

Rythmes saisonniers et composantes stationnelles en milieu aquatique

II. Prise en compte et élimination d'effets dans un tableau faunistique

S. Dolédec et D. Chessel

Laboratoire d'Ecologie des Eaux Douces, U.R.A.-C.N.R.S. n° 367, Université Claude-Bernard-

Lyon-1,43, boulevard du 11-Novembre-1918, 69622 Villeurbanne Cedex

RÉSUMÉ

L'analyse de la faune des écosystèmes aquatiques par station comme celle des communautés végétales par placettes permanentes conduit à la description des cubes de données espaces-stations-dates.

Il y a cinq stratégies principales d'analyse, respectivement appelées analyses séparées, mélangées, conditionnelles, groupées et couplées. La note montre comment l'analyse des correspondances inter-classes et intra-classes joue un rôle central dans cet ensemble de choix méthodologiques. La procédure est décrite en termes pratiques et les principales propriétés sont illustrées par le traitement d'un tableau de prélèvements de macro-faune benthique réalisées en six stations à sept reprises de 1982 à 1983 sur le cours inférieur de l'Ardèche.

Dans cet écosystème méditerranéen fortement instable, la part prise par la typologie saisonnière est prépondérante. L'évolution annuel-aval des variations saisonnières du contenu faunistique apparaît associée aux variations de température. La typologie spatiale commune est sous l'influence de la diversité des habitats, de la vitesse du courant, et de la succession annuel-aval des stations. Le régime hydrologique induit une homogénéisation du contenu faunistique pendant les saisons. Celui-ci se structure pendant les périodes de basses eaux de façon différente en été et en hiver.

L'ensemble des quatre analyses inter-dates et intra-dates, inter-stations et intra-stations forme un outil cohérent au plan mathématique, simple d'emploi et remarquablement adapté à la problématique de la séparation des effets saisonniers et des effets environnementaux sur un corrigé: floro-faunistique.

MOTS-CLÉS: structures spatio-temporelles, macro-invertébrés benthiques, écosystèmes lotiques, analyse des Correspondances, intra-classes, inter-classes.

ABSTRACT

The study of the distribution of aquatic macroinvertebrate communities, as well as the study of vegetation dynamics by permanent quadrats, involves the description of tri-dimensional data matrices.

Five analytical strategies, respectively called separate, mixed, conditional, between-group and connected analyses are possible. This paper demonstrates how within-class and between-class correspondence analysis is in the centre of all these methodological options. The method is described from a practical point of view and the main properties are illustrated using the benthic macroinvertebrate fauna sampled seven times during 1982-1983 in six stations, on the Lower Ardèche River.

In this mediterranean unstable ecosystem, the seasonal typology is strong. The downstream succession of the seasonal variations in the aquatic fauna is connected with the thermal variations of the water. The common spatial typology is influenced by habitat diversity and current velocity, and the downstream succession of the sampling stations. Floods homogenize the fauna between stations. During low water the fauna structure is different in winter and summer.

The four analyses between-dates and within-dates, between-stations and within-stations make a coherent mathematical tool, which is easy to use and well suited to distinguish between seasonal and environmental effects within floristic and faunistic data.

KEY-WORDS: spatial and temporal structures, benthic macroinvertebrate communities, lotic ecosystems, correspondence analysis, within-class, between-class.

INTRODUCTION

« La nature vivante est essentiellement dynamique » et l'analyse des changements dans un écosystème qu'ils soient autogènes ou alloïgènes, aléatoires, périodiques ou tendanciels, persistants ou non, réversibles ou non, à court, moyen ou long terme, naturels ou anthropiques est au centre de bon nombre d'observations écologiques (Siros, 1980).

En phytocéologie, « les observations diachroniques des groupements végétaux sur des placettes permanentes sont une base irremplaçable pour l'étude de la cinématique des groupements végétaux » (Godron, 1981) et forment le cadre expérimental des approches théoriques de l'évolution des phytocénoses (Austin, 1981). En hydrobiologie, la plupart des données de terrain sont référencées à une date d'échantillonnage et une station de prélèvements.

Dans les deux cas la question de l'analyse des ensembles tridimensionnels (espèces × stations × dates) a été posée et a reçu de très nombreuses solutions en fonction des objectifs poursuivis. Williams et Stephenson (1973) distinguent trois solutions. La première est celle des analyses séparées qui conduit au besoin d'une méthode de synthèse. La seconde consiste en l'analyse mélangée qui nécessite une méthode de séparation des effets spatiaux et temporels. La troisième solution proposée par ces auteurs est celle de l'analyse conditionnelle obtenue par élimination d'un des deux effets. On peut actuellement distinguer deux autres stratégies. La première est celle des analyses groupées obtenues en accumulant l'information de plusieurs tableaux en un seul, et la seconde, la plus récente, est celle des analyses couplées où les contraintes spatiales et temporelles sont de véritables covariables (fig. 1).

Le but de cette note est de montrer comment les analyses factorielles des correspondances (AFC) inter-classes et intra-classes, introduite par Foucault (1978) et par Benzécri (voir Benzécri & Benzécri, 1986) et son école pour résoudre des problèmes similaires sur les données socio-économiques, est au centre des interactions entre les méthodes précédées. Une première partie fait une analyse des cinq stratégies énoncées, une seconde partie indique comment faire une AFC inter-ou intra-classes par simple modification du tableau d'entrée et les conséquences concrètes qui en découlent, et la troisième partie est une illustration concernant la macro-faune benthique réalisée à sept reprises en six stations sur le cours inférieur de l'Ardèche.

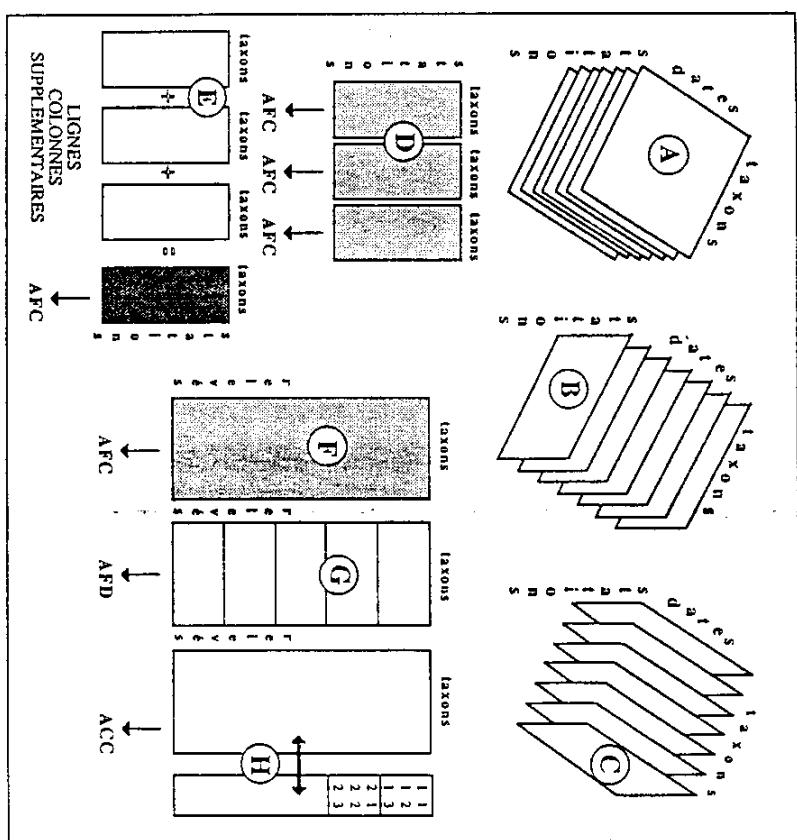


FIG. 1. — Décomposition d'un cube de données suivant: A, les stations; B, les dates et C, les taxaons.

Les cinq stratégies en œuvre dans les données phytocoologiques et hydrobiologiques: D, Analyses séparées; E, Analyse groupée; F, Analyse mélangées; G, Analyse conditionnelle et H, Analyse couplée.

1. CINQ STRATÉGIES D'ANALYSE DES STRUCTURES SPATIO-TEMPORELLES

1.1. ANALYSES SÉPARÉES

Pour comparer deux ou plusieurs tableaux relevés-espèces portant sur les mêmes individus (stations ou placettes permanentes), l'analyse séparée de chacun des tableaux a deux avantages et un inconvénient. Le premier avantage est qu'absentation est faite des évolutions mineures ou très importantes qui peuvent exister entre les corrélations florofaunistiques en jeu. Le second est l'affirmation claire qu'on cherchera à comparer des structures et non des contenus. L'inconvénient qui y est associé est qu'après avoir résumé les structures de chacun des tableaux, il est

encore difficile de les comparer. Cuip & Davies (1980) utilisent l'ordination polaire, l'analyse des correspondances et la classification des relevés sur des tableaux séparés par dates d'échantillonnage. Ces techniques autorisent les mêmes auteurs (Cuip & Davies, 1982) à observer l'évolution temporelle de l'intensité de la zonation d'un réseau de rivière, et en particulier, une diminution de cette intensité au moment des crues printanières. Miller & Pratt (1984) utilisent des classifications sur les stations et sur les stations par mois d'échantillonnage. Brooker & Morris (1980) obtiennent de la même façon des séries de dendrogrammes par saisons et par années; mais les essais de synthèse sont discutés. Cette synthèse s'appuie sur une analyse groupée adjointe aux analyses séparées par dates dans l'étude de Gonzalez del Tanago & Garcia de Jalon (1981). La stratégie des analyses séparées est encore enrichie par Furse *et al.* (1984) qui sépare les analyses par stations et par groupes taxonomiques. On en arrive alors à comparer des structures inter-stationnelles sur des corrélations faunistiques totalement disjointes. La séparation des tableaux est dans tous les cas une élimination des effets saisonniers. On y chercherait plutôt une typologie moyenne. Par contre dans l'analyse des successions végétales on recherche une évolution temporelle de la typologie; la synthèse est alors essentielle. Van Hulst (1978) souligne les difficultés théoriques d'une telle approche. Une classification par année conduit dans Noordvink-Puuk *et al.* (1979) à la notion de graphe de transition où l'on suit le passage des stations permanentes d'un groupe de relevés de l'année (t) à un groupe de relevés de l'année ($t+1$).

Pearson (1980) donne des séries de cartes factorielles (positionnement multiple) interprétées par une classification associée: une analyse mélangée enrichit la discussion. La synthèse des classifications est au cœur des travaux de Swan & Dix (1966) (corrélation entre distances sur deux ordinations), Lonipo (1974) (introduction de graphes de transition), van der Maarel (1978) (comparaison de cartes), Uster (1981) (introduction des modèles markoviens). Lorsque le temps est perçu à l'échelle géologique, on doit alors traiter des séries spectaculaires de cartes de répartition (Webb, 1987). Les analyses séparées apparaissent comme une première approche pour une ordination simultanée de plusieurs tableaux sur laquelle nous reviendrons dans le paragraphe analyses conditionnelles.

1.2. ANALYSES MÉLANGEES

Dans cette seconde stratégie, les prélèvements successifs obtenus dans les différents sites d'échantillonnage forment un tableau unique relevés-espèces. Nous dirons que l'analyse est mélangée si elle ne tient compte *a priori* d'aucune structure expérimentale. On reporte en général sur les cartes factorielles ces indications extérieures pour retrouver les effets temps et espace dans l'ordination totale. L'AFC utilisée par Perrin & Roux (1978) donne un résultat caractéristique de telles études sur la macro-faune benthique: les effets saisonniers l'emportent sur les effets stationnels. L'encadre *et al.* (1984) étendent cette stratégie à l'analyse canonique du couple (faune \times milieu): un facteur est consacré à séparer les stations, le second à décrire l'évolution différente de chacune des stations. Dakki (1986) trouve une remarquable confusion des facteurs altitude de la station et saison d'échantillonnage qu'il relate à un gradient de température. Townsend *et al.* (1987), à partir d'une analyse des correspondances dépendantes (détrenté canonical correspondence analysis) montre la permanence d'une typologie stationnelle. Le grand avantage de cette stratégie est donc de laisser apparaître les effets principaux (temps ou station).

C'est aussi un inconvénient, qui conduit VINCENT (1983) et VINCENT *et al.* (1983) à chercher à séparer ces effets (voir le paragraphe « analyses conditionnelles »). En phytocologie, le mélange d'effet est le cas le plus fréquent. C'est AUSTIN (1977) qui en ce domaine, comme en bien d'autres, ouvre la voie et donne les premières trajectoires sur cartes factorielles (Analyse en Composantes Principales, ACP). Il est suivi par van der Marel (1980), van der Marel *et al.* (1985), van Hecke *et al.* (1981), Austin *et al.* (1981), ZHANG (1983) (detrended canonical correspondence analysis), CASADO *et al.* (1985), GUSON & HUNNELL (1987). La diversité des figures obtenues est assez fascinante et témoigne globalement d'une grande plasticité du mélange des rôles du milieu (ordination inter-stationnelle) et de la dynamique végétale (ordination inter-dates); ce mélange intervient sur l'ordre de prise en compte, sur l'intensité relative des phénomènes, et sur leur interaction (convergence ou divergence ou variations multi-directionnelles des évolutions conditionnées par les types de milieu ou de traitement; GUNNLAUGSSDOTTIR, 1985). Un des facteurs peut apparaître alors comme une perturbation de l'expression de l'autre, perturbation qui peut aller jusqu'à une occultation presque totale. Là encore, on retrouve le besoin d'une ordination avec élimination d'effet.

1.3. ANALYSES CONDITIONNELLES

Pour ordonner plusieurs tableaux séparément et simultanément des solutions issues d'un même principe sont proposées par WILLIAMS & STEPHENSON (1973) pour éliminer l'effet temporel, ce qui est une question typiquement hydrobiologique et par SWAINE & GREIG-SMITH (1980) pour éliminer l'effet saisonnier, ce qui est une question proprement phytocologique. Les premiers proposent de recréer les tableaux d'abondance (par dates ou par stations) et d'utiliser une classification. Les seconds proposent de calculer une somme de matrices de corrélation inter-espèces par stations et de faire l'ACP du résultat. En apparence distincts, ces choix sont très voisins sur le fond. Ils ont été explicités par DOLÉDEC & CHESSEL (1987), THIOLLOUZE & CHESSEL (1987) et rejetés par CENTOFANTI *et al.* (1989). Nous donnons dans cette note une explication de cette pratique en analyse des correspondances.

1.4. ANALYSES GROUPEES

Pour éliminer l'effet saisonnier, une autre direction possible est celle du regroupement des tableaux obtenus à différentes dates. Dans notre premier article (DOLÉDEC & CHESSEL, 1987), nous avons montré comment s'articulait cette opération avec la stratégie précédente. Nous avons commis une erreur de taille en oubliant de mentionner la possibilité de projeter en individus supplémentaires les relevés dont on fait la moyenne après l'ACP du tableau des moyennes. Si il n'y a pas d'interactions espace-temps, l'ACP inter-dates et l'ACP intra-stations sont alors de qualité très semblable. Il nous semble que cet oubli est très général en dehors des travaux propres à l'école de Benzécri.

Le regroupement des tableaux a été introduit en phytocologie dans un cas particulier par FEOLI & ORLOCI (1979) et discuté par ORLOCI (1981). Dans le cas particulier des notations en présence-absence, si on additionne la présence d'un taxon dans tous les relevés à une date donnée on obtient sa fréquence. Ces auteurs proposent de faire sur le tableau obtenu l'Analyse de la Concentration (AOC) qui n'est rien d'autre que l'ACP. L'AOC d'Orloci est donc un cas particulier de l'ACP inter-classes ici discuté. L'opération de regroupement des tableaux a été mise en œuvre par GONZALEZ DEL TANAGO & GARCIA DE JALON (1981) en faisant la somme des fréquences des espèces dans les tableaux mensuels, le tableau des sommes étant soumis à une AFC et à une classification. Il s'agit exactement d'une AFC inter-classes et cette pratique est optimale. On montre ici qu'elle gagne à s'accompagner de la pratique des individus supplémentaires et qu'elle est complémentaire de l'ACP intra-classes associée. Le regroupement par addition de tableaux est en outre utilisé par DAKKI (1985) qui préfère remplacer la somme par l'abondance maximale enregistrée pour les différentes dates pour une espèce donnée et dans une station donnée. Si l'argument biologique apparaît pertinent, la complémentarité de l'ACP inter-dates et de l'ACP intra-dates nous semble être un argument de poids en faveur de la première solution. Après regroupement NORRIS *et al.* (1982) font une ACP et, comme PEARSON & JONES (1984), utilisent des classifications sur les tableaux groupés. Dans tous les cas, l'effet recherché est une élimination de l'effet saisonnier qui nous conduit à articuler cette stratégie avec la précédente.

1.5. ANALYSES COUPLÉES

En effet, dans le tableau mélangé, si les espèces sont en colonnes et qu'on juxtapose verticalement les groupes de relevés par dates ou par stations, on obtient un tableau d'analyse discriminante. La discrimination inter-dates (groupe de stations) est une élimination de l'effet stationnel, la discrimination inter-stations (groupe de dates) est une élimination de l'effet saisonnier. Ce second cas a été utilisé par VINCENT et al. (1983) et le premier par MATTHEWS (1979). Mais dans l'étude de MATTHEWS, on connaît l'âge des relevés (après déglaciation) et donc l'analyse discriminante est utilisée aussi bien dans une étude diachronique que synchronique (voir perspectives).

L'analyse discriminante parce qu'elle génère des combinaisons de variances unité, maximise la variance inter-groupe ou minimise la variance intra-groupe. Elle est donc simultanément une analyse groupée et une analyse conditionnelle. Cette propriété impose un nombre limité de variables et interdit l'analyse sur les grands cortèges florofaunistiques. Ceci explique son usage limité généralement aux variables de milieu.

2. CORRESPONDANCES SIMPLES, INTER-CLASSES, INTRA-CLASSES

L'analyse des correspondances inter- et intra-classes est simple à mettre en œuvre. Comme l'ACP inter- et intra-classes, elle utilise un programme standard et une modification du tableau d'entrée. Les notations sont strictement celles de GREENACRE (1984).

N est un tableau à r lignes (rélevés) et c taxons (colonnes) de terme général n_{ij} . n_i^+ est la somme marginale de la ligne i , n_i^- est la somme marginale de la colonne j , $n_{..}$ est la somme de toutes les valeurs du tableau. L'AFC de N donne un triplet (F, G, D) où F est le tableau des coordonnées principales (ou factorielles) des lignes, G celui des coordonnées principales des colonnes et $D_{..}$ la matrice diagonale des valeurs propres (GREENACRE, *op. cit.*, § IV). Les relevés (au nombre de r) sont rangés en b blocs comptant respectivement r_1, \dots, r_b relevés. Pour $1 \leq i \leq r$, on note $b(i)$ le bloc auquel appartient le relevé i ; l'assertion $b(i) = k$ signifie que le relevé i ($1 \leq i \leq r$) est placé dans le bloc k ($1 \leq k \leq b$).

L'addition pure et simple de toutes les lignes associées au même bloc définit un tableau N^+ qui compte b lignes (blocs) et c colonnes (espèces) de terme général :

$$n_{kj}^+ = \sum_{i: b(i)=k} n_{ij}$$

dont les sommes marginales par colonnes et par lignes sont :

$$n_{..}^+ = \sum_{j=1}^c n_{kj}^+$$

la somme totale restant inchangée, soit :

$$n_{..}^+ = n_{..}$$

L'AFC inter-groupes est par définition l'AFC ordinaire de N^+ accompagnée de la projection en individus supplémentaires de toutes les lignes de N (GREENACRE, *op. cit.*, § VII. 1) (voir FOUCAUT, 1978; CAZES, 1982). L'AFC de N^+ donne un triplet $(F^+, G^+, D_{..}^+)$ et on note F^+ le tableau associé des coordonnées des individus supplémentaires.

A l'analyse de N^+ on peut associer l'analyse de N^- qui possède r lignes et c colonnes de terme général (BENZÉCRI, 1983, § I.2) :

$$n_{ij}^- = n_{ij} - n_{b(i)j}^+ n_{b(i)j}^+ / n_{b(i)0}^+ + n_{i..} n_{..j} / n_{..}$$

L'AFC intra-groupes est par définition l'AFC ordinaire de N^- qui donne un triplet $(F^-, G^-, D_{..}^-)$. Les marges du tableau N^- sont :

$$n_i^- = \sum_{j=1}^c n_{ij}^- = n_{i..}$$

$$n_j^- = \sum_{i=1}^r n_{ij}^- = n_{..j}$$

et la somme totale reste inchangée, soit :

$$n_{..}^- = n_{..}$$

Cette procédure est essentiellement destinée à permettre l'utilisation d'un programme ordinaire mais cache en fait l'opération théorique de fond laquelle relève de considérations algébriques qui n'ont pas leur place ici (voir BENZÉCRI, *op. cit.*, ESCOFFIER & DROUET, 1983; GREENACRE, 1984, § VII. 5; SABATIER, 1987, p. 153-157; CAZES et al., 1988; YOCOZ, 1988, p. 168-175). Il faut cependant savoir que ces modifications sont strictement les versions AFC des opérations de centrage ou de projection décrite en ACP dans DOLÉDEC & CHESSEL (1987).

Pour l'utilisateur, il est de plus utile de connaître les propriétés suivantes. Si I_t est l'inertie totale de l'AFC de N , I_t^+ celle de N^+ et I_t^- celle de N^- alors :

$$I_t = I_t^+ + I_t^-$$

ceci en prenant la précaution d'enlever de l'inertie totale la première valeur propre λ_0 qui vaut toujours l'unité. La part prise dans la structure de N par l'effet groupe est donc directement accessible. De plus $\lambda_k \geq \lambda_{k+}^+$ et $\lambda_k \geq \lambda_{k-}^-$ pour tout k et la comparaison des suites de valeurs propres des trois analyses est toujours intéressante. Les coordonnées factorielles des colonnes (espèces) respectivement dans G , G^+ et G^- sont centrées (pour la pondération marginale) et de variances respectives $\lambda_{..}^+$, $\lambda_{..}^+$ et $\lambda_{..}^-$. On peut leur préférer les coordonnées normées ou coordonnées standard (GREENACRE, *op. cit.*, p. 93) de variance égale à 1 qui sont respectivement dans $GD_{\lambda_{..}^{1/2}}^+, GD_{\lambda_{..}^{1/2}}^-, G^+ D_{\lambda_{..}^{1/2}}^+, G^- D_{\lambda_{..}^{1/2}}^-$.

Les coordonnées factorielles des lignes (rélevés) respectivement dans F , F^+ et F^- sont centrées (pour la pondération marginale), de variances respectives $\lambda_{..}^+$, $\lambda_{..}^+$ et $\lambda_{..}^-$ mais dans le second cas elles sont associées aux groupes et dans le troisième cas elles sont également centrées par blocs. Dans tous les cas, à une dilatation près, les relevés sont aux centres de gravité des espèces qui s'y trouvent, mais l'analyse de N maximise la dispersion totale, l'analyse de N^+ maximise la dispersion des centres de gravité des groupes et l'analyse de N^- maximise la moyenne de la dispersion à l'intérieur de chaque groupe. L'AFC de N est donc une analyse mélangée où peuvent se confondre variabilité inter- et intra-, l'AFC de N^+ est une analyse analyse groupée et l'AFC de N^- est une analyse conditionnelle (élimination de l'effet bloc) ou une analyse séparée simultanée.

De nombreuses aides à l'interprétation sont possibles. Nous en citerons une forte utile concernant l'analyse intra-. Pour l'axe p de l'analyse de N^- la variance totale de la coordonnée factorielle, λ_{pp} se décompose simplement en :

$$\lambda_{pp} = \sum_{k=1}^b (n_{k+}^+ / n_{..}) v_k$$

où v_k est la variance des coordonnées factorielles sur l'axe p des individus du groupe k . La moyenne pondérée des v_k égale la valeur propre. La quantité figurant dans la somme divisée par λ_{pp} est alors la contribution absolue du groupe à l'inertie associée à l'axe p . Elle caractérise l'hétérogénéité du groupe k sur l'axe p et peut permettre de discuter de l'évolution temporelle de la typologie spatiale (intra-dates) ou de la répartition spatiale de l'intensité du rythme saisonnier (intra-stations).

Dans le cas de deux partitions (espace et temps), que le plan soit complet ou non (c'est-à-dire si il manque une ou plusieurs stations à une ou plusieurs dates) on doit donc considérer les cinq analyses (*respectivement mélangée ou simple, inter-dates ou groupée par dates, intra-dates, inter-stations ou groupée par station et intra-stations*). Les diverses propriétés énoncées font de l'ensemble un outil au cœur des diverses problématiques énoncées en première partie. Une illustration complète fait l'objet de la troisième partie.

3. RÉSULTATS : EXEMPLE DE LA MACRO-FAUNE BENTHIQUE DE L'ARDÈCHE SUR SON COURS INFÉRIEUR

3.1. PRÉSENTATION DU MILIEU

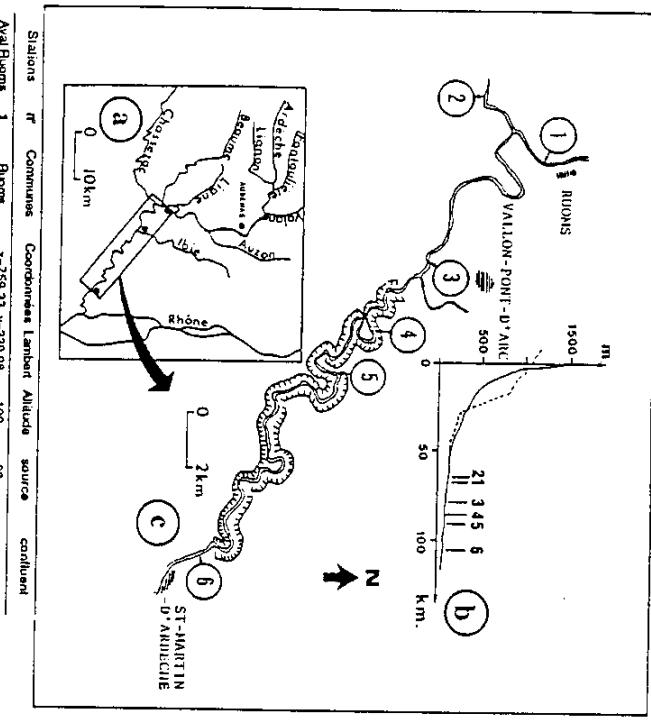
C'est dans le cadre du suivi hydrobiologique réalisé de 1982 à 1984 qu'a été entreprise l'étude faunistique du cours inférieur de l'Ardèche (DOLÉDEC, 1986). La présentation du milieu a déjà fait l'objet de commentaires (DOLÉDEC, 1988) et nous reprendons ici l'ensemble des caractéristiques topographiques de la zone d'étude (fig. 2a, b et c).

L'Ardèche en tant qu'affluent cévenol du Rhône est soumise à un régime hydrologique caractérisé par des crues importantes en novembre et un étiage pouvant se prolonger de mai à octobre (fig. 2d). L'examen des hydrographies mensuelles permet d'analyser les caractéristiques hydrologiques fondamentalement différentes entre les années 1982 et 1983 (fig. 2e). En 1982 le mois de novembre est largement excédentaire par rapport à la période de référence (1955-1983) tandis que les périodes hivernale et printanière sont déficitaires. En revanche, en 1983 les mois d'avril et mai sont excédentaires.

3.2. PLAN D'EXPÉRIENCE

Les stations 1, 2 et 3 ont été visitées à six reprises (19 juillet 1982; 9 août 1982; 16 novembre 1982; 7 février 1983; 13 avril 1983; 6 juillet 1983). Les stations 4, 5 et 6 ont été visitées à sept reprises (échantillonnage supplémentaire le 14 septembre 1983). A chaque date les prélèvements de macro-faune benthique sont constitués de six échantillons récoltés au filet de type Surber (surface de prélèvement : 0,1 m²). Sept groupes systématiques sont considérés (Mollusques, Odonates, Piecoptères, Epheméroptères, Coléoptères, Trichoptères, Diptères) (tableau 1).

A partir du tableau faunistique tri-dimensionnel ainsi construit (6 stations × 70 espèces × 7 dates), on peut élaborer une série d'analyses en fonction du plan d'expérience espace-temps fixant deux types d'objectifs expérimentaux : (1) l'élimination d'un effet temporel ou spatial consiste en l'analyse des sous-tableaux (7 pour l'intra-dates et 6 pour l'intra-stations) issus des partitions intra-imposées au 39 colonnes du tableau. (2) la prise en compte d'un effet temporel ou spatial consiste en l'analyse des tableaux respectivement (7 classes × 70 taxons) ou (6 classes × 70 taxons) obtenus par sommation des 7 sous-tableaux dates ou des 6 sous-tableaux stations.



Stations	n°	Communes	Coordonnées Lambert	Altitude	source	confluent
Avall Rhône	1	Rhône	x759,33 y239,98	100	60	
Avall Ruoms	2	St. Alphon-S.	x756,47 y237,21	99	2	
Avall Vaison	3	Vaison-la-Rome	x763,85 y234,90	80	73	
Chamelet	4		x761,08 y233,98	70	78	
Gaud	5	St-Rambert	x768,75 y231,98	67	84	
Sauze	6	St-Martin-d'A.	x776,78 y225,63	47	100	

FIG. 2. — Caractéristiques topographiques et hydrologiques

du cours inférieur de l'Ardèche. (a) Localisation du site d'échantillonnage sur le bassin versant de l'Ardèche.

(b) Profil longitudinal de l'Ardèche (—) et du Chassezac (---). (c) Empilement des six stations d'étude d'échantillonnage sur le bassin versant de l'Ardèche.

(d) Débits moyens journaliers à Saint-Martin-d'Ardèche, de juillet 1982 à septembre 1983. (e) Hydrographie à Saint-Martin-d'Ardèche, de juillet 1982 à décembre 1983 (période de référence 1955-1983).

Code	Taxons	groupe	taxon	Trichoptères	groupe	taxon
Mollusques						
<i>Theodoxus fluviatilis</i>	1	1		<i>Rhyacophila dorsalis</i>	6	1
<i>Valvata sp.</i>	1	2		<i>Orthotrichia (angustella)</i>	6	2
<i>Ancylus fluviatilis</i>	1	3		<i>Hydropsyche (sparsa)</i>	6	3
<i>Lymnaeidae</i>	1			<i>Chaumatopsyche lepida</i>	6	4
<i>Sphaeriidae</i>	1	5		<i>Hydropsyche stitata</i>	6	5
Odontales				<i>Hydropsyche pallicula</i>	6	6
<i>Compsus vulgarissimus</i>	1	2		<i>Hydropsyche exocellata</i>	6	7
<i>Onthophagomorphus forcipatus</i>	2	1		<i>Hydropsyche (stata 1)</i>	6	8
<i>Onthophagomorphus uncinatus</i>	2	2		<i>Chinamata marginata</i>	6	9
Plecoptères				<i>Polycentropus flavomaculatus</i>	6	A
<i>Taeniopteryx sp.</i>	3	1		<i>Psychomyia pusilla</i>	6	B
<i>Protoneurius sp.</i>	3	2		<i>Ecnomus (benellus + deceptor,</i>	6	C
<i>Nemoura sp.</i>	3	3		<i>Abrispedes sp.</i>	6	D
<i>Euleuctra geniculata</i>	3	4		<i>Oncocles (lesiacea)</i>	6	E
<i>Leuctra fusca</i>	3	5		<i>Ceraclea annulicornis</i>	6	F
<i>Isoperla sp.</i>	3	6		<i>Scelodes argenipunctellus</i>	6	G
Diptères				<i>Blaptraria fasciata</i>	7	H
<i>Ephydron virgo</i>	4	1		<i>Tipulidae</i>	7	1
<i>Oligoneuriella menana</i>	4	2		<i>Simuliidae</i>	7	2
<i>Ecdyonurus sp.</i>	4	3		<i>Chironomidae (n)</i>	7	3
<i>Rhytidopelta sp.</i>	4	4		<i>Tanypodidae</i>	7	4
<i>Caenis lucutosa</i>	4	5		<i>Orthocladiinae</i>	7	5
<i>Baetis lutea</i>	4	6		<i>Chironomus (hunni)</i>	7	6
<i>Baetis fuscatus</i>	4	7		<i>Chironomini</i>	7	7
<i>Procloeon bilatum</i>	4	8		<i>Tanytarsini</i>	7	8
<i>Ephemera lata</i>	4	9		<i>Ceratopogonidae</i>	7	9
<i>Choroterpes picteti</i>	4	A		<i>Hematomidae</i>	7	A
Coléoptères				<i>Wiedemannia sp.</i>	7	B
<i>Brachinus minutissimus</i>	5	1		<i>Archopsp. crassipes</i>	7	C
<i>Dylops sp.</i>	5	2				D
<i>Stenelmis canaliculata (1)</i>	5	3				
<i>Stenelmis canaliculata (a)</i>	5	4				
<i>Elmis maugeri (1)</i>	5	5				
<i>Elmis maugeri (a)</i>	5	6				
<i>Esolus sp. (1)</i>	5	7				
<i>Esolus parallelepipedus (a)</i>	5	8				
<i>Limnius pygmaeus (a)</i>	5	9				
<i>Limnius volckmari (1)</i>	5	A				
<i>Limnius volckmari (a)</i>	5	B				
<i>Limnius opacus (1)</i>	5	C				
<i>Limnius opacus (a)</i>	5	D				
<i>Oulimnius trogloides (1)</i>	5	E				
<i>Oulimnius trogloides (a)</i>	5	F				
<i>Hydroscapha granulata</i>	5	G				
			code stations			
					code dates	
					Jui-82	1
					Aoù-82	2
					Nov-82	3
					Fév-83	4
					Avr-83	5
					Jui-83	6
					Sep-83	7

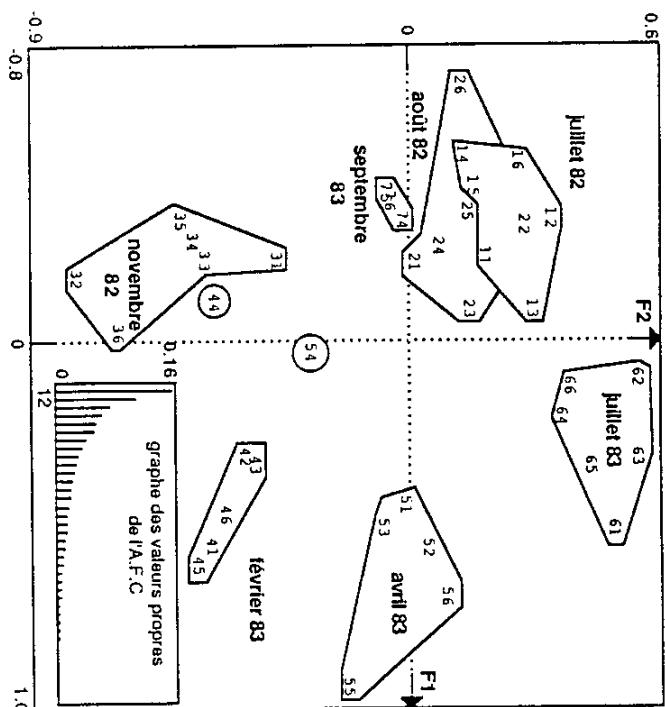


FIG. 3. — Plan factoriel 1-2 (télévés) de l'AFC du tableau (39 relevés, 70 taxons). L'AFC décrit la succession chronologique des relevés à travers les rythmes saisonniers des taxons.

3.3. ANALYSE DE BASE (fig. 3)

L'AFFC du tableau brut, qui est une analyse mélangée, donne une structure saisonnière liée essentiellement aux variations de température et de luminosité qui sont les principaux facteurs régulateurs des rythmes biologiques des espèces considérées. De ce point de vue, la variation inter-annuelle est mise en évidence par les différences entre les deux échantillonnages d'été (juillet 1982 et juillet 1983). On observe une rotation saisonnière des campagnes de prélèvements sans structuration spatiale nette excepté en février et avril où la station 4 est particularisée par rapport aux autres stations. Bien qu'il y ait prépondérance de l'effet temps sur l'effet espace, l'information spatio-temporelle est donnée par les deux axes de l'analyse, ce phénomène est classique en hydrobiologie (voir par exemple PRAKIN & ROUX, 1978). On peut ensuite à l'aide de l'analyse spécifique dresser une typologie faunistique répondant à cette succession spatio-temporelle indiquant les traits caractéristiques des saisons ainsi identifiées (DOUÉDEC, sous presse).

A partir de cette analyse de base on peut ensuite chercher à expliciter les contraintes spatiales et temporelles en œuvre au sein des communautés aquatiques considérées.

3.4. ÉLIMINATION DE L'EFFET DATE (AFC intra-classes)

Avec une partition du tableau faunistique suivant les dates on obtient une collection des structures stationnelles enregistrées à chaque date. Trois types de structures typologiques se succèdent à l'examen du plan factoriel 1-2 (fig. 4 b) : (1) une structure estivale commune aux relevés de juillet 1982, août 1982 et juillet 1983, où les stations amont (1 et 3) et gorges (4 et 5) de l'Ardèche se distinguent des stations Chassezac (2) et aval Ardèche (6), (2) une structure hivernale printanière, séparant la station 4 de l'ensemble des autres stations, commune aux relevés de février et avril 1983 et (3) une typologie de crue sans structure stationnelle individualisée. Les structures spatiales estivales et hivernales correspondent à deux typologies de période de basses eaux que l'on peut opposer à la structure de crue de novembre 1982 où l'on observe une homogénéisation du contenu faunistique entre les stations.

Les stations 2 et 6 à large lit de crue sont très exposées aux variations de débit. A l'étrage, ce sont des stations de type léninique et elles abritent plus particulièrement *Bidessus minutissimus*, *Procloeon bifidum* et *Charaterpes picteti*. La station 4, qui présente une abondante ripisylve, est riche et diversifiée en habitats aquatiques. Les Trichoptères *Leptoperidae* (*Oecetis sp.*, *Ceraclea dissimilis*, *C. annulicornis*...) et Odonates (*Onychogomphus forcipatus*, *O. uncatus*) signalant une granulométrie plus fine y sont plus abondants, tandis que les Éphéméroptères, plus pétricoles à l'exception de *E. virgo*, y sont légèrement moins abondants que dans les autres stations sur l'Ardèche (fig. 5 a). La distinction entre stations 1-4 (amont) et 3-5 se fait par les Coléoptères, les premières abritant, outre le contenu ubiquiste d'Elmidae, des espèces telles que *Stenelmis canaliculata*, *Elmis mauguetii* et *Limnius volkmari* de niveau typologique supérieur dans la zonation des cours d'eau.

Le plan factoriel 1-3 (fig. 4 c) décrit une structuration amont-aval propre à l'été 1982 et à septembre 1983, et notamment un glissement de la station 4 vers les stations aval. Cette situation est notamment due aux Mollusques *Theodoxus fluviatilis* et *Ancylus fluviatilis* qui se trouvent préférentiellement dans cette station en juillet 1982, tandis que les Mollusques Sphaeriidae sont propres aux stations 5 et 6 (fig. 5 b). Cette différenciation entre 4 et 5-6 s'établit de nouveau en septembre 1983.

3.5. ÉLIMINATION DE L'EFFET STATION (AFC intra-classes)

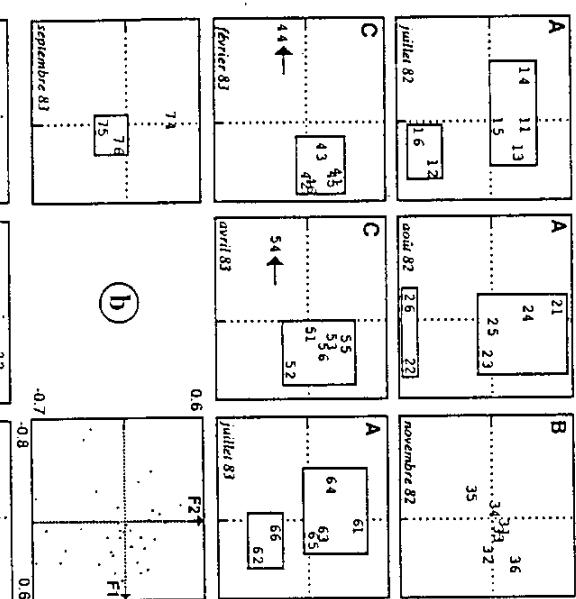
Symétriquement, on peut faire une partition du tableau par station (fig. 6). On visualise ainsi l'amplitude des variations temporelles pour chaque station. On constate une remarquable stabilité temporelle à la station 4 notamment et aux stations 1 et 3. Les stations 5 et 6 présentent un profil saisonnier radicalement différent (abstraction faite de septembre 1983 non commun à toutes les stations) à large amplitude.

Ce phénomène de saisons plus marquées dans le canyon peut être attribué à un déphasage du développement des communautés des Gorges par rapport à l'amont. L'examen des profils thermiques (Dolédec, 1987) indique que l'enassement du cours d'eau dans les Gorges induit des températures hivernales très basses et un écart thermique annuel supérieur à 25°C. Cette hypothèse est confortée par le fait que les types faunistiques responsables de cette succession saisonnière sont à rechercher parmi les Plectoptères (*Protoneura sp.* et *Nemoura sp.* pour l'hiver,



FIG. 4. - AFC intra-dates.

(a) Valeurs propres.
(b) Plans factoriels 1-2 des relevés juxtaposés par dates. L'AFCC intradates autorise ce type de représentation et permet d'établir la typologie stationnelle par date. A, structure estivale séparant les stations à tendance léninique des stations (olotiques). B, regroupement des stations en novembre après la crue;



C, structure hivernale avec une originalité de la station 4 riche en micro-habitats. (c) Plans factoriels 1-3 des relevés juxtaposés par dates. Identification d'un processus de succession amont-aval au cours de l'étiage de juillet et août 1982.

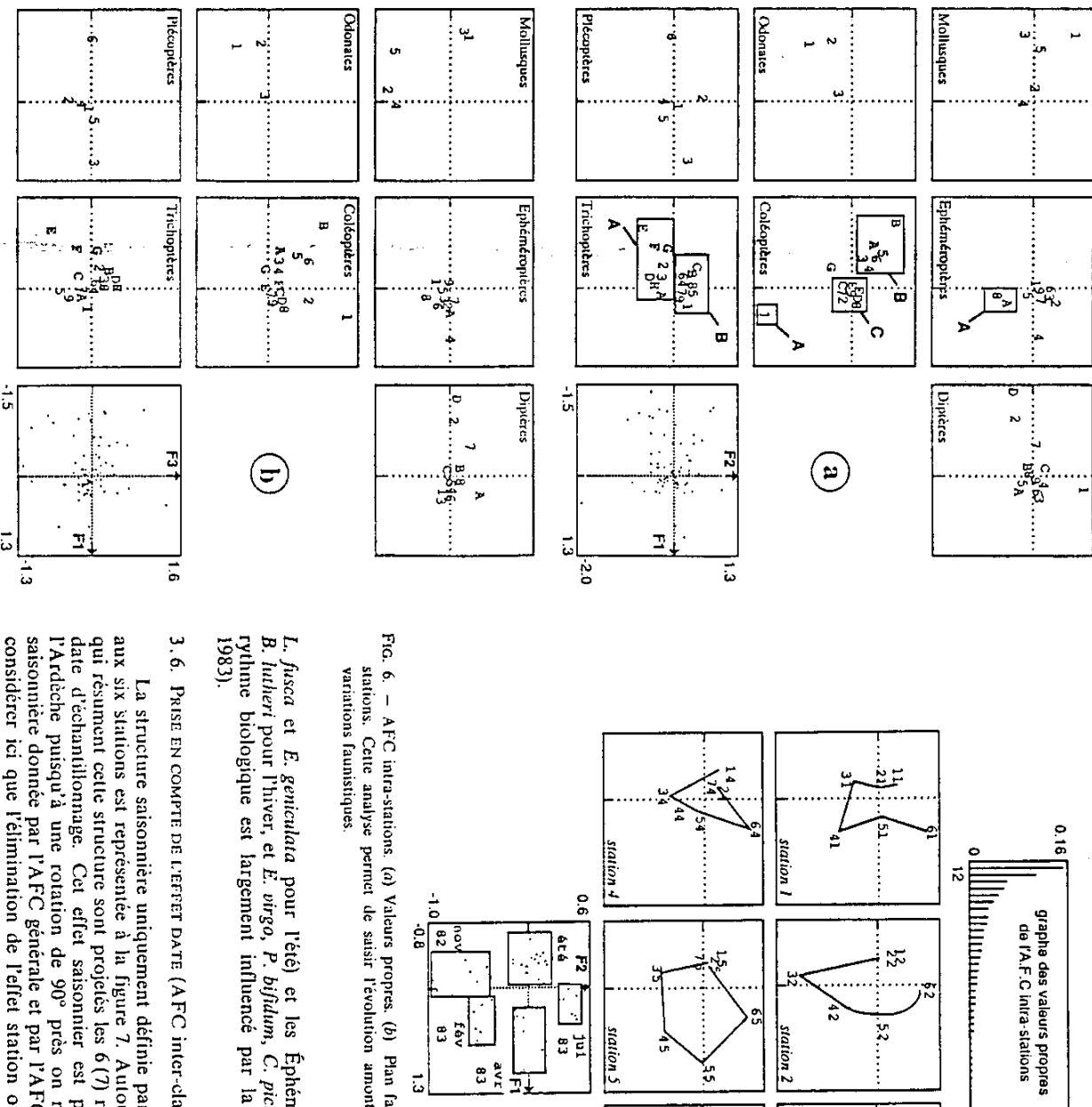


FIG. 5. — Taxons associés à l'analyse intrastationnaire (la juxtaposition des cartes par groupes systématiques sielle ne se justifie pas du point de vue de l'analyse utilisée permet une meilleure lisibilité). (a) Plan factoriel 1-2 (nomenclature dans le tableau 1). (b) Plan factoriel 1-3 (nomenclature dans le tableau 1).

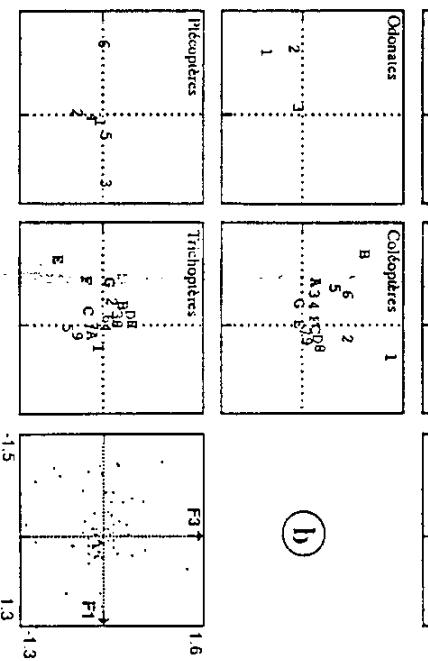


FIG. 6. — AFC intrastations. (a) Valeurs propres. (b) Plan factoriel 1-2 des relevés juxtaposés par stations. Cette analyse permet de saisir l'évolution amont-aval de l'amplitude saisonnière des variations faunistiques.

L. fusca et *E. geniculata* pour l'été) et les Éphéméroptères (*Rhytidrogena* sp. et *B. lutea*) pour l'hiver, et *E. virgo*, *P. bifidum*, *C. picteti* pour l'été) groupes dont le rythme biologique est largement influencé par la température (BRUTTAIN, 1982, 1983).

3. 6. PRISE EN COMPTE DE L'EFFET DATE (AFC inter-classes)

La structure saisonnière uniquement définie par le facteur temps et commune aux six stations est représentée à la figure 7. Autour des sept classes temporelles qui résument cette structure sont projetés les 67 relevés correspondant à chaque date d'échantillonnage. Cet effet saisonnier est prépondérant sur la faune de l'Arctique puisqu'à une rotation de 90° près on retrouve l'image de succession saisonnière donnée par l'AFC générale et par l'AFC intra-stations. On peut donc considérer ici que l'élimination de l'effet station ou la seule prise en compte de l'effet date sont des opérations semblables.

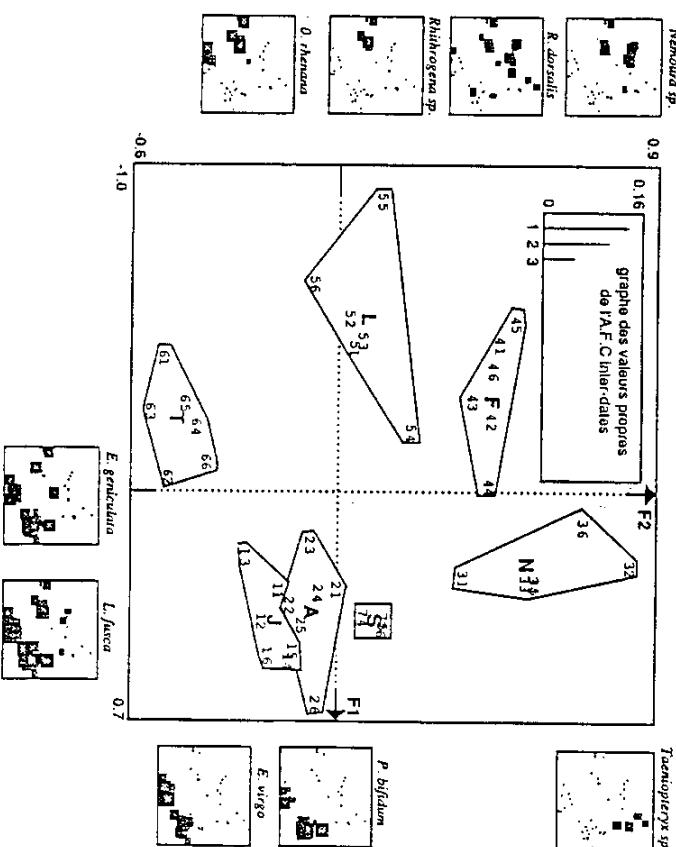


FIG. 7. — Typologie des relevés obtenue par l'AFC inter-dates et taxons associés. Les lettres en gras sont au centre des classes (A : juillet 82; B : août 82; N : novembre 82; F : février 83; L : avril 83; T : juillet 82). Les 39 relevés sont projetés en individus supplémentaires et donnent l'amplitude spatiale des variations de chaque date. Noter la similitude avec la figure 3.

A cette typologie saisonnière sont associées des espèces à tendance hivernale (*Nemoura sp.*, *R. dorsalis*, *Rhithrogena sp.*), printanière-estivale (*O. rhinana*) et estivale (*L. fuscus*, *E. geniculata*, *E. virgo*, *P. bifidum*) et l'apparition de *Taeniopteryx sp.* en période de crue, probablement en provenance des tributaires ou de l'amont du secteur étudié.

3.7. PRISE EN COMPTE DE L'EFFET STATION (AFC inter-classes)

La structure typologique uniquement basée sur un effet espace et commune aux dates d'échantillonnage est représentée à la figure 8. L'axe principal structurant les données faunistiques est interprété comme un axe de diversité d'habitats que l'on peut exprimer par la richesse taxonomique moyenne à chaque station. Ainsi les stations 1, 4 et 5 présentent environ 40 taxons en moyenne tandis qu'au niveau des stations 2, 3 et 6 ce nombre est de 30 taxons environ. Cette situation se retrouve au niveau des abondances moyennes. Ces indices constituent cependant des résumés qui il est utile de compléter par l'examen de la distribution des espèces. Ainsi *B. minutissimus*, *E. parallelipedus*, les Mollusques *Sphaeriidae* ainsi que *Oeetus sp.* fréquemment uniquement la zone aval. Cet effet secondaire peut donc constituer un glissement typologique de la zone aval vers le potamont, mais la faible

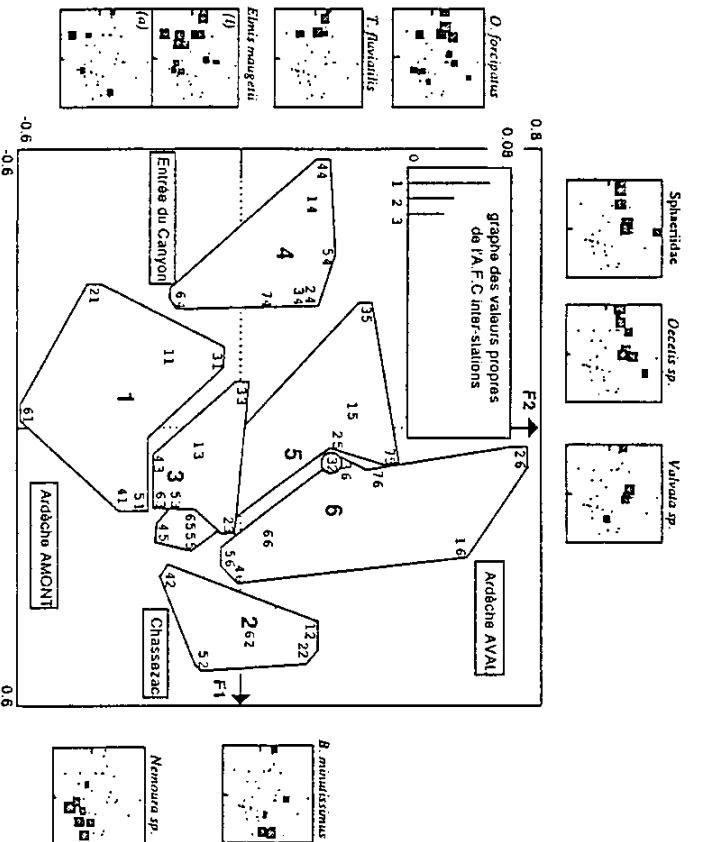


FIG. 8. — Typologie des relevés obtenue par l'AFC inter-stations et taxons associés. Les chiffres (1-6) en gras sont au centre des classes. Les 39 relevés sont projetés en individus supplémentaires et donnent l'amplitude temporelle des variations de chaque station.

par contre *T. fluviatilis* et *O. forcipatus* sont exclusives de la station 4. Cette dernière espèce d'Odontes indique généralement une certaine richesse en faune aquatique. Les Coléoptères Elmidae rheophiles *E. mauguetii* et *L. volkmarii* sont plus abondants aux stations 1 et 4 et quasi absents de la station 2.

Le deuxième axe décrit une succession amont-aval qui sépare les stations 1, 2 et 3 (amont) des stations 4, 5 et 6 (aval). Cette succession se caractérise par un enrichissement en Diptères Chironomidae (Tanyopodinae, Orthocladiinae) à la station 6 notamment, par l'augmentation des effectifs de *Ephoron virgo*, *Chimarra marginata*, *Orthotrichia angustella*, de *Esolus pygmaeus* parallèlement à une légère diminution d'effectif de *E. parallelipedus*; les Mollusques *Sphaeriidae* ainsi que *Oeetus sp.* fréquemment uniquement la zone aval. Cet effet secondaire peut donc constituer un glissement typologique de la zone aval vers le potamont, mais la faible

distance séparant la station la plus amont et la station la plus aval ne permet pas une conclusion décisive. Cet effet souligne une caractéristique du cours inférieur de l'Ardeche qui consiste en la présence de nombreuses espèces du rhithron mélèts à des espèces plus potamiques dans une zone *a priori* géographiquement potamique.

4. DISCUSSION

Pour le type d'écosystème méditerranéen étudié où les effets saisonniers sont importants (phénomène renforcé par la faible distance séparant les stations extrêmes) l'élimination de l'effet station et la prise en compte du seul facteur temps donnent des résultats semblables. L'effet saisonnier, issu des rythmes biologiques des espèces influencés par les variations de température et de longueur du jour, est bien connu en milieu aquatique (in USSIGUO-POLATERA, 1985, p. 87-95) et est largement pris en compte dans l'AFC classique. Dans notre cas l'intérêt réel est apporté par les AFC symétriques conduisant à l'élimination du temps et la prise en compte de l'espace uniquement. En effet, ces méthodes permettent de montrer comment l'hydrologie, facteur clé des hydrossystèmes méditerranéens (GRUDICELLI *et al.*, 1985), intervient dans le contrôle de la typologie spatiale perçue par le contenu faunistique des stations.

Ainsi, le régime hydrologique influence l'évolution temporelle de la typologie stationnelle. Les périodes de basses eaux sont celles où s'exprime la plus grande diversité de structures faunistiques et justifie le choix méthodologique d'échantillonnage à l'étage pour des études biotypologiques (VERNEAUX, 1973). Les périodes de hautes eaux par contre conduisent à une homogénéisation du contenu faunistique induisant une annulation de la typologie stationnelle, phénomène observé par CULP & DAVIES (1982) dans une rivière canadienne. L'élimination de l'effet temporel permet donc de saisir la stabilité typologique du cours d'eau à une échelle de temps annuelle.

L'étude du modèle stationnel commun aux différentes dates d'échantillonnage souligne l'influence des conditions mésologiques stationnelles induites par le régime hydrologique. L'affluent Chassezac (station 2) est caractérisé sur son cours inférieur par un peuplement réduit en espèces de Trichoptères en raison des conditions extrêmes du régime hydrologique; en période d'étage la zone prospectée est soumise à une forte réduction de l'écoulement entraînant une augmentation de la surface des zones lenticules par rapport aux zones lotiques. Ce phénomène se retrouve à l'aval des gorges (station 6). La partie amont du cours inférieur (station 1) et l'entrée du canyon (station 4) constituent des zones privilégiées à diversité spécifique élevée avec notamment un bon développement des espèces de Coléoptères Elmidae et de Trichoptères. Le canyon des Gorges (station 5) présente un peuplement intermédiaire entre ces deux extrêmes. Les perturbations organiques d'origine domestique à l'aval de Wallon Pont-d'Arc (station 3) induisent également une réduction du peuplement en Coléoptères Elmidae.

L'évolution potamique de la zone aval est marquée par le développement d'Odontates du g. *Orychogomphus* et de Mollusques et le développement d'espèces rencontrées sur le cours inférieur d'autres réseaux méditerranéens (*Ephoron virgo*, *Chimarra marginata*).

L'examen de ces données et divers essais permettent de penser qu'il existe un cas au moins où l'apport méthodologique de ces ordinations sous contraintes est décisif, celui d'une structure forte, considérée comme triviale qui l'emporte largement sur une structure faible prise comme objectif de l'étude. C'est le cas des influences environnementales dans l'étude de l'évolution du tapis végétal, c'est celui des variations saisonnières dans l'étude de la structure longitudinale d'une rivière. Nous avons conservé la symétrie des deux problèmes dans cette note bien que la tradition bibliographique soit largement celle du cloisonnement.

Nous pouvons maintenant concevoir qu'un tableau espèces-relevés peut être accompagné d'informations marginales comportant une partie positive (facteur à prendre en compte) et une partie négative (facteur à éliminer). Cette information peut être associée à la marge du côté des relevés (espace, temps, variables environnementales, stratification préliminaire, relation de voisinage) mais peut apparaître à la marge du côté des taxons (groupes taxonomiques, morphométrie, groupes trophiques, statut fonctionnel). Notons R^+ et R^- les informations positives et négatives associées aux relevés, T^+ et T^- les mêmes entités associées aux taxons, deux questions se posent :

(1) peut-on simultanément tenir compte d'une information positive et éliminer une information négative (R^+ et R^-)?

(2) peut-on simultanément tenir compte ou éliminer de l'information préalable sur les deux marges (R^- et T^-)?

La réponse technique est positive dans les deux cas. Dans le premier, les écologues ont affirmé ces objectifs avant que les statisticiens aient identifié des solutions. La mesure de l'influence du milieu a conduit à la question de l'influence d'un milieu fluctuant (GREEN, 1974; KING, 1981; BUNN *et al.*, 1986) puis au problème de la mesure de la fluctuation de l'influence du milieu (ANGERMEIER, 1987) ou même de la mesure de l'évolution de l'interaction végétation-milieu (WEBB, 1986).

Des questions convergentes se posent sur les structures des communautés avifaunistiques en liaison à leur habitat quand l'analyse porte sur plusieurs ensembles biogéographiques (BLONDEL *et al.*, 1988; BLONDEL & FARÉ, 1988). A l'entité temporelle se substitue alors l'entité spatiale, l'une comme l'autre étant au centre du couple corrége faunistique-variables environnementales. Les ACP inter- et intra-classes décrites dans notre première note, comme les AFC inter- et intra-classes présentées ici sont la base d'accès aux ordinations sous contraintes simultanées R^+/R^- introduites par ter BRAAK (1988) (analyse canonique des correspondances partielles), SABATIER *et al.* (1989) ou YOCOZ & CHESSEL (1988) (AFC inter-intra-classes).

Quant à l'introduction d'une contrainte sur les deux marges du tableau, elle est implicite en hydrobiologie en raison des coûts d'identification et clairement exprimée par FUNSE *et al.* (1984) qui séparent les tableaux par dates (information R^-) et par groupes faunistiques (information T^-). CAZES *et al.* (1988) ont montré qu'on pouvait ordonner simultanément plusieurs ensembles taxonomiques sur plusieurs ensembles de relevés, ce qui étend la notion d'AFC intra-classes à celle d'AFC intra-classes de relevés et intra-classes de taxons.

Pour conclure, il convient de préciser le domaine de validité de l'outil décrit, en particulier pour éviter tout emploi abusif, en préciser ses limites. Le problème posé, à l'origine, fournit trois paramètres, le nombre de stations, le nombre de

dates et le nombre de taxons et trois types de contraintes respectivement le mode de répartition spatiale des stations, le mode de distribution temporelle des dates de prélèvements, la présence éventuelle d'un classement *a priori* des taxons en groupes.

Quand l'effectif des taxons est faible, c'est-à-dire quand est en jeu l'analyse de la dynamique spatio-temporelle de quelques espèces, il est clair que le traitement des tableaux espace-temps monospécifiques s'impose et qu'il n'est pas question de centrer l'analyse sur la recherche d'une typologie d'espèces. On priviliera au contraire la modélisation de chacun des tableaux. Le plus élémentaire des modèles postule l'additivité des effets, soit si a_{ij} est l'abondance du taxon considéré à la date i dans la station j :

$$a_{ij} = \alpha_i + \beta_j + \varepsilon_{ij}$$

modèle d'analyse de variance classique à effets fixes. La recherche d'interactions espace-temps conduit au modèle :

$$a_{ij} = \alpha_i \beta_j + \varepsilon_{ij}$$

et plus généralement aux reconstitutions du type :

$$a_{ij} = \sum_{k=1}^r \alpha_{ik} \beta_{jk} + \varepsilon_{ij}$$

engendrées par l'analyse en composantes principales (WINTLE, 1952) pour lesquelles on possède des tests (MANDEL, 1961) qui combinent les techniques d'analyse factorielle et d'analyses de variance (GOLLO, 1968; MANDEL, 1969). On pourra utiliser l'analyse en composantes doublement centrée qui donne les modèles du type :

$$a_{ij} = a + d_i + s_j + \sum_{k=1}^r \alpha_{ik} \beta_{jk} + \varepsilon_{ij}$$

(MANDEL, 1971) muni de tests de signification (JOHNSON & GRAYBILL, 1972). Les quatre analyses en composantes principales non centrée, centrée par date, centrée par station, doublement centrée (OKAMOTO, 1972), étudiées par GABRIEL (1978) ont conduit à d'importants développements dans le cadre de l'analyse des interactions génotypes \times environnement dans les essais agronomiques (KEMPTON, 1984). L'analyse des correspondances dans ce cadre est une variante à laquelle on peut préférer la juste titre l'analyse en composantes principales non centrée (ESCORRA, 1987).

Enfin si on cherche dans la logique des modèles spatio-temporels communs à plusieurs espèces, soit en notant a_{ij}^t est l'abondance du taxon i à la date j et dans la station j :

$$a_{ij}^t = \alpha_i \beta_j \gamma_t + \varepsilon_{ij}^t$$

ou plus généralement :

$$a_{ij}^t = \sum_{k=1}^r \alpha_{ik} \beta_{jk} \gamma_{tk} + \varepsilon_{ij}^t$$

on se tournera vers l'ACP-3 modes (cf. l'introduction en écologie de KROONENBERG, 1989). On réservera l'AFAC ici décrise aux problèmes de typologie concernant un grand nombre de taxons.

Quand le nombre de dates est faible et le nombre de stations élevé on s'orientera, par des analyses séparées par dates vers une prise en compte plus complète de la structure spatiale du plan des stations. En effet l'analyse des correspondances n'intègre aucune connaissance *a priori* sur la disposition spatiale des stations. Notons à ce sujet que la première introduction en écologie de l'analyse en composantes principales d'un tableau floristique (GOONAL, 1954) comme la première utilisation de l'analyse des correspondances dans les mêmes conditions (HATHAWAY, 1971) comportent l'introduction de la pratique de la cartographie des coordonnées factorielles qui a été très largement utilisée. LEBART (1969, 1984), MONESTIER (1978) et BANET & LEBART (1984) ont montré comment prendre directement en compte dans une analyse multivariée une structure de voisinage des points.

L'appréciation du rapport coût de mise à l'œuvre à l'information nouvelle ainsi acquise reste à faire sur des exemples en écologie. Si les structures de voisinage sont fortes et supposées intervenir directement sur les résultats, il est certain qu'on aura intérêt à se tourner vers les méthodes de modélisation spatiale (« Trend surface analysis » dans GITTINS, 1968; analyse spectrale à deux dimensions, autoregression spatiale dans RILEY, 1981; autocorrélation spatiale dans CLIFF et ORD, 1973; SOKAL et THOMSON, 1987; classification sous contraintes dans P. LEGENDRE, 1987).

De même, quand le nombre de stations est faible, on s'orientera, par des analyses séparées par stations vers une prise en compte plus complète de la structure temporelle du processus multispécifique (moyennes mobiles, périogramme, corrélogramme, analyse spectrale, segmentation dans IHAÑEZ, 1984; voir aussi la revue de L. LEGENDRE, 1987).

L'analyse des correspondances et ses variantes récentes reste un outil d'exploration des volumes importants de données. Comme méthode d'ordination linéaire elle est en concurrence avec toutes les variantes de l'analyse en composantes principales, lesquelles sont en concurrence avec les méthodes de positionnement multiple, de classification, d'ordination non linéaire. Comme méthode de modélisation implicite ou explicite (van der BRAAK, 1985; voir CAUSSINUS, 1986) elle est sans doute inférieure au modèle log-linéaire — auquel elle introduit —, à l'analyse des dépendances (« Path analysis » de LEEUW, 1987), à l'analyse multitableaux (KROONENBERG, 1983). La multiplication actuelle de ses propres variantes (simple, multiple, canonique, sur modèle, partielle, sous contraintes, sur variables instrumentales, locale, globale...) renvoie l'utilisateur à l'expression de plus en plus précise de ses objectifs propres.

BIBLIOGRAPHIE

- ANGERMAYER P. L., 1987. — Spatiotemporal variation in habitat selection by fishes in small Illinois streams. In: MATTHEWS W. J. & HENS D. C., *Community and evolutionary ecology of north american stream fishes*, University of Oklahoma Press, London, 52-63.
- AUSTIN M. P., 1977. — Use of ordination and other multivariate descriptive methods to study succession. *Vegetatio*, 35, 3, 165-175.
- AUSTIN M. P., 1981. — Permanent quadrats: an interface for theory and practice. *Vegetatio*, 46, 1-10.

- AUSTIN M. P., WILLIAMS O. B. & BELBUT L., 1981. — Grassland dynamics under sheep grazing in an Australian Mediterranean type climate. *Vegetatio*, **47**, 201-211.
- BANER T. A. & LEBART L., 1964. — *Local and partial principal component analysis (PCA) and correspondence analysis (CA)*. In: COMPSTA, International Association for Statistical Computing Ed., Physica-Verlag, Vienna, 113-123.
- BENZÉCRI J. P., 1983. — Analyse de l'incertitude intra-classe par l'analyse d'un tableau des correspondances. *Les Cahiers de l'Analyse des données*, **8**, 3, 351-358.
- BENZÉCRI J. P. & BENZÉCRI F., 1986. — *Pratique de l'analyse de données. Économie*. Dunod, 533 P.
- BLONDÉL J., CHESSEL D. & FROCHON B., 1988. — Niche expansion and density compensation of island birds in mediterranean habitats. A case study from comparison of two ecological successions. *Ecology*, **69**, 6, 1899-1917.
- BLONDÉL J. & FAIBÉ H., 1988. — The convergent trajectories of bird along ecological successions in european forests. *Oecologia (Berlin)*, **75**, 83-93.
- BRÄAK C. J. F. ter, 1985. — Correspondence analysis of incidence and abundance data: properties in terms of a unimodal response model. *Biometrika*, **41**, 859-873.
- BRÄAK C. J. F. ter, 1988. — Partial canonical analysis. In: BOCK H. H., *Classification and related methods of data analysis*, North-Holland, 551-558.
- BRITTAINE J. E., 1982. — Biology of mayflies. *Ann. Rev. Entomol.*, **27**, 119-147.
- BRITTAINE J. E., 1983. — The influence of temperature on nymphal growth rates in mountain stoneflies (Plecoptera). *Ecology*, **64**, 3, 440-446.
- BRÖCKER M. P. & MORRIS D. L., 1980. — A survey of the macroinvertebrate riffle fauna of the rivers Yatwyth and Rhedol, Wales. *Freshwat. Biol.*, **10**, 5, 459-474.
- BUNN S. E., 1986. — Spatial and temporal variations in the macroinvertebrate fauna of streams of the northern Jarrah forest, Western Australia: functional organization. *Freshwat. Biol.*, **16**, 621-632.
- BUNN S. E., EDWARDS D. H. & LONERAGAN N. R., 1986. — Spatial and temporal variations in the macroinvertebrate fauna of streams of the northern Jarrah forest, Western Australia: community structure. *Freshwat. Biol.*, **16**, 67-91.
- CASADO M. A., MICUET J. M. de, STERLING A., PECCO B., GALLARDO E. F. & PINEDA F. D., 1985. — Production and spatial structure of Mediterranean pastures in different stages of ecological succession. *Vegetatio*, **64**, 75-86.
- CAUSINUS H., 1986. — Quelques réflexions sur la part des modèles probabilistes en analyse des données. In: DIAZAY et al., *Data Analysis and Informatics*, IV, Elsevier Science Publishers, North Holland, 151-165.
- CAZES P., 1982. — Note sur les éléments supplémentaires en analyse des correspondances. I. Pratique et utilisation. *Cahiers de l'Analyse des données*, **7**, 1, 9-23.
- CAZES P., CHESSEL D. & DOLÉDEC S., 1988. — L'analyse des correspondances internes d'un tableau partitionné: son usage en hydrobiologie. *Rev. Statistique Appliquée*, **36**, 1, 39-54.
- CENTROAFANTI, CHESSEL D. & DOLÉDEC S., 1989. — Stabilité d'une structure spatiale et compromis d'une analyse statistique multi-tableaux: application à la physico-chimie d'un lac réservoir. *Rev. Fr. Sci. Éau*, **2**, 71-93.
- CLIFF A. D. & OED J. K., 1973. — *Spatial autocorrelation*, Pion, London.
- CRAMER W. & HYTTENBORN H., 1987. — The separation of fluctuation and long-term change in vegetation dynamics of a rising seashore. *Vegetatio*, **69**, 157-167.
- CUIPE J. M. & DAVIES R. W., 1980. — Reciprocal averaging and polar ordination as techniques for analyzing lotic macroinvertebrate communities. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, **37**, 1538-1564.
- CUIPE J. M. & DAVIES R. W., 1982. — An analysis of longitudinal zonation and the River Continuum Concept in the Oldman-South Saskatchewan River system. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, **39**, 1258-1266.
- DAKKI M., 1985. — Sur le choix des données en biotopologie des eaux courantes par l'analyse factorielle des correspondances. *Bull. Ecol.*, **16**, 4, 285-296.
- DAKKI M., 1986. — Biotopologie et gradient thermique spatio-temporel: étude sur un cours d'eau du moyen Atlas. *Bull. Ecol.*, **17**, 2, 79-85.
- DOLÉDEC S., 1986. — Les peuplements de macroinvertébrés benthiques de l'Ardèche dans son cours inférieur. *Dynamique spatio-temporelle. Thèse de Doctorat*, Univ. Lyon-1, 246 p.
- DOLÉDEC S., 1987. — Le régime thermique des eaux de l'Ardèche dans son cours inférieur. *Schweiz. Z. Hydrol.*, **49**, 1, 29-41.
- DOLÉDEC S., 1988. — Les analyses multitableaux en écologie factorielle. II. Stratification longitudinale de l'Ardèche à partir de descripteurs physico-chimiques. *Acta Ecologica, Ecologia Generalis*, **9**, 2, 119-135.
- DOLÉDEC S., 1989. — Seasonal dynamics of benthic macroinvertebrate communities in the Lower Ardèche River (France). *Hydrobiologia* (sous presse).
- ESCOFFIER B. & DROUET D., 1983. — Analyse des différences entre plusieurs tableaux de fréquences. *Cahiers de l'Analyse des données*, **8**, 4, 491-499.
- ESZCZUKA E., 1987. — A comparison of reciprocal averaging and non centred principal component analysis. *Vegetatio*, **71**, 41-47.
- FEUILL E. & ORLOCI L., 1979. — Analysis of concentration and detection of underlying factors in structured data. *Vegetatio*, **40**, 49-54.
- FOUCAUT T., 1978. — Sur les suites de tableaux de contingence indexées par le temps. *Statistique et Analyse des données*, **2**, 67-84.
- FURSE M. T., MOSS D., WEAVER J. F. & ARMITAGE P. D., 1984. — The influence of seasonal and taxonomic factors on the ordination and classification of running-water sites in great Britain and on the prediction of their macro-invertebrate communities. *Freshwat. Biol.*, **14**, 3, 621-632.
- GABRIEL K. R., 1978. — Least-squares approximation of matrices by additive and multiplicative models. *J. R. Statist. Soc. (B)*, **40**, 186-196.
- GIBSON D. J. & HUBERT L. C., 1987. — Effects of fire, topography and year-to-year climatic variations on species composition in tall-grass prairie. *Vegetatio*, **72**, 175-185.
- GITTINS R., 1988. — Trend surface analysis of ecological data. *J. Ecol.*, **56**, 845-869.
- GODONELLI J., DAKKI M. & DIA A., 1985. — Caractéristiques abiotiques et hydrobiologiques des eaux courantes méditerranéennes. *Verh. Internat. Verein. Limnol.*, **22**, 2094-2101.
- GOLDBOS H. F., 1988. — A statistical model which combines features of factor analytic and analysis of variance techniques. *Psychometrika*, **33**, 73-115.
- GODKON M., 1981. — Préface au séminaire évolution de la végétation. *Vegetatio*, **46**, 7-8.
- GONZALEZ DEL TANAGO M. G. & GARCIA DE JALON D. G., 1981. — Estudio de la estructura biogeográfica del Río Jarama. *Bol. Est. Cen. Ecol.*, **10**, 19, 33-61.
- GOODALL D. W., 1954. — Objective methods for classification of vegetation. III. An essay in the use of factor analysis. *Adv. J. Bot.*, **2**, 304-324.
- GREEN R. H., 1974. — Multivariate niche analysis with temporally varying environmental factors. *Ecology*, **55**, 73-83.
- GREENACRE H. J., 1984. — *Theory and applications of correspondence analysis*. Academic Press, Londres, 264 p.
- GUNNLAUGSDOTTIR E., 1985. — Composition and dynamical status of heathland communities in Iceland in relation to recovery measures. *Acta Phytogeographica Suecica*, **75**, 1-84.
- HARTRAWAY W. H., 1971. — Contingency table analysis of rain forest vegetation. In: PATIL G. P., PELTOU E. C. & WATERS W. E., *Statistical Ecology, III. Many species populations ecosystems and systems analysis*, 271-314.
- HECKE P. van, IMPENS P. & BETHAGHE T. J., 1981. — Temporal variation of species composition and species diversity in permanent grassland plots with different fertilizer treatments. *Vegetatio*, **47**, 221-232.
- HUISLT R. van, 1978. — On the dynamics of vegetation: pattern of environmental and vegetational changes. *Vegetatio*, **38**, 65-75.
- IBÁÑEZ F., 1984. — Sur la segmentation des séries chronologiques planctoniques multivariées. *Oceanologica Acta*, **7**, 4, 481-491.
- JOHNSON D. E. & GRAYBILL F. A., 1972. — An analysis of a two-way model with interaction and no replication. *J. Amer. Statist. Ass.*, **67**, 862-868.

- KEMPTON R. A., 1984. — The use of biplots in interpreting variety by environment interactions. *J. Agric. Sci.*, **103**, 123-135.
- KING J. M., 1981. — The distribution of invertebrate communities in a small South African river. *Hydrobiologia*, **83**, 43-65.
- KROONENBERG P. M., 1983. — *Three-mode principal component analysis*. DSWO Press, Leiden, Pays-Bas, 398 p.
- KROONENBERG P. M., 1989. — The analysis of multiple tables in factorial analysis. III. Three-mode principal component analysis. *Acta Ecol., Ecol. Gener.*, in press.
- LEBART L., 1969. — Analyse statistique de la contiguousité. *Publ. Inst. Stat.*, **18**, 81-112.
- LEBART L., 1984. — Correspondence analysis of graph structures. *Bull. Tech. du CESIA*, **2**, 5-19.
- LEEUW J. de, 1987. — Path analysis with optimal scaling. In: LEGENDRE P. & LEGENDRE L., 381-406.
- LEGENDRE L., 1987. — Numerical ecology: developments for biological oceanography and limnology. In: LEGENDRE P. & LEGENDRE L., 521-528.
- LEGENDRE P., 1987. — Constrained clustering. In: LEGENDRE P. & LEGENDRE L., 289-308.
- LEGENDRE P. & LEGENDRE L., 1987. — *Development in numerical ecology*. Springer-Verlag, Berlin, Ecological Sciences, **14**, 585 p.
- LEGENDRE P., PLANAS D. & AUCLAIR M. J., 1984. — Succession des communautés de gastéropodes dans deux milieux différent par leur degré d'eutrophisation. *Can. J. Zool.*, **62**, 2317-2327.
- LOPPO F., 1974. — Successive mapping of dune slack vegetation. *Vegetatio*, **29**, 51-61.
- MAAREL E. van der, 1978. — Experimental succession research in a coastal dune grassland: a preliminary report. *Vegetatio*, **38**, 21-28.
- MAAREL E. van der, 1980. — Vegetation development in a former orchard under different treatments: a preliminary report. *Vegetatio*, **43**, 95-102.
- MAAREL E. van der, BOSR R., DOKR D. van & RYNTIES J., 1985. — Vegetation succession on the dunes near Oostvoorde, The Netherlands: a comparison between 1959 and 1980. *Vegetatio*, **58**, 137-187.
- MANDEL J., 1964. — Non-additivity in two-way analysis of variance. *J. Amer. Statist. Ass.*, **65**, 878-888.
- MANDEL J., 1969. — The partitioning of interaction in analysis of variance. *J. Nat. Bur. Stand. (US)*, **73B**, 309-328.
- MANDEL J., 1971. — A new analysis of variance model for non additive data. *Techometrics*, **13**, 1-18.
- MATTHEWS J. A., 1979. — A study of the variability of some successional and climax plant assemblage types using multiple discriminant analysis. *J. Ecol.*, **67**, 255-271.
- MILLET X. & PRAT N., 1984. — Las comunidades de macroinvertebrados a lo largo del río Llobregat. *Limnetica*, **1**, 222-233.
- MONESTIER P., 1978. — Présentation de deux méthodes utilisant la notion de contiguousité pour l'analyse des données géographiques. *Thèse de Docteur-Ingenieur*, Paris VI, 90 p.
- NOORDWIJK-PUIK K. van, BIEFRINK W. G. & HOEWEG P., 1979. — Vegetation development on salt-marsh flats after disappearance of the tidal factor. *Vegetatio*, **39**, 1-13.
- NORRIS R. H., LAKE P. S. & SWAIN R., 1982. — Ecological effects of mine effluents on the south Esk river, North-eastern Tasmania. III. Benthic macroinvertebrates. *Aust. J. Mar. Freshwat. Res.*, **33**, 789-809.
- OKAMOTO M., 1972. — Four techniques of principal component analysis. *J. Japan. Stat. Soc.*, **2**, 63-69.
- ORTOLI L., 1981. — Probing time series vegetation for evidence of succession. *Vegetatio*, **46**, 31-35.
- PEARSON R. G. & JONES N. V., 1984. — The River Hull, a northern English chalk stream: the zonation of the macro-invertebrate fauna with reference to physical and chemical features. *Arch. Hydrobiol.*, **100**, 2, 137-157.
- PERRIN J. F. & ROUX A. L., 1978. — Structure et fonctionnement des écosystèmes du Haut-Rhône français. 6. La macrofaune benthique du fleuve. *Verh. Int. Verein. Limnol.*, **20**, 1494-1502.
- PESSON S., 1980. — Succession in a South Swedish deciduous wood: a numerical approach. *Vegetatio*, **43**, 103-122.
- RIPLEY B., 1981. — *Spatial statistics*. Wiley, New York, 252 p.
- SABATIER R., 1987. — Méthodes factorielles en analyse de données: approximations et prise en compte de variables concomitantes. *Thèse d'état*, U.S.T.L., Montpellier, 242 p.
- SABATIER R., LEBRÉTON J. D. & CHESSEL D., 1989. — Principal component analysis with instrumental variables as a tool for modelling composition data. In: CORPI R. & BOLASIO S. eds., *Multivariate data analysis*. Elsevier Sciences Publishers, North Holland, 341-352.
- SIBTS H., 1980. — An arrangement of changes along gradients, with examples from successions in boreal peatland. *Vegetatio*, **43**, 1-4.
- SOKAL R. R. & THOMPSON J. D., 1987. — Applications of spatial autocorrelation in ecology. In: LEGENDRE P. & LEGENDRE L., 289-308.
- SWAINE M. D. & GREIG-SMITH P., 1980. — An application of principal components analysis to vegetation change in permanent plots. *J. Ecol.*, **68**, 33-41.
- SWAN J. M. A. & DIX R. L., 1966. — The physiocoecological structure of upland forest at Candle Lake, Saskatchewan. *J. Ecol.*, **54**, 13-40.
- THIOLOUSE J. & CHESSEL D., 1987. — Les analyses multitableaux en écologie factorielle. I. De la typologie d'état à la typologie de fonctionnement par l'analyse indique. *Acta Ecologica, Ecol. Gener.*, **8**, 4, 463-480.
- TOWNSEND C. R. & HOLBREW A. G. & SHOFIELD, 1987. — Persistence of stream invertebrate communities in relation to environmental variability. *J. Anim. Ecol.*, **56**, 597-613.
- USHER M. B., 1981. — Modelling ecological succession, with particular reference to Markovian models. *Vegetatio*, **46**, 11-18.
- USSEGO-POLATERA P., 1985. — Evolution des peuplements de Trichoptères et d'Éphéméroptères du Rhône à Lyon (1959-1982). Résultats de piégeages lumineux. *Thèse de Doctorat*, Univ. Lyon-I, 451 p.
- VERNEAUX J., 1973. — Cours d'eau de Franche-Comté (Massif du Jura). Recherches écologiques sur le réseau hydrographique du Doubs. *Essai de biotypologie*. *Thèse de Doctorat ès Sciences*, Univ. Besançon, 257 p.
- VINCENT B., 1983. — Variations spatiales et saisonnières de la structure de groupements macrobenthiques benthiques en climat froid. *Hydrobiologia*, **102**, 175-186.
- VINCENT B., VAILLANCOURT G., HARVEY M. & LAFONTRAYE N., 1983. — Variations spatio-temporelles de la faune macrobenthique dans le Saint-Laurent (Québec). *Arch. Hydrobiol.*, **98**, 2, 181-197.
- WEBB T. III, 1986. — Is vegetation in equilibrium with climate? How to interpret late-Quaternary pollen data. *Vegetatio*, **67**, 75-91.
- WEBB T. III, 1987. — The appearance and disappearance of major vegetational assemblages: long term vegetation dynamics in eastern North America. *Vegetatio*, **69**, 177-187.
- WURTE P., 1952. — On principal components and least square methods of factor analysis. *Skand. Aktuar*, **35**, 223-239.
- WILLIAMS W. T. & STEPHENSON W., 1973. — The analysis of three-dimensional data (sites \times species \times times) in marine ecology. *J. exp. mar. Biol. Ecol.*, **11**, 207-227.
- YOCOZ N., 1988. — Le rôle du modèle euclidien d'analyse des données en biologie évolutive. *Thèse de Docteur*, Univ. Lyon-I, 254 p.
- YOCOZ N. & CHESSEL D., 1988. — Ordination sous contraintes de relevés d'avifaune: élimination d'effets dans un plan d'observation à deux facteurs. *C. R. Acad. Sci. Paris*, **307**, série III, 189-194.
- ZHANG L., 1983. — Vegetation ecology and population biology of *Fritillaria meleagris* L. at the Kungsängen nature reserve, eastern Sweden. *Acta Phytogeographica Suecica*, **73**, 1-92.