	P %					1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	\bar{X}	S^2	n	P %															
P	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0					P	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0																						
M	5	3	4	4	4	4	3	3	4	2	3	6	3,75	1,11	13	10	M	7	12	9	10	9	11																												
G	35	36	43	33	38	41	45	38	42	40	38	45	39,50	14,82	1	2	G	21	23	21	21	22	20																												
T	40	39	47	37	42	45	48	41	46	42	41	51	43,25	17,11			T	28	35	30	31	31	31																												
JUILLET 83																		DECEMBRE 82																																	
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	\bar{X}	S^2	n	P %					1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	\bar{X}	S^2	n	P %															
P	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0					P	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0																					
M	7	8	7	6	8	5	7	7	6	5	5	6	6,42	1,17	7	7	M	10	11	7	15	9	10	12	8	14	10	8	14	10,67	6,79	4	5																		
G	33	39	33	43	32	41	38	35	34	32	38	36	36,17	13,24	1	3	G	30	26	25	21	29	24	23	25	30	22	26	24	25,42	8,81	2	3																		
T	40	47	40	49	40	46	45	42	40	37	43	42	42,58	12,45			T	40	37	32	36	38	34	35	33	44	32	34	38	36,08	12,63																				
AOUT 83																		JANVIER 83																																	
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	\bar{X}	S^2	n	P %					1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	\bar{X}	S^2	n	P %															
P	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0					P	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0																						
M	11	10	12	12	11	11	11	14	11	10	11	7	10,92	2,63	4	5	M	7	10	9	12	8	7	13	8																										
G	32	27	25	32	29	32	21	29	22	26	28	30	27,75	13,84	2	3	G	25	28	29	24	27	25	29	32																										
T	43	37	37	44	40	43	32	43	33	36	39	37	38,67	16,24			T	32	38	38	36	35	32	42	40																										
SEPTEMBRE 83																		FEVRIER 83																																	
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	\bar{X}	S^2	n	P %					1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	\bar{X}	S^2	n	P %															
P	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0					P	3	2	3	3	3	1	4	3	3	5	3	3	3,00	0,91	17	12																		
M	17	17	10	14	12	8	12	9	8	11	11	11	11,67	9,15	4	5	M	21	23	23	23	23	26	25	15	23	22	19	22	22,08	8,08	2	3																		
G	40	35	35	36	31	37	36	37	39	42	39	34	36,75	8,75	1	2	G	24	26	20	17	22	25	23	18	19	21	17	24	21,33	9,88	2	3																		
T	57	52	45	50	43	45	48	46	47	53	50	44	48,33	17,52			T	48	51	46	43	48	52	52	36	45	48	39	49	46,42	24,99																				
OCTOBRE 83																		MARS 83																																	

Le nombre de passages nécessaires afin d'obtenir dans chaque cas la moyenne du nombre d'individus avec une précision de 10 % est indiqué dans l'avant-dernière colonne du tableau XVIII. A l'exception de 5 valeurs toutes les autres moyennes étant supérieures à 4, les 12 passages sont donc suffisants pour obtenir la précision désirée sur la moyenne.

Nous pouvons calculer la précision réelle obtenue sur les différentes moyennes. Nous avons la formule : $n = a P^{-2} \bar{X}^{(b-2)}$

$$\text{d'ou } P^2 = n^{-1} a \bar{X}^{(b-2)}$$

$$\text{donc } P = n^{-1/2} a^{1/2} \bar{X}^{\left(\frac{b-2}{2}\right)}$$

En remplaçant n, a et b par les valeurs obtenues, la formule devient :

$$P = 12^{-1/2} 0,67608^{1/2} \bar{X}^{-0,63}$$

$$P = 0,24 \bar{X}^{-0,63}.$$

Cette précision (P) indiquée dans la dernière colonne du tableau XVIII est comprise entre 2 et 41 %. Cette dernière valeur exceptée, elle se maintient inférieure à 16 %, ce qui est une précision particulièrement bonne pour une étude d'écologie.

L'utilisation successive de ces deux calculs (Elliot et Downing) permet donc, non seulement de connaître le nombre de passages à effectuer afin d'obtenir le nombre d'individus d'une population avec une précision suffisante, mais également de donner ce nombre moyen d'individus avec un calcul de précision.

9. — PROBLEME DES COMPTAGES SUCCESSIFS

Généralement, les auteurs n'envisagent guère l'effet de la présence de l'observateur sur les comptages malgré les interactions possibles entre plongeur et poissons qui ont été envisagées chapitre II. Cette influence peut perturber singulièrement les comptages lors de passages répétés de l'observateur sur un même site.

Afin d'étudier ce problème, des séries de répliques ont été réalisées à des intervalles de temps variant de 5 minutes à 1 heure (Harmelin, données non publiées) (Tableau XIX). Systématiquement, le nombre total d'individus est inférieur lors du deuxième passage. Cette différence provient essentiellement des espèces bonnes nageuses de pleine eau ($p < 0,01$) et, dans une moindre mesure, des espèces nectobenthiques très mobiles ($p < 0,05$) (Tableau XIX). La forte mobilité de ces espèces fait que leur probabilité de rencontre est plus faible que celle des espèces plus sédentaires. Ceci pourrait expliquer des variations d'abondance, mais ne justifie nullement que l'écart soit toujours dans le même sens — c'est-à-dire inférieur au deuxième passage. On peut donc raisonnablement penser que le plongeur a tendance à faire fuir les espèces. Par contre, le reste du peuplement ne semble guère affecté par son passage.

Un problème particulier se pose cependant pour les petits Labridae (*Coris*, *Symphodus*, *Thalassoma*, *Halichoeres*...) qui sont attirés par le plongeur. Afin de mettre en évidence ce phénomène, une autre expérience a été tentée à Port-Cros. Le plongeur avait alors pour règle de repasser immédiatement sur le transect après un premier passage pour y effectuer un deuxième comptage.

TABLEAU XIX

Incidence du passage d'un plongeur sur les peuplements de poissons selon les différents groupes comportementaux. Port-Cros, la Galère, 10-15 m (Harmelin, données non publiées).

N = Abondances pour 250 m² (50 m × 5 m), S = Nombre d'espèces pour 250 m².

Date Intervalle entre A et B		13-11-83		15-11-83		16-11-83		8-03-84		9-03-84		26-04-84	
		5 mn		5 mn		20 mn		10 mn		5 mn		60 mn	
		A	B	A	B	A	B	A	B	A	B	A	B
Espèces nageuses de pleine eau	N	332	174	293	133	280	158	734	452	393	307	680	520 **
	S	4	4	5	4	6	3	5	2	4	2	2	2 *
Espèces nageuses près du fond (8 spp.)	N	38	14	19	9	15	14	39	16	6	5	11	5 *
	S	6	5	5	4	4	5	5	5	2	2	4	1 n.s.
Labridae (12 spp.)	N	43	95	70	72	63	72	94	70	22	21	88	73 n.s.
	S	8	10	6	8	8	7	8	7	6	5	9	5 n.s.
Espèces peu mobiles (8 spp.)	N	9	16	3	3	39	29	24	34	5	5	34	37 n.s.
	S	4	6	3	2	5	7	7	5	2	3	5	5 n.s.
Total (36 spp.)	N	422	299	385	217	397	273	891	572	424	338	813	635 n.s.
	S	22	25	19	18	23	22	25	19	14	12	20	13 n.s.

L'abondance des *Coris julis*, attirées par le plongeur, est significativement plus élevée ($p < 0,01$) lors du deuxième comptage (Tableau XX). Le même phénomène d'attraction a été observé pour les autres Labridae. Par contre, là également, les effectifs des espèces bonnes nageuses ou de pleine eau (*Serranus*, *Diplodus*, *Spicara*, *Boops*, *Seriola*...) diminuent au retour.

Ces expériences montrent que l'effet de la présence du plongeur varie selon les espèces et qu'il peut se prolonger au-delà d'une heure pour les

TABLEAU XX

Effet du passage de l'observateur sur les abondances observées de Coris julis lors d'un second comptage effectué immédiatement après le premier (abondance pour 250 m²). Port-Cros, — 10 m. A = Aller, R = Retour.

A	R	A	R	A	R	A	R
22	24	23	21	12	22	11	6
8	25	41	48	14	26	4	4
40	18	41	26	5	8	9	6
20	37	11	29	6	11	6	8
5	6	2	6	4	6	4	6
6	8	15	23	1	1	2	3

espèces les plus mobiles. Les répliques immédiates de comptages sur un même transect ne sont donc valables que pour des espèces peu mobiles dont le comportement n'est pas (trop) affecté par une présence humaine.

10. — POSITIONNEMENT DES TRANSECTS

Pour terminer ce chapitre sur la validité de l'échantillonnage, il faut insister sur l'importance du positionnement et de l'orientation des transects. Un des buts des comptages visuels est de différencier des peuplements de poissons dans l'espace et de suivre leur évolution dans le temps. Il convient donc que les zones de comptage soient situées dans des milieux homogènes, du moins à l'échelle du phénomène étudié. Ce problème se pose avec moins d'acuité pour les points fixes dont l'emploi est certainement à recommander dans des zones à structure en mosaïque. Les zones de transition entre milieux où s'observent des phénomènes de contamination entre peuplements sont à proscrire, à moins de les étudier dans un but particulier.

De même, les transects perpendiculaires au rivage ou s'étagant sur différentes profondeurs sont à éviter car ils recourent des milieux différents qui supportent généralement des peuplements de poissons également différents.

IV. — ADAPTATION DES METHODES

1. — ADAPTATION DE LA METHODE AU PROBLEME ETUDIE

a) *Cas des inventaires qualitatifs purs*

Ainsi que nous l'avons vu, la recherche d'un inventaire exhaustif doit prendre en compte au moins les deux grands moments du nyctémère. D'une manière générale et plus spécialement dans les petits fonds des régions à très forte richesse spécifique, il sera préférable de stratifier l'échantillonnage en fonction du comportement des poissons. Il conviendra ainsi de traiter séparément les espèces bonnes nageuses occupant la masse d'eau dont la rencontre est la plus aléatoire (erratisme, méfiance) en effectuant une série de courts sondages au besoin, dans le cas des petits fonds, au moyen de parcours en plongée libre.

b) *Cas des inventaires quantitatifs*

Ce type d'inventaire pose nombre de difficultés dont l'acuité varie largement selon les situations rencontrées, en particulier selon le comportement des poissons et selon la richesse spécifique du peuplement ichthyologique. Si le but recherché est la connaissance de la densité de chacune des espèces fréquentant un site donné à une certaine période, la nécessité de pratiquer des répliques est encore plus accentuée que pour un simple inventaire qualitatif afin de pouvoir disposer de valeurs moyennes. Cette nécessité est particulièrement impérieuse dans les zones très fréquentées par des espèces erratiques, dont la présence en masse ou l'absence à un instant donné peuvent n'être que des événements très sporadiques non représentatifs de la situation moyenne.

Le cas le plus difficile est représenté par des sites à forte richesse spéci-

fique, comme les petits fonds récifaux en zone tropicale (Fig. 20). La quantification visuelle de l'ensemble du peuplement en un seul temps peut alors se révéler illusoire. Une solution à cet écueil consiste à décomposer la quantification en plusieurs temps correspondant à différentes catégories comportementales. Ainsi, pour les récifs frangeants et barrière de Polynésie française, Galzin



Figure 20. — Les peuplements des milieux complexes, comme les récifs coralliens, présentent souvent une forte stratification spatiale. Leur quantification nécessite également une stratification de l'échantillonnage. Grand Récif Nord, Mayotte, 20 m (Photo J.G. Harmelin).

(1985) a adopté le principe de quatre passages successifs sur un transect de 50×2 m pour appréhender l'ensemble du peuplement (80-90 espèces). Le premier passage est lui-même fractionné en portions de 10 m sur lesquelles sont effectués successivement deux types de comptages : (1) un point fixe pour compter les espèces fuyantes présentes sur cette portion de transect ; (2) un parcours lent pour noter les espèces sédentaires à l'exception de trois espèces particulièrement abondantes ou montrant une attraction pour le plongeur. Celles-ci sont prises en compte ensuite à tour de rôle au cours des trois autres passages.

Si les conditions de l'inventaire quantitatif sont telles que les biais sont exagérés, il est certainement préférable de focaliser son attention sur un petit nombre d'espèces. L'étude d'une seule, dont les stocks pourront alors être évalués avec une plus grande rigueur, pourra servir de base à l'étude d'une dynamique de population, qui devra être complétée par des données accessibles seulement par prélèvements.

Si le but des inventaires est l'étude des fluctuations, il faut évidemment adopter le pas de l'échantillonnage à la vitesse de ces fluctuations. Celles-ci

peuvent être très rapides, comme celles liées à la chute crépusculaire de l'éclaircissement (Tabl. V), et nécessitent alors des relevés courts et répétés sans délais. La technique des points fixes peut alors être préférable.

2. — ADAPTATION DE LA METHODE AUX HABITATS

La technique des relevés devra être adaptée aux types d'habitats et à la topographie des fonds. Si, dans un site présentant une bonne homogénéité biotique, il est possible d'effectuer de longs transects, par contre cette pratique sera impossible dans un milieu hétérogène si l'on ne veut pas que l'inventaire consiste en un mélange incohérent de peuplements différents.

Dans ce cas, on sera obligé de fragmenter le transect en autant de segments que l'exige le grain de l'hétérogénéité biotique ou alors de pratiquer la technique des sondages ponctuels. Comme l'a montré Lejeune (données non publiées), la nature et la structure tridimensionnelle des stations constituent des facteurs d'hétérogénéité qui ont un retentissement important sur la densité des espèces. En effet, la répartition des poissons, même pour une seule espèce, peut varier considérablement lorsque les caractéristiques physiques de la station changent. Le tableau XXI illustre l'influence de la nature et de la

TABLEAU XXI

Variation de la densité de population de Coris julis avec la nature des stations. Mesures réalisées sur un secteur de côte de 250 m dans la Baie de Calvi, Corse (Lejeune, données non publiées).

Nature des stations p = pente	Eboulis rocheux p = 0°	Tombant rocheux p = 65° - 90°	Eboulis rocheux p = 40° - 60°	Sommet de rochers pointus p = variable
Nombre individus/100 m ²	2,8 ± 0,7	4,3 ± 1,2	8,9 ± 2,4	16,3 ± 4,5
Nombre répliques	16	21	11	19

structure tridimensionnelle des stations sur le résultat des mesures de densité pourtant réalisées sur une même espèce, dans un même secteur, à la même profondeur et dans un seul milieu : le milieu rocheux. Ces différences posent le problème de l'extrapolation des résultats stationnels à un secteur et à une région. En effet, un secteur ou une région est le plus souvent une zone extrêmement hétérogène qui ne pourra jamais être représentée exactement par une seule station. Une mesure de la densité sectorielle ou régionale exige une démarche beaucoup plus lourde qui implique (a) une détermination dans le secteur ou la région des différentes sous-zones types pouvant être considérées comme homogènes, (b) l'établissement d'une station dans chaque sous-zone type, (c) l'extrapolation des résultats stationnels au secteur ou à la région après avoir quantifié par cartographie la répartition des différentes sous-zones types dans le secteur ou la région.

Le cas des habitats dont la structure tridimensionnelle présente un grand

développement, comme les amas de gros blocs ou les récifs artificiels (Fig. 21) pose le problème de l'approche globale de leur peuplement. En effet, leur élévation peut être supérieure à la taille de l'observateur et leur complexité atteindre un haut niveau en raison de leur architecture et de la présence de multiples cavités de taille hétérogène, ce qui multiplie la diversité des situations écologiques. Dans ce cas, l'observateur devra choisir un plan d'échantillonnage qui tienne compte de l'hétérogénéité physiographique en décomposant celle-ci en autant d'éléments homogènes : parois horizontales, verticales, grandes ou petites cavités, sommet et base de la structure, périphérie, etc.

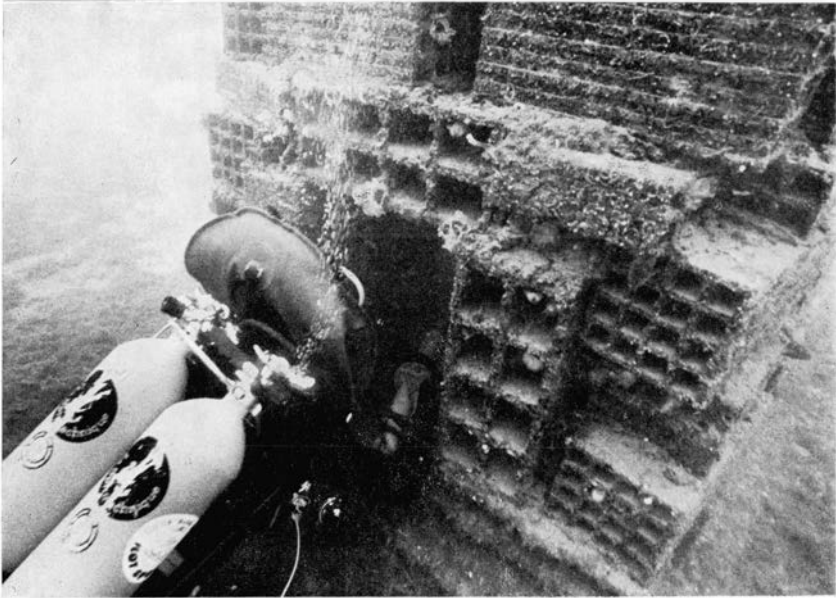


Figure 21. — L'étude des structures complexes de grande taille comme les récifs artificiels demande un plan d'échantillonnage particulier. Golfe Juan, 30 m (Photo J.G. Harmelin).

Dans les très petits fonds en bordure de plage, la faible profondeur et le peu de visibilité horizontale peuvent rendre les comptages de l'extérieur à travers la surface plus efficaces que ceux effectués sous l'eau. C'est la solution adoptée par Galzin (1985) pour des inventaires faits à Moorea lorsque la hauteur d'eau ne dépassait pas 50 cm à marée basse.

A grande profondeur, au-delà des limites de pénétration humaine et même en deçà, il est possible d'envisager des comptages visuels avec une logistique lourde et coûteuse par l'intermédiaire de sous-marins habités ou d'engins télé-guidés munis de caméras, se déplaçant lentement ou en poste fixe. Mais l'illumination avec des projecteurs, nécessaire à grande profondeur, devra être évitée en mode continu en raison des risques certains de perturbation (attrait pour les poissons se nourrissant sur les éléments planctoniques concentrés par le faisceau lumineux, ou au contraire, fuite des espèces lucifuges).

V. — CODIFICATION DES FACTEURS DU MILIEU

Plusieurs auteurs (Risk, 1972 ; Talbot et Goldman, 1972 ; les Luckhurst, 1978 ; Molles, 1978 ; Gladfelter *et al.*, 1980 ; Roberts, 1983 ; Bell et Galzin, 1984) ont montré qu'il existe des relations étroites entre la complexité topographique des récifs coralliens et la richesse ou la diversité de leurs communautés ichtyologiques. Il est donc important de pouvoir mesurer les différents paramètres de l'environnement afin de connaître leurs rôles respectifs dans la structuration des communautés de poissons, d'étudier le partage des ressources au sein d'un groupe d'espèces cohabitant en un même site ou, plus simplement, de caractériser les différents habitats rencontrés en un secteur donné. De même, ainsi que nous l'avons vu chapitre II, la structure des communautés de poissons dépend des variations, rythmiques ou non, de l'environnement. Les facteurs du milieu à prendre en considération et à mesurer peuvent ainsi se regrouper en deux grandes catégories :

— les facteurs constants, propres à chaque site, qui ne varient pas au cours du temps (du moins à l'échelle de l'étude) et qui peuvent être quantifiés une seule fois au cours d'une étude ;

— les facteurs fluctuants qui peuvent présenter d'importantes variations à court terme et qu'il est nécessaire de quantifier pour chaque série d'observations.

* *Les facteurs constants* sont essentiellement d'ordre topographique :

— localisation du site par rapport à la côte ;

— orientation ;

— profondeur ;

— types de substrat (sable, vase, éboulis, roche, herbier, concrétionnement (algues, coraux...), matte, substrats artificiels...) et surfaces relatives couvertes par ces substrats ;

— profil topographique, incluant le nombre et les dimensions des structures rencontrées s'il en est, l'inclinaison du substrat, la rugosité du fond (distance développée au sol entre 2 points/plus courte distance entre ces points), le nombre de cavités, leurs tailles et les pourcentages respectifs de ces tailles (important surtout lors de l'étude de structures artificielles) ;

— nature de l'environnement immédiat qui peut influencer le site étudié par des phénomènes de contamination entre peuplement (éviter les « frontières » entre milieux) ;

— type d'épibiose du substrat : nature et hauteur des peuplements sessiles en particulier ;

— activité humaine : zones en réserve ou non, type de réglementation.

* *Les facteurs fluctuants* sont plutôt d'ordre édaphique et météorologiques :

— date et heure des observations ;

— météorologie aérienne : fiche météo officielle du jour de la sortie, nébulosité, force et secteur du vent, durée du vent, pluie...

— agitation de surface, état de la mer ;

— courants en surface et au fond (force, direction) ;

— salinité ;

— température ;

- présence d'une thermocline et profondeur de celle-ci ;
- turbidité (nature de la turbidité, bloom phytoplanctonique, particules sédimentaires en suspension), visibilité verticale et horizontale mesurable au disque de Secchi ;
- irradiance au fond (mesurable par quantamètre).

Les fiches établies par Duval et Duclerc (IFREMER Sète) pour l'étude des récifs artificiels du Languedoc-Roussillon sont un bon exemple de codification et de notation des facteurs du milieu en liaison avec l'étude *in situ* des peuplements de poissons (Tableau XXII). La codification a été faite ici en vue d'un traitement informatique.

Il est rare qu'un grand nombre de facteurs soient ainsi pris simultanément en compte, ce qui est regrettable. La plupart des auteurs qui se sont intéressés à ces problèmes se sont attachés à montrer l'influence d'un ou de quelques paramètres particuliers (rugosité : Luckhurst et Luckhurst, 1978 ; pourcentage de corail vivant : Bell et Galzin, 1984 ; Bouchon-Navaro *et al.*,

TABLEAU XXII

Exemple de codification des facteurs du milieu pour l'étude des peuplements de poissons des récifs artificiels de la région Languedoc-Roussillon (Duval et Duclerc, non publié).

RECIFS ARTIFICIELS LANGUEDOC-ROUSSILLON				FICHE PLONGEE N°				
PLONGEUR: _____		AN MOIS		JOUR: ___ ___ ___				
STATION : _____		SIT OBS: _____						
HDP : _____	HFP : _____	PROFP : _____						
VFOR : _____	VDIR : _____	NEBUL : _____						
MER : _____	TEXT : _____	TS : _____						
TC : _____	TI : _____	TF : _____						
VSE : _____	VIE : _____	VFE : _____						
VSM : _____	VIM : _____	VFM : _____						
TURBSE : _____	TURBIE : _____	TURBFE: _____						
SEHORS : _____	SERVERI : _____	SEVERF: _____						
CRTSE : _____	CRTIE : _____	CRITPE : _____						
CRTSM : _____	CRTIM : _____	CRTFM : _____						
CRTSD : _____	CRTID : _____	CRTFD : _____						
THERM : _____								
INVERT et ALG								
INVERT				ALG				
GENRE	ESP	N	DIM	GENRE	ESP	N	DIM	
_____	_____	_____	_____	_____	_____	_____	_____	

PLONGEUR : nom du (ou des) plongeur qui a (ou ont) effectué les observations

MOIS JOUR : XY xy ab

STATION : Saint-Cyprien STC
 Canet CAN
 Port la Nouvelle POR
 Gruissan GRU
 Agde AGD

Sites d'observation

Barge St-Cyprien lieu A BARA
 " " " " B BARB
 " " " " C BARC
 " " " " D BARD
 " " " sans lieu précisé. BARO

Récif artificiel St-Cyprien lieu A,B,C,D ... etc ... RASA, RASB ...
 Milieu naturel St-Cyprien lieu A,B,C,D etc ... MNSA, MNSB ...
 Récif artificiel Gruissan lieu A,B,C,D etc ... RAGA, RAGB ...
 Milieu naturel Gruissan lieu A,B,C,D etc ... MNGA, MNGB ...

HDP : heure du début de la plongée en heure et minute

HFP : heure de fin de plongée en heure et minute

PROFP : profondeur de la plongée en mètre

NEBUL : Nébulosité :

Pas de nuage 0
 1/8 de moins de couverture nuageuse 1
 2/8 de couverture nuageuse 2
 3/8 " " 3
 4/8 " " 4
 5/8 " " 5
 6/8 " " 6
 7/8 " " 7
 8/8 " " 8
 Pas d'observation -1

VFOR : Force du vent exprimé en noeuds

Pas d'observation -1
 Calme, < 1 noeud 0
 Très légère brise 1-3 noeuds 1
 Légère brise 4-6 noeuds..... 2
 Petite brise 7-10 nd 3
 Jolie brise 11-16 nd 4
 Bonne brise 17-21 nd 5
 Vent frais 22-27 nd 6
 Grand frais 28-33 nd 7
 Coup de vent 34-40 nd 8

VDIR : Direction du vent
 Pas de vent 0
 Vent du nord 1
 Vent du nord-ouest 2
 Vent de l'ouest 3
 Vent du sud-ouest 4
 Vent du sud 5
 Vent du sud-est 6
 Vent d'est 7
 Vent de nord-est 8
 Pas d'observation -1

MER : Calme sans ride 0
 Calme ridée 1
 Belle 2
 Peu agitée 3
 Agitée 4
 Forte 5
 Très forte 6
 Grosse 7
 Très grosse 8
 Enorme 9
 Pas d'observation -1

TEXT : Température extérieure

TS : Température de l'eau en surface en degré et centigrade
 Pas d'observation -1

TF : Température de l'eau au fond en degré et centigrade
 Pas d'observation -1

VSE : Visibilité de surface (0 à 5 m) estimée
 VIE : " intermédiaire (-5 m à 5 m au dessus du fond) estimée
 VFE : " au fond (entre le fond et 5 m au dessus) estimée

Exceptionnelle >20 m 0
 Excellente 10-20 m 1
 Très bonne 5-10 m 2
 Bonne 3-5 m 3
 Assez bonne 2-3 m 4
 Mauvaise 1-2 m 5
 Médiocre 0,5-1 m 6
 Nulle <0,5 m 7
 Pas d'observation -1

VSM : Visibilité de surface mesurée en mètre
 VIM : " intermédiaire mesurée en mètre
 VFN : " au fond mesurée en mètre

Pas d'observation -1
 Nombre de bouchon sur filière intermédiaire
 Nombre de bouchon sur filière du fond

SEHORS : Turbidité de surface mesurée au secchi (m) horizontal
 SEVERI : " intermédiaire (marge) mesurée au secchi (m) vertical
 SEVERF : " du fond mesurée au secchi (m) vertical

sous presse ; taille des cavités : Molles, 1978) sur les communautés de poissons. L'interprétation des résultats peut être parfois partielle ou critiquable, car plusieurs facteurs peuvent agir en synergie compliquant singulièrement ces problèmes.

VI. — EXEMPLES D'EXPLOITATION DES RESULTATS

L'étude *in situ* des peuplements de poissons grâce aux méthodes d'évaluation visuelle permet d'aborder divers thèmes de recherches dont les préoccupations englobent aussi bien une meilleure connaissance des ressources halieutiques d'un secteur que des problèmes d'écologie théorique. Parmi les principaux problèmes envisagés, on peut citer : la caractérisation et la délimitation des peuplements ichtyologiques, l'étude de leurs fluctuations spatiale et temporelle selon plusieurs échelles de perception, de leur persistance et de leur résilience, des problèmes de recrutement et de migrations (causes trophiques ou liées à la reproduction), l'étude des mécanismes du déterminisme et du maintien de ces communautés (compétition ou non entre espèces), des processus d'installation et de colonisation de nouveaux habitats (artificiels ou non), de la dynamique de population et des stocks de certaines espèces.

L'étude de ces mêmes problèmes dans différentes régions du globe permet d'aboutir à des études comparatives sur la structure, le fonctionnement et le rôle des peuplements de poissons dans des milieux et à des latitudes différents (comparaison récifs Atlantiques - récifs Pacifiques, Gladfelter *et al.*, 1980 ; comparaison herbiers tempérés - herbiers récifaux, Harmelin-Vivien, 1983) et d'essayer de mieux appréhender les rôles joués par les Vertébrés dans les milieux marins et terrestres (Reese et Lighter, 1978 ; Harmelin-Vivien, 1978).

Pour clore ce travail, nous donnerons quelques exemples de traitement des données et de résultats obtenus grâce aux méthodes d'évaluation visuelle des peuplements et populations de poissons afin de montrer quelques-unes des possibilités d'utilisation de cette technique.

1. — DELIMITATION SPATIALE DES PEUPELEMENTS DE POISSONS

Sur les récifs nord de l'île de Moorea, les poissons forment-ils un peuplement homogène ou bien constituent-ils une succession dans l'espace de plusieurs peuplements caractéristiques de certaines zones du récif ? Pour répondre à cette question, Galzin (1985) a étudié 22 stations sur une radiale allant de la plage à 30 m de profondeur sur la pente externe (Figure 22) pour lesquelles il a établi la liste des espèces.

La recherche d'une discontinuité au sein d'une répartition successive de plusieurs espèces a été réalisée par l'utilisation de l'agglomération hiérarchique à liens simples, à liens intermédiaires, du groupement flexible et du groupement chronologique. Cette dernière méthode dont on trouvera la justification théorique ainsi que l'algorithme de travail dans Legendre *et al.* (sous presse) a donné le meilleur résultat quant à l'explication écologique des structures mises en évidence.

Pour des niveaux de probabilité inférieurs à 0,25, seules trois discontinuités qui sont donc les plus fortes, apparaissent (Figure 22). Ces discontinuités individualisent quatre peuplements : un peuplement du récif frangeant près de la plage, un peuplement de l'ensemble de la radiale dans le lagon, (récif

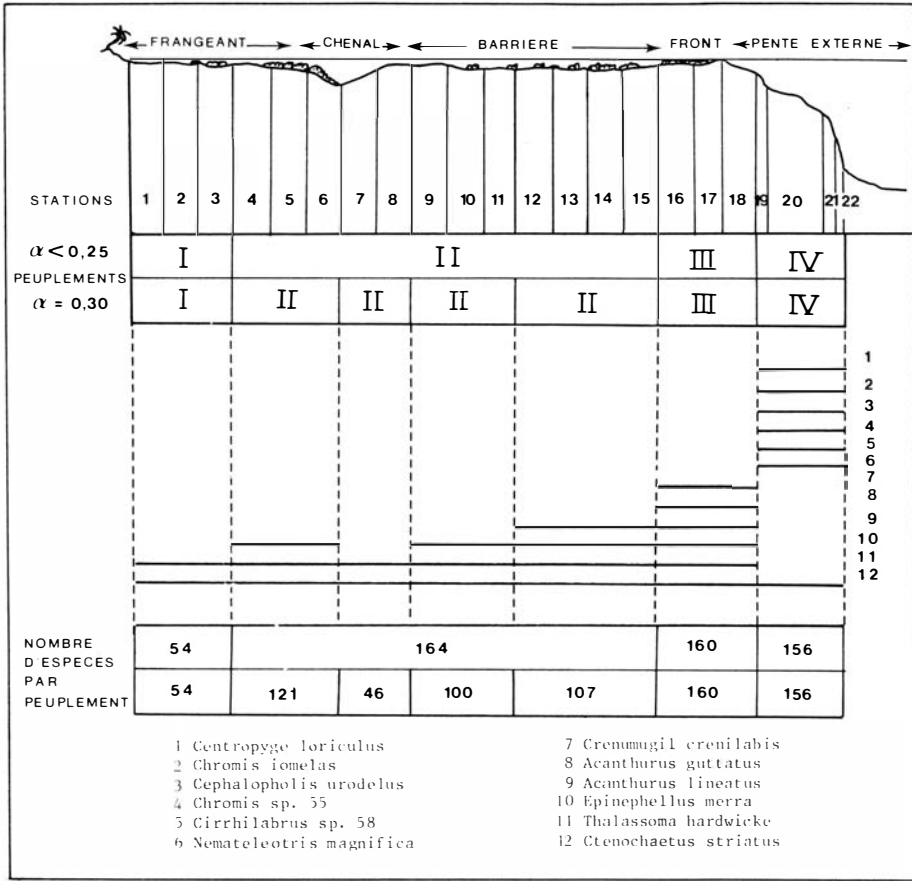


Figure 22. — Mise en évidence des différents peuplements de poissons des récifs coralliens du nord de Moorea, Polynésie française, par l'analyse chronologique des données de présence-absence des espèces (Galzin, 1985).

frangeant, chenal, récif barrière), un peuplement localisé sur le front du récif et de part et d'autre de celui-ci et un peuplement de la pente externe. En augmentant le niveau de probabilité jusqu'à un niveau $\alpha = 0,30$, le peuplement lagunaire se subdivise lui-même en quatre sous-ensembles : le peuplement lagunaire du récif frangeant, du chenal, du récif barrière à pâtés dispersés. Une analyse discriminante montre que 12 espèces seulement correspondent parfaitement à ce découpage en 7 peuplements différents, 6 d'entre elles étant restreintes aux stations de la pente externe (Figure 22).

2. — VARIATIONS TEMPORELLES DES PEUPLEMENTS

L'étude des variations temporelles peut se concevoir selon plusieurs échelles de temps (journée, mois, année). L'exemple détaillé ici est l'étude du cycle journalier du peuplement ichthyologique du récif barrière de Tiahura, Moorea (Galzin, 1985).

Sur un transect fixe de 100 m² (50 × 2 m), les espèces de poissons sont dénombrées en plongée à 13 moments différents du jour et de la nuit. Afin de mieux suivre les variations nyctémérales du peuplement, la matrice obtenue (80 espèces, 13 heures d'observation) est traitée au moyen de l'analyse factorielle (matrice de similarité calculée avec le coefficient de Steinhaus et groupement hiérarchique par l'analyse des liens chronologiques) (Galzin, 1985).

Différents groupements apparaissent selon que l'on considère les données qualitatives (présence/absence) ou les données quantitatives (nombre d'individus) (Figure 23). Les données qualitatives permettent d'individualiser trois peuplements : un peuplement nocturne, un peuplement diurne et un peuplement crépusculaire. Les données quantitatives font apparaître quatre peuplements : un peuplement du matin (6 h - 13 h), un peuplement de l'après-midi (15 h -

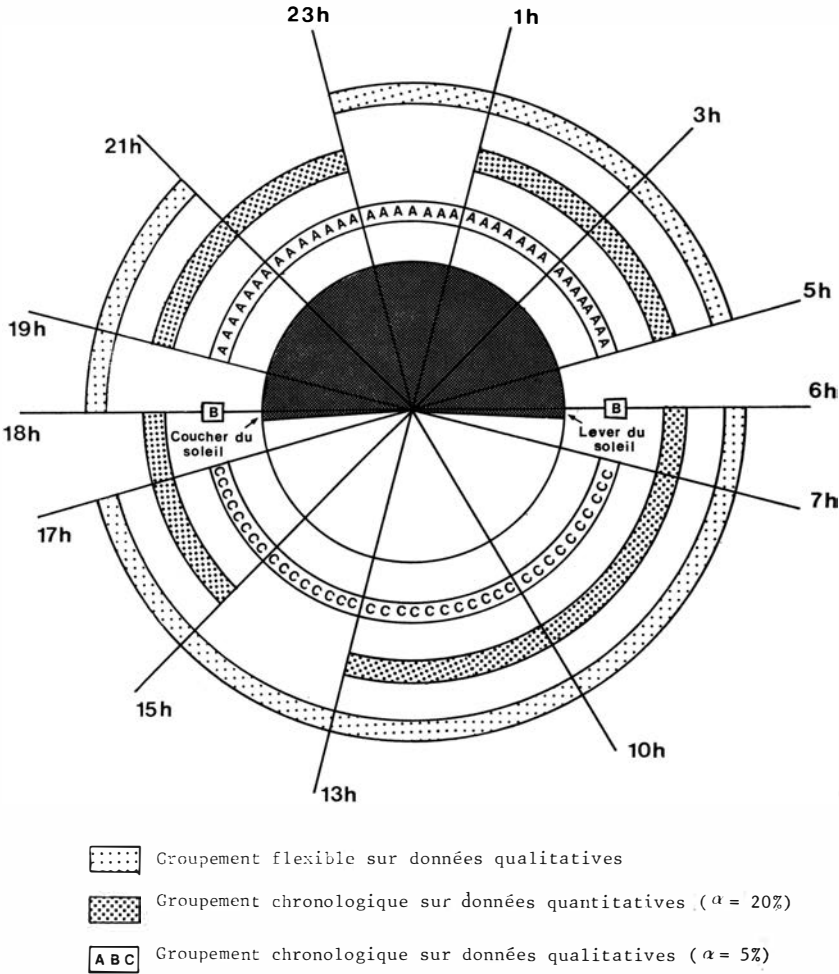


Figure 23. — Mise en évidence des différents peuplements de poissons se succédant selon le rythme jour-nuit sur le récif barrière de Tiahura, Moorea (Polynésie française) au moyen de différentes techniques d'analyse (Galzin, 1985).

18 h), un peuplement du début de nuit (19 h - 23 h) et un peuplement de fin de nuit (1 h - 5 h) (Fig. 23).

Cette variation nyctémérale du peuplement ichthyologique d'une même zone traduit les changements de rythme d'activité et de comportement des poissons qui sont, de ce fait, plus ou moins perceptibles par l'observateur selon le moment du nyctémère. Ces rythmes d'activité peuvent être reliés aux variations d'abondance ou de disponibilité des peuplements proies ainsi qu'à l'histoire évolutive des différentes espèces de poissons.

3. — RELATION POISSON-FACTEURS DU MILIEU

Les relations entre la nature et la structure du milieu et la richesse des peuplements ichthyologiques ont été étudiées essentiellement dans les milieux coralliens (Risk, 1972 ; Talbot et Goldman, 1972 ; Luckhurst et Luckhurst, 1978 ; Gladfelter *et al.*, 1980). Bell et Galzin (1984) ont étudié l'influence de divers facteurs, en particulier le taux de recouvrement en corail vivant, sur les peuplements lagunaires de l'atoll de Mataiva (Polynésie française). Trois types de données ont été recueillies dans chacune des 12 stations étudiées (Figure 24) : nombre d'espèces rencontrées en plongée (M1), nombre d'individus des espèces

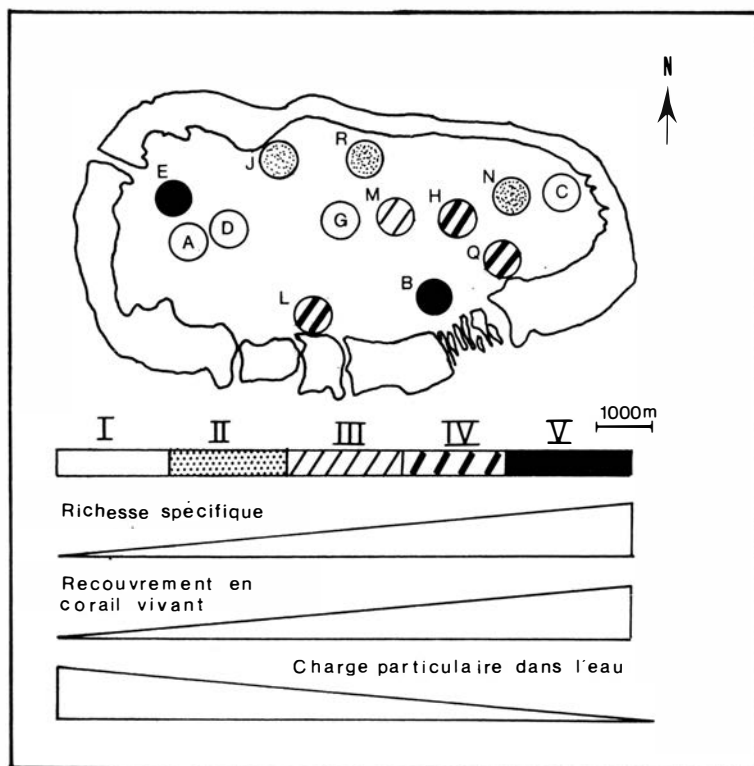


Figure 24. — Position des stations étudiées dans le lagon de Mataiva et leur appartenance aux 5 peuplements distingués, corrélés, entre autres, au recouvrement en corail vivant (Bell et Galzin, 1984).

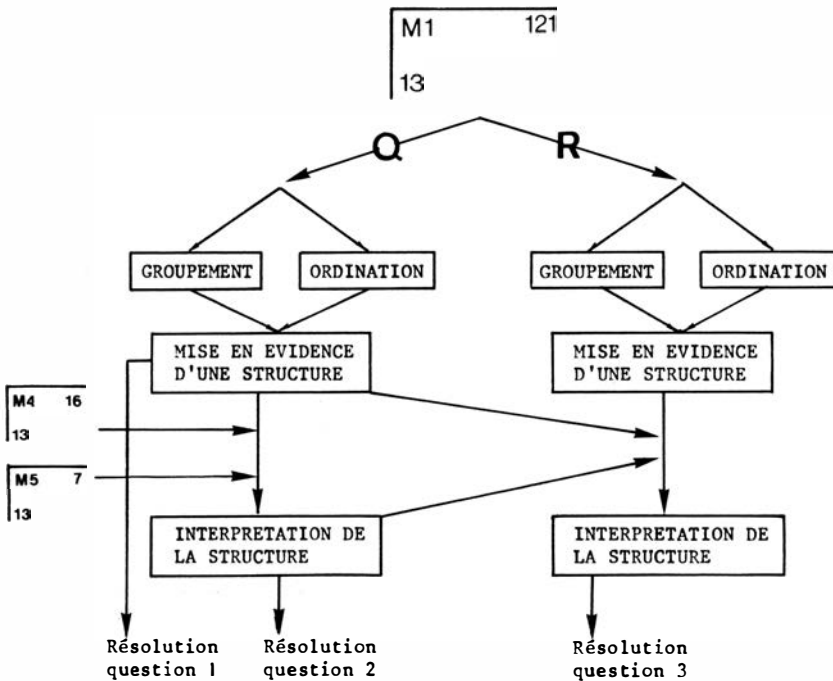
TABLEAU XXIII

Différentes matrices de données dont l'analyse a permis l'étude des peuplements de poissons du lagon de Mataiva, Polynésie française (Galzin, données non publiées).

M1 13 PRESENCE, ABSENCE 121 Descripteurs binaires	M2 13 NOMBRE D'INDIVIDUS COMPTES EN PLONGEE 61 Descripteurs métriques	M3 13 NOMBRE D'INDIVIDUS CAPTURES A LA ROTENONE 43 Descripteurs métriques
M4 13 PHYSICO-CHEMIE 16 Descripteurs métriques	M5 13 AUTRES FACTEURS EXPLICATIFS 7 Descripteurs ordonnés métriques et non métriques	

TABLEAU XXIV

Schéma d'analyse des matrices obtenues (Tableau XXIII) par l'étude de 13 stations réparties dans le lagon de Mataiva (Galzin, données non publiées).



dénombrées sur transect (M2), nombre d'espèces obtenues après empoisonnement à la roténone (M3). Ces données aboutissent à l'établissement de 3 matrices différentes (Tableau XXIII). L'ensemble des paramètres physico-chimiques ainsi que les résultats concernant les concentrations et les pourcentages en chlorophylle *a* et les biomasses de zooplancton sont rassemblés dans une quatrième matrice (M4). Les autres données recueillies sur les peuplements de poissons (richesse spécifique, nombre total d'individus, biomasse) ainsi que le pourcentage en corail vivant forment une cinquième matrice (M5).

Le schéma d'analyse proposé (Tableau XXIV) est un schéma asymétrique dans la mesure où les résultats obtenus par l'étude de la matrice présence/absence (M1) sont interprétés par la suite à l'aide des informations contenues dans les matrices de physico-chimie (M4) et des autres facteurs explicatifs (M5).

Les résultats de l'analyse du groupement des stations superposés à ceux obtenus par l'étude des liens primaires et par l'ordination en espace réduit (Figure 25) montrent que les différentes stations étudiées se regroupent en plusieurs ensembles ayant des caractéristiques communes. Le premier axe est significativement corrélé avec le pourcentage de recouvrement en corail vivant (coefficient de corrélation de Spearman = 0,97, significatif au seuil de 1 %, mais aussi avec la richesse spécifique en poissons et la charge particulaire des

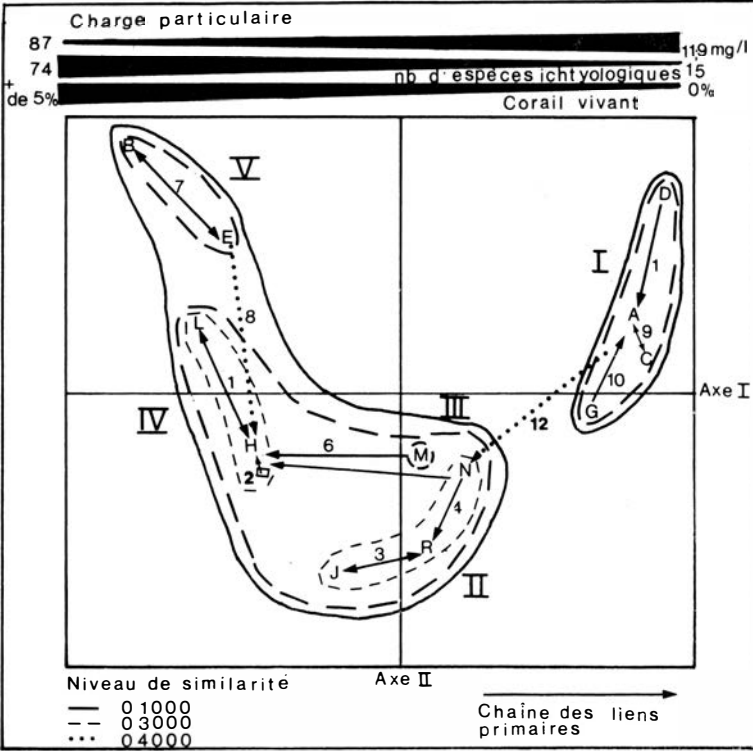


Figure 25. — Mise en évidence des peuplements de poissons du lagon de Mataiva (Tuamotu, Polynésie française) par l'analyse des coordonnées principales et l'étude des liens primaires (d'après Bell et Galzin, 1984).

eaux. D'autre part, une analyse de régression montre qu'il existe une relation linéaire entre le pourcentage de corail vivant et la richesse spécifique ainsi que l'abondance des poissons. Le pourcentage de corail vivant est donc l'un des facteurs capable de déterminer la structure des peuplements de poissons des récifs coralliens (Bell et Galzin, 1984).

4. — LOCALISATION DES JUVENILES

La prise en compte des tailles des poissons permet de connaître la localisation des jeunes par rapport aux adultes et de suivre les phénomènes de recrutement lors d'études temporelles. Il est bien connu que souvent, chez les poissons, les individus d'une même espèce sont distribués différemment dans les milieux selon leur taille.

Ainsi, sur les récifs nord de Moorea, les jeunes individus de *Ctenochaetus striatus*, l'Acanthuridae le plus abondant, colonisent les zones les plus internes du récif frangeant (Figure 26). Les adultes les plus grands ne se rencontrent pas sur la pente externe, mais le récif barrière où ont été observés les phénomènes de reproduction (Galzin, 1985).

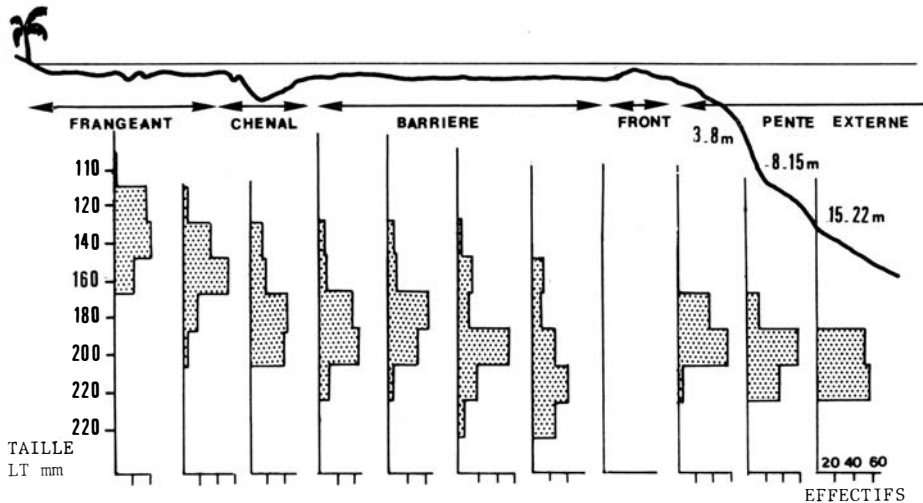


Figure 26. — Distribution des classes de taille de l'Acanthuridae *Ctenochaetus striatus* sur les récifs nord de Moorea (Polynésie française) montrant la localisation des juvéniles sur le récif frangeant près de la plage (Galzin, 1985).

Dans l'atoll de Tikehau (Polynésie française), les jeunes Scaridae sont tous regroupés à l'intérieur du lagon autour des constructions coralliennes peu profondes (0-6 m) (Figure 27). Les Scaridae présentent un dichromatisme sexuel prononcé rendant aisée la distinction des sexes chez les individus de grande taille. On remarque alors que les mâles adultes des poissons perroquets vivent préférentiellement sur la pente externe où ils forment près de la moitié de la population, tandis que leur importance reste faible dans le lagon (Harmelin-Vivien, 1984).

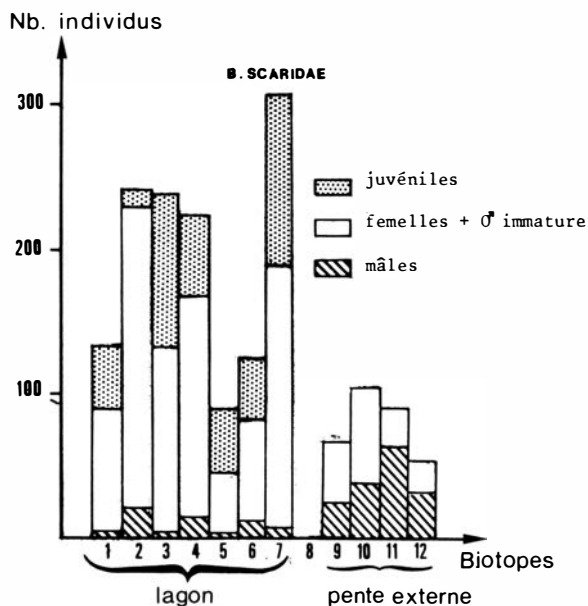


Figure 27. — Distribution des Scaridae dans l'atoll de Tikehau : les juvéniles sont cantonnés dans le lagon tandis que les mâles adultes vivent préférentiellement sur la pente externe (Harmelin-Vivien, 1984).

5. — ESTIMATION DES BIOMASSES

L'évaluation des tailles *in situ* jointe à une étude biométrique des espèces considérées permet d'aboutir à des estimations de biomasse en multipliant le nombre d'individus de chaque classe de taille par le poids moyen obtenu pour chacune d'elles. De cette façon, Harmelin-Vivien et Bouchon-Navaro (1981) ont pu estimer la biomasse des Chaetodontidae sur les récifs d'Aqaba (Jordanie) après avoir établi les relations taille-poids des 7 espèces étudiées. Ces espèces ayant des tailles maximales voisines, trois classes de taille ont été définies pour l'ensemble des espèces : 3-6 cm, 7-11 cm, 12-17 cm. Pour chaque espèce, les poids moyens des spécimens de chaque classe de taille (W_1 , W_2 , W_3) ont été calculés par la relation $W = aL^b$ qui lie les poids (W_1 , W_2 , W_3) aux longueurs standards moyennes (L_1 , L_2 , L_3) qui étaient dans ce cas les médianes de chaque classe de taille ($L_1 = 4,5$ cm, $L_2 = 8,5$ cm, $L_3 = 14,5$ cm). La biomasse d'une espèce de *Chaetodon* dans un milieu déterminé était donc donnée par la formule :

$$B = \sum_{i=1}^n (W_i \cdot N_i)$$

où N_i est l'abondance des individus de la classe i et W_i leur poids moyen.

Cette étude avait pour objectif de relier la consommation des coraux par les *Chaetodon* (qui se nourrissent en grande partie de polypes de Scléroractiniaires), aux différents paramètres de la communauté de poissons. Il s'est avéré

que la consommation des coraux était liée à la biomasse des 3 principales espèces brouteuses de coraux, et non à celle de la biomasse totale du peuplement de *Chaetodon* (Figure 28).

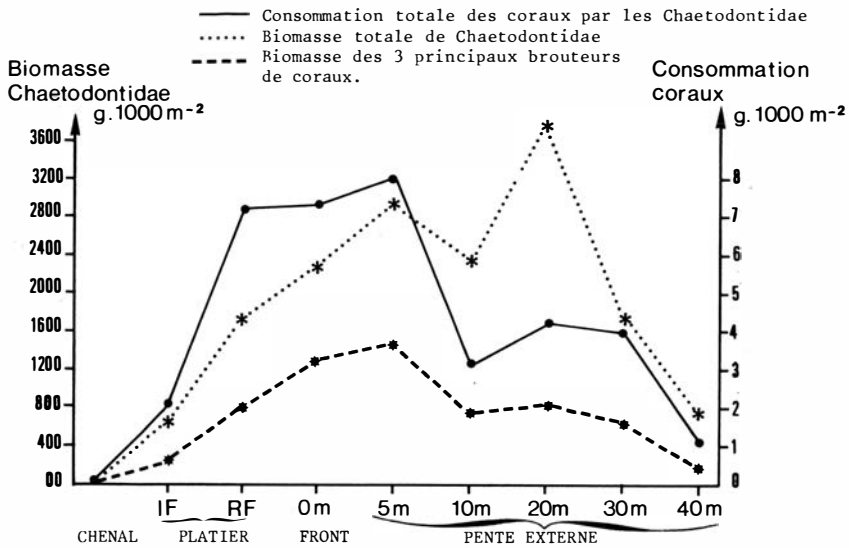


Figure 28. — Relation entre la consommation totale de polypes de coraux par les Chaetodontidae, la biomasse totale de ces poissons et la biomasse des trois principales espèces brouteuses de coraux (*Chaetodon austriacus*, *C. fasciatus* et *C. trifascialis*). Golfe d'Aqaba, Mer Rouge (Harmelin-Vivien et Bouchon-Navaro, 1981).

6. — EVOLUTION DES GROUPEMENTS

L'utilisation des classes d'abondance permet non seulement de dénombrer les individus, mais aussi de connaître les modes préférentiels de groupement des différentes espèces et de suivre l'évolution de ce comportement dans l'espace ou le temps.

Un changement de mode de groupement s'effectue du littoral vers la pente externe, chez les 4 espèces d'Acanthuridae qui peuplent les récifs d'Aqaba (Jordanie) (Bouchon-Navaro et Harmelin-Vivien, 1981). Dans les zones peu profondes, chenal d'embarcation et platier récifal interne, plus de la moitié des individus sont regroupés en bancs allant de 10 à 50 individus tandis que les poissons solitaires sont rares (3 à 5 %) (Tableau XXV). Sur le front du récif, les bancs diminuent de taille (2 à 10 individus) et les individus solitaires deviennent nombreux (43 à 52 %). Enfin, sur la pente externe, la plupart des Acanthuridae observés (90 à 100 %) vivent solitaires (Tableau XXV). Ainsi, dans cette région, les Acanthuridae forment des bancs importants dans les milieux situés près du rivage. Les bancs diminuent de taille près du front du récif pour disparaître enfin sur la pente externe où n'existent plus que des individus solitaires.

Le groupement en bancs chez les poissons herbivores comme les Acanthuridae peut être interprété comme une tactique de pression contre les compé-

TABLEAU XXV

Evolution du groupement chez les Acanthuridae sur les récifs coralliens de la côte jordanienne du Golfe d'Aqaba (Bouchon-Navaro et Harmelin-Vivien, 1981).

Type de groupement	1		2-4 ind.		5-10 ind.		10-30 ind.		30-50 ind.	
	N	%	N	%	N	%	N	%	N	%
Chenal	7	3,3	33	15,3	35	16,3	140	65,1		
Platier interne	15	5,4	42	15,0	42	15,0	80	28,7	100	35,8
Platier	34	15,5	96	43,6	70	31,8	20	9,1		
Front récifal	102	43,3	63	26,8	70	29,8				
Front — 2 m	133	52,0	123	48,0						
Pente externe — 5 m	72	100,0								
— 10 m	81	93,1	6	6,9						
— 20 m	40	100,0								
— 30 m	19	95,5	3	9,5						
— 40 m	18	100,0								

titeurs trophiques (un banc a plus de chance d'envahir le territoire d'une autre espèce qu'un individu solitaire qui se fera repousser), comme une adaptation au morcellement des ressources comme cela a été montré chez les oiseaux (cf. Blondel, 1979) (les pâtés coralliens sont rares et dispersés dans les zones proches du rivage, tandis qu'ils sont abondants et uniformément répartis sur la pente externe) ou comme un mécanisme de défense contre les prédateurs dans des biotopes exposés (Barlow, 1974).

VIII. — CONCLUSION

L'utilisation des méthodes de comptage visuel devient de plus en plus fréquente dans les études *in situ* des peuplements de poissons. Les travaux des différents chercheurs ayant employé ces méthodes ainsi que les réflexions des groupes de travail australiens, américains et français sur ce sujet ont permis de mieux cerner les biais dus à ces techniques, de définir leur limite d'emploi et leur validité, faisant de ces méthodes un outil de travail performant. Le traitement statistique possible des données recueillies par ces méthodes, lié à une bonne connaissance des espèces, de leurs comportements et du milieu permet une exploitation optimale des résultats acquis.

Contrairement aux techniques d'estimation aveugles (pièges, f.lets, chaluts...), les méthodes d'évaluation visuelle des peuplements de poissons ont le mérite de dévoiler leurs faiblesses et inexactitudes, alors que les autres, dont l'action est encore mal connue, laissent croire à une plus grande précision.

La validité des données obtenues par comptages visuels dépend de la rigueur avec laquelle les études sont pensées et réalisées, dont nous rappellerons, pour conclure, les grandes lignes :

1) L'acquisition des données basées sur des témoignages visuels d'événements fugitifs implique avant tout la nécessité absolue d'un entraînement sérieux préalable avant de prendre en compte les mesures pour une étude :

- l'entraînement concerne la technique elle-même, pour le dénombrement rapide direct ou l'utilisation des classes d'abondance, pour l'évaluation des tailles en valeur absolue ou des classes de taille relative pour chaque espèce ;
- l'entraînement concerne également la connaissance des espèces, de leurs comportements, de leur espace vital et de leur habitat, en particulier pour ne pas tomber dans le piège d'une surestimation de l'abondance des espèces attirées par les plongeurs et d'une sous-estimation des espèces camouflées.

2) Il importe de bien définir le problème abordé et d'adapter la méthode et le protocole d'échantillonnage au but recherché : inventaire qualitatif exhaustif, délimitation des peuplements, calcul de densité stationnelle, sectorielle, régionale, dynamique de population, suivi à long terme... Il est également impératif d'ajuster certaines modalités pratiques de la méthode de dénombrement visuel aux conditions locales d'environnement physique et biotique, selon la turbidité, la turbulence, la profondeur, selon la richesse faible ou forte de la zone, selon l'hétérogénéité spatiale...

Le choix entre la méthode des points fixes et celle des transects et le choix de la taille des transects seront soumis à ces conditions locales et aux espèces étudiées, ainsi que le mode de stratification de l'échantillonnage. Il importe en effet de stratifier l'échantillonnage afin de diminuer la variance des résultats. Cette stratification s'entend aussi bien dans le plan horizontal (nombreux petits transects plutôt qu'un petit nombre de très longs), que dans le plan vertical (décomposition du peuplement en catégories comportementales d'occupation de l'espace).

3) L'étude doit être menée avec une grande rigueur opératoire impliquant :

- la constance du protocole d'échantillonnage pour une même étude avec respects de la surface inventoriée qui devra si possible être balisée et respect du temps de comptage ;
- l'obligation pour les comparaisons de considérer des phases identiques de l'activité nyctémérale et saisonnière des poissons et des conditions météorologiques équivalentes ;
- le respect des contraintes bionomiques pour le positionnement des transects qui devra être fait avec soin dans des zones homogènes ;
- La nécessité des répliques dans le temps (caractérisation et évolution stationnelles) et dans l'espace (caractérisation sectorielle ou régionale) afin de réduire les dangers des extrapolations.

Rappelons enfin que les méthodes visuelles de dénombrement ne portent que sur une partie du peuplement réel (souvent environ 50 %) et qu'une connaissance approfondie des peuplements de poissons nécessite la mise en œuvre de différentes techniques, observation *in situ* et récoltes apportant des informations complémentaires.

SUMMARY

Following the symposium held in June 1984 at Port Cros, the methods of underwater observation of fish communities and populations are critically reviewed.

Particular emphasis is laid upon the possible causes of bias, and the ways of circumventing them. Given some necessary precautions and adequate training, and within definite limits, underwater observations and counts can produce highly reliable results, not obtainable by « blind » techniques.

Some examples are given, based upon the personal experiences of the participants, both in the Mediterranean and the Indo-Pacific.

BIBLIOGRAPHIE

- ANDERSON, G.R.V., EHRLICH, A.H., EHRLICH, P.R., ROUGHGARDEN, J.D., RUSSELL, B.C. et TALBOT, F.H. (1981). — The community structure of coral reef fishes. *Am. Nat.*, 117 : 476-495.
- BAKUS, G.J. (1967). — The feeding habits of fishes and primary production at Eniwetok, Marshall Islands. *Micronesica*, 3 : 135-149.
- BARANS, C.A. et BORTONE, S.A. Eds (1983). — *The visual assessment of fish populations in the Southeastern United States, 1982 Workshop*. South Carolina Sea Grant Consortium, Techn. Rep. 1, 52 pp.
- BARANS, C.A. et HOLLIDAY, D.V. (1983). — A practical technique for assessing some snapper/grouper stocks. *Bull. Mar. Biol.*, 33 : 176-181.
- BARDACH, J.E. (1959). — The summer standing crop of fish on a shallow Bermuda reef. *Limnol. Oceanogr.*, 4 : 77-85.
- BARLOW, G.W. (1974). — Extraspecific imposition of social grouping among surgeonfishes (Pisces : Acanthuridae). *J. Zool. Lond.*, 174 : 333-340.
- BELL, J.D. (1983). — Effects of depth and marine reserve fishing restrictions on the structure of a rocky reef fish assemblage in the north-western Mediterranean sea. *J. applied Ecol.*, 20 : 357-369.
- BELL, J.D., CRAIK, G.J.S., POLLARD, D.A. et RUSSELL, B.C. (sous presse). — Estimating population size structure of large coral reef fish underwater. *Coral Reefs*.
- BELL, J.D. et GALZIN, R. (1984). — The influence of live coral cover on coral reef fish communities. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 15 : 265-274.
- BLONDEL, J. (1979). — *Biogéographie et Ecologie*. Masson éd., Paris, x et 173 pp.
- BOHNSACK, J.A. et BANNEROT, S.P. (1983). — A random point census technique for visually assessing coral reef fishes. In *The visual assessment of fish populations in the Southeastern United States, 1982 Workshop*, Barans, C.A. et Bortone, S.A. (Eds). South Carolina Sea Grant Consortium, *Tech. Rep.*, 1 : 5-7.
- BOLAND, G.S. (1983). — A technique for determining length or free-swimming fishes using underwater stereo-television. *Ibidem* : 10-11.
- BOUCHON-NAVARO, Y. (1979). — Quantitative distribution of the Chaetodontidae on a fringing reef of the Jordanian coast (Gulf of Aqaba, Red Sea). *Tethys*, 9 : 247-251.
- BOUCHON-NAVARO, Y. (1981). — Quantitative distribution of the Chaetodontidae on a reef of Moorea island (French Polynesia). *J. exp. mar. Biol. Ecol.*, 55 : 145-157.
- BOUCHON-NAVARO, Y. (1983). — Distribution quantitative des principaux poissons herbivores (Acanthuridae et Scaridae) de l'atoll de Takapoto (Polynésie française). *J. Soc. Océanistes*, 77 : 43-54.
- BOUCHON-NAVARO, Y., BOUCHON, C. et HARMELIN-VIVIEN, M.L. (sous presse). — Impact of coral degradation on a Chaetodontid fish population (Moorea, French Polynesia). *Proc. 5th intern. Coral Reef Symp.*, Tahiti, 1985.

- BOUCHON-NAVARO, Y. et HARMELIN-VIVIEN, M.L. (1981). — Quantitative distribution of herbivorous reef fishes in the Gulf of Aqaba (Red Sea). *Mar. Biol.*, 63 : 79-86.
- BROCK, V.E. (1954). — A preliminary report on a method of estimating reef fish populations. *J. Wildl. Manag.*, 18 : 289-308.
- BROCK, R.E. (1982). — A critique of the visual census method for assessing coral reef fish population. *Bull. Mar. Sci.*, 32 : 269-276.
- BURNHAM, K.P., ANDERSON, D.R. et LAAKE, J.L. (1980). — Estimation of density from line transect sampling of biological populations. *J. Wildl. Manag., Suppl.* 14 : 1-202.
- CAUGHLEY, G. (1977). — *Analysis of vertebrate populations*. Wiley, New York, ix et 234 pp.
- CHAVE, E.H. et ECKERT, D.B. (1974). — Ecological aspects of the distributions of fishes at Fanning Island. *Pac. Sci.*, 28 : 297-317.
- CHRISTENSEN, M.S. et WINTERBOTTOM, R. (1981). — A correction factor for, and its application to, visual censuses of littoral fish. *S. Afr. Tydskr. Dierk.*, 16 : 73-79.
- CLARKE, R.D. (1977). — Habitat distribution and species diversity of Chaetodontid and Pomacentrid fishes near Bimini, Bahamas. *Mar. Biol.*, 40 : 277-289.
- COLLETTE, B.B. et TALBOT, F.H. (1972). — Activity patterns of coral reef fishes with emphasis on nocturnal-diurnal changeover. In *Results of the Tektite program : Ecology of coral reef fishes*, Collette, B.B. et Earles, S.A. (Eds.), *Bull. Nat. Hist. Mus. Los Angeles*, 14 : 125-170.
- COLTON, D.E. et ALEVIZON, W.S. (1981). — Diurnal variability in a fish assemblage of a Bahamian coral reef. *Env. Biol. Fish.*, 6 : 341-345.
- DAHL, A.L. (1978). — *Coral reef monitoring handbook*. South Pacific Commission, Nouméa, New Caledonia, 20 pp.
- DE MARTINI, E.E. et ROBERTS, D. (1982). — An empirical test of biases in the rapid visual technique for species-time censuses of reef fish assemblages. *Mar. Biol.*, 70 : 129-134.
- DEVAUX, J. et MILLERIOUX, G. (1976). — Possibilité d'utilisation de la cotation d'abondance de Frontier (1969) pour l'analyse multivariable des populations phyto-planctoniques. *C.R. Acad. Sci. Paris, Sér. D*, 283 : 41-44.
- DOWNING, J.A. (1979). — Agregation, transformation and the design of benthos sampling programs. *J. Fish. Res. Board Can.*, 36 : 1454-1463.
- EARLE, S.A. (1972). — The influence of herbivores on the marine plants of Great Lameshur Bay, with annotated list of plants. In *Results of the Tektite program : Ecology of coral reef fishes*. Collette, B.B. et Earles, S.A. (Eds.), *Bull. Nat. Hist. Mus. Los Angeles*, 14 : 17-44.
- EHRlich, P.R., TALBOT, F.H., RUSSELL, B.C. et ANDERSON, G.R.V. (1977). — The behaviour of Chaetodontid fishes with special reference to Lorenz's « poster colouration » hypothesis. *J. Zool. London*, 183 : 213-228.
- ELLIOT, J.M. et DECAMPS, H. (1973). — Guide pour l'analyse statistique des échantillons d'invertébrés benthiques. *Annl. Limnol.*, 9 : 79-120.
- EPPERLY, S.P. (1983). — Comparison of underwater visual techniques for reef fish censusing. In *The visual assessment of fish populations in the South-eastern United States, 1982 Workshop*, Barans, C.A. et Bortone, S.A. (Eds.), South Carolina Sea Grant Consortium, *Techn. Rep.*, 1 : 15-16.
- FRANCOUR, P. (1984). — *Biomasse de l'herbier à Posidonia oceanica : Données préliminaires pour les compartiments matte, échinodermes et poissons*. Université Pierre et Marie Curie, DEA Océanographie Biologique, 72 pp.
- FRONTIER, S. (1969). — Sur une méthode d'analyse faunistique rapide du zooplancton. *J. exp. mar. Biol. Ecol.*, 3 : 18-26.
- FRONTIER, S. et VIALE, D. (1977). — Utilisation d'une cotation d'abondance mise au point en planctologie pour l'évaluation des troupeaux de Cétacés en mer. *J. Rech. Oceanogr.*, 2 : 15-22.
- GALZIN, R. (1977). — *Richesse et productivité des écosystèmes lagunaires et récifaux. Application à l'étude dynamique d'une population de Pomacentrus nigricans du lagon de Moorea (Polynésie française)*. Université des Sciences et Techniques du Languedoc, Thèse de 3^e cycle.

- GALZIN, R. (1979). — La faune ichtyologique d'un récif corallien de Moorea, Polynésie française : Echantillonnage et premiers résultats. *Rev. Ecol. (Terre Vie)*, 33 : 623-643.
- GALZIN, R. (1983). — Annual variation of coral-reef fish community (Moorea, French Polynesia). *Intern. Soc. Reef Studies*, Nice, 1983, Abstract, p. 286.
- GALZIN, R. (1985). — *Ecologie des poissons récifaux de Polynésie française : Variations spatio-temporelles des peuplements. Dynamique de populations de trois espèces dominantes des lagons nord de Moorea. Evaluation de la production ichtyologique d'un secteur récifo-lagonaire*. Université des Sciences et Techniques du Languedoc, Thèse de Doctorat ès Sciences, 195 pp.
- GAZEY, W.J. (1983). — Population and confidence interval estimation from video census of reef fish. In *The visual assessment of fish populations in the Southeastern United States, 1982 Workshop*, Barans, C.A. et Bortone, S.A. Eds, South Carolina Sea Grant Consortium, *Techn. Rep.* 1 : 36.
- GBRMPA, (1978). — *Great Barrier Reef Marine Park Authority Workshop on reef fish assessment and monitoring*, Workshop Series 1, Heron Island, Australia, 64 pp.
- GBRMPA, (1979). — *Great Barrier Reef Marine Park Authority Workshop on reef fish assessment and monitoring*, Workshop Series 2, Townsville, Australia, 60 pp.
- GLADFELTER, W.B., OGDEN, J.C. et GLADFELTER, E.H. (1980). — Similarity and diversity among patch reef fish communities : a comparison between tropical Western Atlantic (Virgin Islands) and tropical Central Pacific (Marshall Islands) patch reefs. *Ecology*, 61 : 1156-1168.
- GROVHOUG, J.G. et HENDERSON, R.S. (1978). — Distribution of inshore fishes at Canton Atoll. *Atoll Res. Bull.*, 221 : 99-158.
- GUTHERZ, E.J., NELSON, W. et RUSSELL, G.M. (1983). — The importance of habitat fractionation. In *The visual assessment of fish populations in the South-eastern United States, 1982 Workshop*. Barans, C.A. et Bortone, S.A. (Eds.), South Carolina Sea Grant Consortium, *Techn. Rep.*, 1 : 20-28.
- HARMELIN, J.G. (1984). — Suivi des peuplements ichtyologiques du Parc National de Port-Cros (Méditerranée, France) : Mise en place d'un inventaire périodique. *Trav. sci. Parc nation. Port-Cros*, 10 : 165-168.
- HARMELIN-VIVIEN, M.L. (1978). — Comparative feeding behaviors of marine and terrestrial vertebrates (fishes and mammals) in a tropical environment. In *Contrasts in behavior*. Reese, E.S. et Lighter, F.J. (Eds.), Wiley Interscience Publ., New York, 235-248.
- HARMELIN-VIVIEN, M.L. (1979). — *Ichtyofaune des récifs coralliens de Tuléar (Madagascar) : Ecologie et Relations trophiques*. Université Aix-Marseille II, Thèse de Doctorat ès Sciences, 165 pp.
- HARMELIN-VIVIEN, M.L. (1982). — Ichtyofaune des herbiers de Posidonies du Parc National de Port-Cros : I. Composition et variations spatio-temporelles. *Trav. sci. Parc nation. Port-Cros*, 8 : 69-92.
- HARMELIN-VIVIEN M.L. (1983). — Etude comparative de l'ichtyofaune des herbiers de Phanérogames marines en milieu tropical et tempéré. *Rev. Ecol. (Terre Vie)*, 38 : 179-210.
- HARMELIN-VIVIEN, M.L. (1984). — Distribution quantitative des poissons herbivores dans les formations coralliennes. In *L'atoll de Tikehau : Premiers résultats. Notes et Doc. Océanographie, ORSTOM Tahiti*, 22 : 81-107.
- HARMELIN-VIVIEN, M.L. et BOUCHON-NAVARO, Y. (1981). — Trophic relationships among Chaetodontid fishes in the Gulf of Aqaba (Red Sea). *Proc 4th intern. Coral Reef Symp.*, 2 : 537-544.
- HARMELIN-VIVIEN, M.L. et HARMELIN, J.G. (1975). — Présentation d'une méthode d'évaluation *in situ* de la faune ichtyologique. *Trav. sci. Parc nation. Port-Cros*, 1 : 47-52.
- HARMELIN-VIVIEN, M.L., HARMELIN, J.G. et VACELET, J. (1977). — Etude de l'ichtyofaune de la zone de rejet d'eau chaude de la centrale électrique Martigues-Ponteau. *Téthys*, 8 : 111-114.
- HASTING, R.W. (1979). — The origin and seasonality of the fish fauna on a new jetty in the northeastern Gulf of Mexico. *Bull. Florida State Mus., Biol. Sci.*, 24 : 1-122.

- HAYNE, D.W. (1949). — An examination of the strip census method for estimating animal populations. *J. Wildl. Manag.*, 13 : 145-157.
- HOBSON, E.S. (1974). — Feeding relationships of Teleostean fishes on coral reefs in Kona, Hawaii. *Fish. Bull.*, 72 : 915-1031.
- JONES, R.S. et CHASE, J.A. (1975). — Community structure and distribution of fishes in an enclosed high island lagoon in Guam. *Micronesica*, 11 : 127-148.
- JONES, R.S. et THOMPSON, M.J. (1978). — Comparison of Florida reef fish assemblages using a rapid visual technique. *Bull. Mar. Sci.*, 28 : 159-172.
- KEAST, A. et HARKER, J. (1977). — Strip counts as means of determining densities and habitat utilization patterns in lake fishes. *Environ. Biol. Fish.*, 1 : 181-188.
- KIMMEL, J.J. (1983). — Compared results of some visual census methods for estimating fish abundance. In *The visual assessment of fish populations in the Southeastern United States, 1982 Workshop*. Barans, C.A. et Bortone, S.A. (Eds.), South Carolina Sea Grant Consortium, *Techn. Rep.*, 1 : 8.
- KOCK, R.L. (1982). — Patterns of abundance variation in reef fishes near an artificial reef at Guam. *Env. Biol. Fish.*, 7 : 121-136.
- LEFEBVRE, J.R., DUVAL, C., RAGAZZI, M. et DUCLERC, J. (1984). — *Récifs artificiels : Analyse bibliographique*. IFREMER, 247 pp.
- LEGENDRE, P., DALLIOT, S. et LEGENDRE, L. (in press). — Succession of species within a community : chronological clustering, with applications to marine and freshwater zooplankton. *Am. Nat.*, 125 :
- LEJEUNE, P. (1984). — *Etude écoéthologique des comportements reproducteurs et sociaux des Labridae méditerranéens des genres Symphodus Rafinesque, 1810 et Coris Lacépède, 1802*. Université de Liège, Belgique, Thèse de Doctorat ès Sciences, 231 pp.
- LEUM, L.L. et CHOAT, J.H. (1980). — Density and distribution patterns of the temperate marine fish *Cheilodactylus spectabilis* (Cheilodactylidae) in a reef environment. *Mar. Biol.*, 57 : 327-337.
- LUCKHURST, B.E. et LUCKHURST, K. (1978). — Analysis of the influence of substrate variables on coral reef fish communities. *Mar. Biol.*, 49 : 317-323.
- MOLLES, M.C., Jr. (1978). — Fish species diversity on model and natural reef patches : experimental insular biogeography. *Ecol. Monogr.*, 48 : 289-305.
- NEILL, S.R. (1967). — Observations on the behaviour of the grouper species *Epinephelus guaza* and *E. alexandrinus* (Serranidae). *Underwater Ass. Rep. 1966-1967, Malta* : 101-106.
- PARKER, P. (1983). — Diver-submersible reef fish observation comparisons. In *The visual assessment of fish populations in the Southeastern United States, 1982 Workshop*. Barans, C.A. et Bortone, S.A. (Eds.), South Carolina Sea Grant Consortium, *Techn. Rep.*, 1 : 19.
- PATTEN, B.G. (1981). — Observations of fish on and around an artificial reef in Puget Sound, Washington. *Northwest Sci.*, 55 : 136-144.
- RALPH, C.J. et SCOTT, J.M. (Eds.) (1981). — *Estimating numbers of terrestrial birds*. The Cooper Ornithological Society, *Studies in Avian Biology*, 6 : x et 630 pp.
- REESE, E.S. et LIGHTER, F.J. (Eds.) (1978). — *Contrasts in behavior*, Wiley-Interscience, New York, xi et 406 pp.
- RISK, M.J. (1972). — Fish diversity on a coral reef in the Virgin Islands. *Atoll Res. Bull.*, 153 : 1-7.
- ROBERTSON, D.R. et LASSIG, B. (1980). — Spatial distribution patterns and coexistence of a group of territorial damselfishes from the Great Barrier Reef. *Bull. Mar. Sci.*, 30 : 187-203.
- ROBERTS, C. (1983). — Reef diversity problem. Red Sea damselfish. *Intern. Soc. Reef Studies, Nice 1983*, Abstract : 285.
- RUSSELL, B.C. (1975). — The development and dynamics of a small artificial reef community. *Helgoländer wiss. Meeresunters.*, 27 : 298-312.
- RUSSELL, B.C. (1977). — Population and standing crop estimates for rocky reef fishes of North-Eastern New Zealand. *N. Z. J. Mar. Fresh. Res.*, 11 : 23-36.
- RUSSELL, B.C., TALBOT, F.H. et DOMM, S. (1974). — Patterns of colonisation of artificial reefs by coral reef fishes. *Proc. 2nd intern. Coral Reef Symp.*, 1 : 207-215.

- RUSSEL, B.C., TALBOT, F.H., ANDERSON, G.R.V. et GOLDMAN, B. (1978). — Collection and sampling of reef fishes. In *Handbook of coral reef research methods*. Stoddart, D.R. et Johannes, R.E. (Eds.), Paris, UNESCO, 329-345.
- RUSO, A.R. (1980). — Temporal changes in fish community diversity near a sewage ocean outfall, Mokapu, Oahu, Hawaii. *Environm. Survey Techn. Coastal water assessment, Conf. Proc.*, Sea Grant Cooperaive Rep. UNIHI, 155-173.
- SALE, P.F. (1974). — Mechanisms of co-existence in a guild of territorial fishes at Heron Island. *Proc. 2nd intern. Coral Reef Symp.*, 1 : 193-206.
- SALE, P.F. (1980). — The ecology of fishes on coral reefs. *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.*, 18 : 367-421.
- SALE, P.F. et SHARP, B.J. (1983). — Correction for bias in visual transect censuses of coral reef fishes. *Coral Reefs*, 2 : 37-42.
- SANDERSON, S.L. et SOLONSKY, A.C. (1980). — A comparison of two visual survey techniques for fish populations. *Pac. Sci.*, 34 : 337.
- SELOUDRE, P. (1984). — *Contribution à l'étude de l'ichtyofaune de la Réserve Marine de Banyuls-Cerbère par comptage en scaphandre autonome*. Université des Sciences et Techniques du Languedoc, DEA Ecologie, 38 pp.
- SHIPP, B. (1983). — Methods of estimating populations of diminutive deep water reef fish species by use of a research submersible. In *The visual assessment of fish populations of the Southeastern United States, 1982 Workshop*. Barans, C.A. et Bortone, S.A. (Eds.), South Carolina Sea Grant Consortium. *Techn. Rep.*, 1 : 4.
- SMITH, C.L. et TYLER, J.C. (1973). — Direct observations of resource sharing in coral reef fish. *Helgoländer wiss. Meeresunters.*, 24 : 264-275.
- SMITH, G.B., HENSLEY, D.A. et MATHEWS, H.H. (1979). — Comparative efficacy of artificial and natural Gulf of Mexico reefs as fish attractants. *Fla. Mar. Res. Publ.*, 35 : 1-7.
- STONE, R.B., PRATT, H.L., PARKER, R.O. jr. et DAVIS, G.E. (1979). — A comparison of fish populations on an artificial and natural reef in the Florida Keys. *Mar. Fish. Rev.*, 41 : 1-11.
- TALBOT, F.H. et GOLDMAN, B. (1972). — A preliminary report on the diversity and feeding relationships of the reef fishes at One Tree Island, Great Barrier Reef. *Proc. Symp. Corals and Coral Reefs 1969, J. Mar. Biol. Assoc. India* : 425-444.
- THOMPSON, M.J. (1983). — Utilization of remotely operated vehicles (ROVS) for fish population assessment : Analysis techniques. In *The visual assessment of fish populations in the Southeastern United States, 1982 Workshop*. Barans, C.A. et Bortone, S.A. (Eds.), South Carolina Sea Grant Consortium, *Techn. Rep.*, 1 : 35.
- THOMPSON, M.J. et SCHMIDT, T.W. (1977). — Validation of the species/time random count technique sampling fish assemblages. *Proc. 3rd intern. Coral Reef Symp.*, 1 : 283-288.
- TYLER, B. (1983). — Visual censuses of commercial reef fish from a submersible on the Florida Middle Grounds. In *The visual assessment of fish populations in the Southeastern United States, 1982 Workshop*. Barans, C.A. et Bortone, S.A. (Eds.), South Carolina Sea Grant Consortium, *Techn. Rep.* 1 : 9.
- WALTON, J. (1982). — The effects of an artificial reef on resident flatfish populations. *Mar. Fish. Rev.*, 44 : 45-48.
- WERNER, E.E., HALL, D.J., LAUGHLIN, D.R., WAGNER, D.J., WILSMANN, L.A. et FUNK, F.C. (1977). — Habitat partitioning in a freshwater fish community. *J. Fish. Res. Board. Can.*, 34 : 360-370.
- WILLIAMS, D. Mc B. (1983). — Daily, monthly and yearly variability in recruitment of a guild of coral reef fishes. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 10 : 231-237.
- WILLIAMS, D. Mc B. et SALE, P.F. (1981). — Spatial and temporal patterns of recruitment of juvenile coral reef fishes to coral habitats within « One Tree Lagoon », Great Barrier Reef. *Mar Biol.*, 65 : 245-253.