

**Thèse de Doctorat de l'Université des Sciences et Technologies
de Lille I**

50376
1996
314

Spécialité : Environnement et écosystèmes
marins et continentaux

Station Marine de Wimereux - URA 1363 du CNRS

Présentée par

Christophe LUCZAK

pour obtenir le titre de

Docteur de l'Université de Lille I



Sujet de la thèse :

**DYNAMIQUE DU RECRUTEMENT AU SEIN DU PEUPEMENT A *ABRA ALBA*
DANS LA BAIE SUD DE LA MER DU NORD :
APPROCHE SYSTEMIQUE.**

Soutenu le 26 novembre 1996 devant le jury composé de :

Prof. S. Frontier	Université de Lille I	Président
Prof. J.C. Dauvin	Museum National d'Histoire Naturelle	Rapporteur
Dr. P.M.J. Herman	Neth. Inst. of Ecology, Yerseke (Pays Bas)	Rapporteur
Prof. P. Nival	Université Paris VI	
Dr. P. Chardy	IFREMER, Brest	
Dr. D. Borcard	Université de Neuchâtel (Suisse)	
Dr. J.M. Dewarumez	Station Marine de Wimereux	

A Sabine,

*A Thomas, petit homme qui verra le jour
en février.....et qui m'a déjà tant soutenu !*

*"A propos de vous.....mon chemin, mon école.....
Y'a tout plein d'Merci tout au fond d'mon guignol ! »
Christian Décamps, 1982*

AVANT-PROPOS

Ce travail n'est bien sûr pas l'œuvre d'une seule personne, mais le résultat de diverses collaborations. Il m'est agréable de remercier celles et ceux qui m'ont aidé ou encouragé au cours de ces trois années :

Tout d'abord, je tiens à remercier sincèrement Serge Frontier, Professeur à l'Université de Lille 1, directeur de la Station marine de Wimereux et directeur de cette thèse. Il a orienté ma vision systémique des écosystèmes dès ses enseignements en second cycle universitaire. Mon orientation « numérique » lui doit beaucoup. Qu'il soit assuré de ma profonde reconnaissance pour la confiance qu'il m'a accordée par son accueil à la Station marine de Wimereux.

Ma reconnaissance va au Professeur J.-C. Dauvin et au Dr. P.M.J. Herman qui ont accepté la tâche lourde et délicate d'évaluer le présent travail.

Je remercie les examinateurs de cette thèse :

Mr P. Nival qui me fait l'honneur de participer à ce jury. Il m'a toujours encouragé lors de nos rencontres.

Mr. P. Chardy qui a accepté de juger ce travail malgré son emploi du temps chargé

Mr D. Borcard, à l'origine de la plus grande partie des analyses numériques.

Merci à J.-M. Dewarumez pour m'avoir accordé toute sa confiance en me proposant ce sujet de recherche

Je tiens par ailleurs à remercier toutes les personnes des universités de Lille 1 et du littoral qui ont participé à l'élaboration de ce mémoire, en me permettant de travailler dans une ambiance chaleureuse depuis mon arrivée à la Station marine :

Dominique Davoult a toujours montré un réel intérêt pour mon travail. Nos fréquentes discussions ont toujours été très constructives et ses conseils m'ont permis de mieux appréhender le fonctionnement des écosystèmes benthiques.

Marie-Andrée Janquin m'a prodigué de nombreux conseils pratiques et m'a toujours soutenu avec ferveur durant ces années.

Les discussions inhomogènes et fractales avec Yvan Lagadeuc et Laurent Seuront ont toujours été constructives, sans pour autant perdre le sens de l'humour.

Je tiens à remercier pour leur soutien constant mes trois « compagnons chronopost » : Dominique Menu, Christophe Brunet et Daniel Hildede vrais poètes !!

Je remercie « Charlie » et Jean-Claude, marins du *Sepia II* ainsi que les marins de feu *Pluteus II* pour leur précieuse aide durant les missions en mer.

Je n'oublie pas les membres (passés et présents) de la Station Marine : Laura, Andréa, Benoit, Eric, Malik, David, Philippe & Philippe, Alain & Alain, Rachid, Jean-Michel, Pascal et surtout ceux qui ont égayé mes soirées de rédaction : Natacha, Elsa, Dimitri, Ludo et Yannick.

Enfin, merci Aline pour ta constante bonne humeur et ton soutien pendant ces quelques années de bureau commun !

Milles excuses à ceux que j'aurais, par mégarde, oublié!

De nombreux spécialistes en écologie numérique ont toujours accepté de répondre à mes questions (parfois simplistes !) sur le sujet. Ces échanges verbaux ou par e-mail m'ont beaucoup apporté. Que soient remerciés Dr D. Chessel, Dr C.J.F. Ter Braak, Dr M. Palmer,

Dr F. Ibanez, Dr D. Borcard, Dr C. Bellehumeur et surtout Dr P. Herman qui a montré un grand intérêt dans mon travail dans sa phase finale et m'a prodigué de nombreux conseils et enfin, le Prof. P. Legendre pour ses conseils toujours très constructifs et pour m'avoir fourni certaines parties de la nouvelle édition de « Numerical Ecology » alors en préparation.

Je ne saurais oublier ma famille : mes grands-parents, Patrick, Irina et ses sourires, et surtout mes parents qui m'ont toujours encouragé avec enthousiasme et m'ont permis de continuer dans les meilleures conditions sur la voie que j'avais choisie : l'écologie. Un grand merci à vous !

Mes plus vifs remerciements vont à Sabine pour son aide indispensable et surtout son soutien sans faille. Tout en supportant mes fréquentes absences (physiques et « mentales »), sa constante présence à mes côtés m'a toujours permis de surmonter les baisses de moral !

Enfin, merci à toi, musique, qui a toujours su être présente au bon moment, j'ai nommé : Led Zeppelin, Ange, Pink Floyd.....et les autres.

SOMMAIRE

INTRODUCTION	1
CHAPITRE I. MATERIELS & METHODES	
I.1. ZONE D'ETUDE	20
I.2. STRATEGIE D'ECHANTILLONNAGE	22
I.2.1. Echelles spatiales	24
I.2.2. Echelle temporelle	25
I.2.3. Prélèvements et traitement des échantillons	26
I.2.3.1. Macrobenthos	26
I.2.3.2. Granulométrie	27
I.2.3.3. Meiobenthos	28
I.2.3.4. Teneur en matière organique du sédiment	32
I.2.3.5. Synthèse du plan d'échantillonnage	32
I.3. TRAITEMENT DES DONNEES	33
I.3.1. Préparation des données	34
I.3.2. Analyses exploratoires	34
I.3.3. Analyse de l'évolution temporelle du peuplement	36
I.3.3.1. Principes	36
I.3.3.2. Analyses	37
I.3.4. Analyses systémiques	40
I.3.5. Représentation cartographique	53
I.3.6. Commentaires sur l'utilisation de la transformation log des données en AFC et ACC	54
CHAPITRE II. DYNAMIQUE DE LA PHASE DE VIE MEIOBENTHIQUE DES ESPECES MACROBENTHIQUES DU PEUPEMENT A <i>ABRA ALBA</i>	
II.1. INTRODUCTION	58
II.2. MATERIELS & METHODES	60
II.2.1. Echelle 2	60
II.2.1.1. Analyses exploratoires	60
II.2.1.2. Evolution temporelle du peuplement	60
II.2.1.3. Analyses systémiques	61
II.2.2. Echelle 3	63
II.2.2.1. Analyses exploratoires	63
II.2.2.2. Evolution temporelle du peuplement	63
II.2.2.3. Analyses systémiques	63

II.3. RESULTATS	65
II.3.1. Echelle 2	65
II.3.1.1. Analyses exploratoires	65
II.3.1.1.1.A.F.C.	67
II.3.1.1.2. Classification	75
II.3.1.2. Evolution temporelle du peuplement	77
II.3.1.3. Conclusions des résultats	82
II.3.1.4. Analyses systémiques	82
II.3.1.4.1. Prise en compte des groupes trophiques comme variables biotiques	82
II.3.1.4.2. Conclusions des résultats	96
II.3.1.4.3. Prise en compte des espèces comme variables biotiques	102
II.3.1.4.4. Conclusions des résultats	120
II.3.2. Echelle 3	121
II.3.2.1. Analyses exploratoires	121
II.3.2.1.1. A.F.C.	123
II.3.2.1.2. Classification	123
II.3.2.1.3. Conclusions des résultats	128
II.3.2.2. Analyses systémiques	129
II.3.2.2.1. Prise en compte des groupes trophiques comme variables biotiques	129
II.3.2.2.2. Conclusions des résultats	137
II.3.2.2.3. Prise en compte des espèces comme variables biotiques	139
II.3.2.2.4. Conclusions des résultats	151
II.4. DISCUSSION	154

**CHAPITRE III. DYNAMIQUE DU PEUPEMENT MACROBENTHIQUE DES
SABLES FINS EN VASES : IMPACT DU RECRUTEMENT MASSIF
D'*ENSIS DIRECTUS* ET INFLUENCE DE L'ECHELLE
D'OBSERVATION**

III.1. INTRODUCTION	167
III.2. MATERIELS & METHODES	169
III.2.1. Echelle 1	169
III.2.1.1. Analyses exploratoires	169
III.2.1.2. Evolution temporelle du peuplement	169
III.2.1.3. Analyses systémiques	170
III.2.2. Echelle 2	170

III.2.2.1. Analyses exploratoires	170
III.2.2.2. Evolution temporelle du peuplement	171
III.2.2.3. Analyses systémiques	171
III.2.3. Echelle 3	171
III.2.3.1. Analyses exploratoires	171
III.2.3.2. Evolution temporelle du peuplement	172
III.2.3.3. Analyses systémiques	172
III.3. RESULTATS	173
III.3.1. Echelle 1	173
III.3.1.1. Variabilité spatiale des réplicats	173
III.3.1.2. Analyses exploratoires	173
III.3.1.2.1. A.F.C.	173
III.3.1.2.2. Classification	187
III.3.1.2.3. Evolution temporelle du peuplement	187
III.3.1.3. Analyses systémiques	191
III.3.2. Echelle 2	193
III.3.2.1. Analyses exploratoires et temporelles	193
III.3.2.2. Analyses systémiques	199
III.3.3. Echelle 3	211
III.3.3.1. Analyses exploratoires	211
III.3.3.2. Analyses systémiques	220
III.4. DISCUSSION	225
DISCUSSION GENERALE - CONCLUSION	236
BIBLIOGRAPHIE	244

ANNEXES

- Annexe 1 : Coordonnées des stations échantillonnées.
- Annexe 2 : Bibliographie de détermination de la faune.
- Annexe 3 : Simple standard procedure for the routine determination of organic matter in marine sediment. (*Hydrobiologia*, sous presse).
- Annexe 4 : Evolution de la densité totale des principaux taxa du méiobenthos temporaire à l'échelle d'observation de 1 km².

Liste des figures

- Figure 1** : Schéma du développement ontogénique des espèces du macrobenthos à cycle de vie benthoplanctonique (a) ou holobenthique (b) (d'après Bachelet, 1987) 4
- Figure 2** : Côte Belge et partie française de la Mer du Nord illustrant la circulation résiduelle induite par le gyre et les masses d'eau issus de l'Escaut superposée à la résiduelle des courants de marée. Les affluents côtiers de Calais (C), Gravelines (G), Dunkerque (D), Nieuport (N), Ostende (O), Blankenberghe (B), Zeebrugge (Z) et Heist (H) sont indiqués par des flèches. (flèches droites pour les rivières et canaux, ondulées pour les eaux d'épuration) (modifié d'après Nihoul *et al.*, 1989) 8
- Figure 3** : Schéma de la mise en place et de la problématique RENORA (les compartiments grisés correspondent au présent travail). 10
- Figure 4** : Schéma symbolique d'un écosystème. Flèches en trait plein : interactions directes ; en trait interrompu : interactions indirectes (d'après Frontier & Pichod-Viale, 1991) 14
- Figure 5** : Illustration d'une bifurcation dans l'évolution d'un système (λ_c : point de bifurcation) (d'après Prigogine, 1993). 14
- Figure 6** : Modèle hypothétique des relations entre l'échelle spatiale d'échantillonnage et l'importance relative des processus biotiques et abiotiques contrôlant l'hétérogénéité spatiale dans les écosystèmes marins (d'après Pinel-Alloul, 1995) 16
- Figure 7** : Localisation de la zone d'étude. 19
- Figure 8** : Distribution des communautés benthiques de la partie française de la Mer du Nord et localisation du peuplement à *Abra alba* (d'après Prygiel *et al.*, 1988). 21
- Figure 9** : Localisation des échelles d'observation et des stations de prélèvements (avec leur lettre ou chiffre d'identification). 23
- Figure 10** : Schéma de « l'élutrieur » utilisé à la Station Marine de Wimereux (conception & réalisation : Dewarumez, J.-M., Menu, D. & Luczak, C.). 29
- Figure 11** : Schéma récapitulatif du plan d'échantillonnage et des échantillons prélevés. 31
- Figure 12** : Schéma de l'approche systémique. 41
- Figure 13** : Partitionnement de la variation d'une matrice espèces suivant la méthode de Borcard *et al.* (1992). 45
- Figure 14** : Schéma des analyses statistiques de (a) l'approche globale ; (b) l'approche indépendante (variables biotiques) ; (c) l'approche indépendante (variables abiotiques) ; (d) l'approche différentielle ; (e) l'approche additive. 49-52

- Figure 15 :** Schéma des principaux facteurs biotiques et abiotiques susceptibles d'interagir avec le méiobenthos temporaire durant les quelques mois suivant la sédentarisation. 59
- Figure 16 :** Plan 1-2 de l'AFC réalisée sur la matrice [29 taxa méiobenthiques temporaires - 86 objets] - échelle 2 - projection des espèces (*Phyllodoce* sp. (PY SP) est caché par SC AR) l'axe 1 explique 12,2% de la variance, l'axe 2, 10,4%. (pour la signification des abréviations, voir le rabat de la dernière feuille du volume) 66
- Figure 17 :** Plan 1-2 de l'AFC réalisée sur la matrice [29 espèces méiobenthiques temporaires - 86 objets] - échelle 2 - identification des groupes formés par les Polychètes, les Mollusques et les Crustacés. 66
- Figure 18 :** Plan 1-2 de l'AFC réalisée sur la matrice [29 espèces méiobenthiques temporaires - 86 objets] - échelle 2 - projection des objets. L'axe 1 explique 12,2 % de la variance, l'axe 2, 10,4 %. 68
- Figure 19 :** Représentation séparée de la dispersion des stations date par date dans le plan 1 (horizontal) - 2 (vertical) de l'AFC effectuée sur les espèces méiobenthiques. L'échelle des abscisses et des ordonnées va de -1 à +1. 69
- Figure 20 :** Projection sur le plan 1-2 de l'AFC des dates de prélèvements placées en éléments supplémentaires (une date = somme de toutes les stations à cette date) afin de visualiser l'évolution globale du système. 69
- Figure 21 :** Plan 2-3 de l'AFC réalisée sur la matrice [29 espèces méiobenthiques temporaires - 86 objets] - Echelle 2 - projection des espèces. L'axe 2 explique 10,4% de la variance, l'axe 1 : 9,3% (pour la signification des abréviations, voir le rabat de la dernière feuille du volume) 72
- Figure 22 :** Plan 2-3 de l'AFC réalisée sur la matrice [29 espèces méiobenthiques temporaires - 86 objets] - échelle 2 - projection des objets. 72
- Figure 23 :** Projection sur le plan 2-3 de l'AFC des dates de prélèvements placées en élément supplémentaire (une date = somme de toutes les stations à cette date) afin de visualiser l'évolution globale du système. 73
- Figure 24 :** Représentation de la dispersion des prélèvements station par station dans le plan 1 (horizontal) - 2 (vertical) de l'AFC effectuée sur les espèces méiobenthiques. L'échelle des abscisses et des ordonnées va de -1 à +1. 73
- Figure 25 :** Dendrogramme des affinités spécifiques entre objets. Méiobenthos temporaire - échelle 2 - distance de Bray-Curtis, méthode de groupement selon l'association moyenne (UPGMA), coefficient de corrélation cophénétique : 0,6995. le n° correspond à la station de prélèvement, la lettre à la date : a=03.07.91 ; b=11.09.91 ; c=03.12.91 ; d=20.02.92 ; e=13.05.92 ; f=04.06.92 ; g=03.07.92 ; h=01.10.92 ; i=09.12.92 ; j=02.02.93 ; k=11.03.93 ; l=09.04.93 ; m=09.06.93 76

- Figure 26** : Projection dans le plan 1-2 de l'AFC des groupes formés par la classification (figure 25) 78
- Figure 27** : Corrélogramme de Mantel. Une classe de distance représente 30 jours. Les carrés pleins indiquent un r de Mantel significatif au seuil $p=0,05$ après correction de Bonferroni ($0,05/23=0,00217$). 79
- Figure 28** : Résultat des groupements chronologiques avec contrainte de contiguïté effectués station par station et sur la totalité des stations à l'échelle 2 (1 km²). $C_0 = 50\%$ et niveau de probabilité $\alpha = 0,20$ (pas de changement noté entre $\alpha = 0,20$ et $0,05$ sauf pour la « totalité des stations » - cf texte-) Double flèche = discontinuité significative dans la série. 80
- Figure 29** : Analyse Canonique des Correspondances - échelle 2 - [29 espèces méiobenthiques temporaires ; 86 objets et 7 variables environnementales]. Projection des vecteurs environnementaux dans le plan 1-2. Valeurs propres : axe 1 : 0,305 et axe 2 : 0,195. 85
(pour la signification des abréviations, voir le rabat de la dernière feuille du volume)
- Figure 30** : Analyse Canonique des Correspondances - échelle 2 - [29 espèces méiobenthiques temporaires ; 86 objets et 7 variables environnementales].Projection espèces méiobenthiques temporaires dans le plan 1-2. Valeurs propres : axe 1 : 0,305 et axe 2 : 0,195. 85
(pour la signification des abréviations, voir le rabat de la dernière feuille du volume)
- Figure 31** : Représentation séparée de la dispersion des stations date par date dans le plan 1 (horizontal) - 2 (vertical) de l'ACC espèces méiobenthiques par variables environnementales. *Approche globale*. L'échelle des abscisses et des ordonnées va de -1 à +1. 86
- Figure 32** : Représentation séparée de la dispersion des prélèvements station par station dans le plan 1 (horizontal) - 2 (vertical) de l'ACC espèces méiobenthiques par variables environnementales. *Approche globale*. L'échelle des abscisses et des ordonnées va de -1 à +1. 86
- Figure 33** : Partitionnement de la variance de la matrice méiobenthos temporaire suivant *l'approche globale*. -a- les variables environnementales et l'espace comme variables explicatives ; -b- les variables environnementales et le temps comme variables explicatives ; -c- les variables environnementales et l'espace-temps comme variables explicatives. 90
- Figure 34** : Partitionnement de la variance de la matrice méiobenthos temporaire suivant *l'approche indépendante*. 92
- Figure 35** : Cartographie date par date du premier axe canonique issu du modèle final : ACC espèces méiobenthiques par variables environnementales. L'interpolation a été effectuée par la méthode de l'inverse du carré de la distance. Les isolignes ont un pas de 0,2. La carte du 11.03.1993 n'est pas présentée car seules deux stations présentent des densités non nulles. La carte du 02.02.1993 est effectuée à partir de 5 stations (5, 6, 8, 9

et 10). La carte du 09.04.1993 est effectuée à partir de 5 stations (6, 7, 8, 9 et 10).
Abscisse : longitude (en mètres) et ordonnée : latitude (en mètres). 97-98

Figure 36 : Cartographie date par date du second axe canonique issu du modèle final : ACC espèces méiobenthiques par variables environnementales. L'interpolation a été effectuée par la méthode de l'inverse du carré de la distance. Les isolignes ont un pas de 0,2. La carte du 11.03.1993 n'est pas présentée car seules deux stations présentent des densités non nulles. La carte du 02.02.1993 est effectuée à partir de 5 stations (5, 6, 8, 9 et 10). La carte du 09.04.1993 est effectuée à partir de 5 stations (6, 7, 8, 9 et 10). Abscisse : longitude (en mètres) et ordonnée : latitude (en mètres). 99-100

Figure 37 : Analyse Canonique des Correspondances - échelle 2 - [29 espèces méiobenthiques temporaires ; 86 objets et 9 variables environnementales] - Approche globale - projection des vecteurs environnementaux dans le plan 1-2. Valeurs propres : axe 1 : 0,317 et axe 2 : 0,228. 104
(pour la signification des abréviations, voir le rabat de la dernière feuille du volume)

Figure 38 : Analyse Canonique des Correspondances - échelle 2 - [29 espèces méiobenthiques temporaires ; 86 objets et 7 variables environnementales] - Approche globale - projection espèces méiobenthiques temporaires dans le plan 1-2. Valeurs propres : axe 1 : 0,317 et axe 2 : 0,228. (pour la signification des abréviations, voir le rabat de la dernière feuille du volume) 104

Figure 39 : Représentation séparée de la dispersion des stations date par date dans le plan 1 (horizontal) - 2 (vertical) de l'ACC espèces méiobenthiques par variables environnementales. Approche globale. L'échelle des abscisses et des ordonnées va de -1 à +1. 106

Figure 40 : Partitionnement de la variance de la matrice méiobenthos temporaire suivant l'approche globale. -a- analyse avec es variables environnementales et l'espace comme variables explicatives ; -b- analyse avec les variables environnementales et le temps comme variables explicatives ; -c- analyse avec les variables environnementales et l'espace-temps comme variables explicatives. 108

Figure 41 : Partitionnement de la variance de la matrice méiobenthos temporaire suivant l'approche indépendante. 111

Figure 42 : Partitionnement de la variance de la matrice méiobenthos temporaire suivant l'approche additive. -a- analyse avec les variables environnementales et l'espace comme variables explicatives ; -b- analyse avec les variables environnementales et le temps comme variables explicatives ; -c- analyse avec les variables environnementales et l'espace-temps comme variables explicatives. 115

Figure 43 : Cartographie date par date du premier axe canonique issu du modèle final : ACC espèces méiobenthiques par variables environnementales (espèces macrobenthiques). L'interpolation a été effectuée par la méthode de l'inverse du carré de la distance. Les isolignes ont un pas de 0,2. La carte du 11.03.1993 n'est pas présentée car seules deux stations présentent des densités non nulles. La carte du 02.02.1993 est effectuée à partir de 5 stations (5, 6, 8, 9 et 10). La carte du 09.04.1993 est effectuée à

- partir de 5 stations (6, 7, 8, 9 et 10). Abscisse : longitude (en mètres) et ordonnée : latitude (en mètres). 116-7
- Figure 44 :** Cartographie date par date du second axe canonique issu du modèle final : ACC espèces méiobenthiques par variables environnementales (espèces macrobenthiques). L'interpolation a été effectuée par la méthode de l'inverse du carré de la distance. Les isolignes ont un pas de 0,2. La carte du 11.03.1993 n'est pas présentée car seules deux stations présentent des densités non nulles. La carte du 02.02.1993 est effectuée à partir de 5 stations (5, 6, 8, 9 et 10). La carte du 09.04.1993 est effectuée à partir de 5 stations (6, 7, 8, 9 et 10). Abscisse : longitude (en mètres) et ordonnée : latitude (en mètres). 118-9
- Figure 45 :** Localisation de la présence et de l'absence de méiobenthos temporaire dans les prélèvements à l'échelle 3 (40 km²) aux 3 dates d'échantillonnage. 122
- Figure 46 :** Plan 1 (horizontal) - 2 (vertical) de l'AFC réalisée sur la matrice [22 taxa méiobenthiques temporaires - 31 objets] - échelle 3 - Représentation séparée de la projection des stations date par date. L'axe 1 explique 14,4% de la variance, l'axe 2, 13,2%. 124
- Figure 47 :** Plan 1-2 de l'AFC réalisée sur la matrice [22 taxa méiobenthique temporaire - 30 objets] - échelle 3 - projection des espèces. L'axe 1 explique 14,4% de la variance et l'axe 2, 13,2%. (pour la signification des abréviations, voir le rabat de la dernière feuille du volume) 125
- Figure 48 :** Dendrogramme des affinités spécifiques entre stations. Méiobenthos temporaire - échelle 3 (40 km²). Distance de Bray-Curtis, méthode de groupements selon l'association moyenne (UPGMA), coefficient de corrélation cophénétique : 0,7848. Les lettres correspondent aux stations, les chiffres aux dates de prélèvement : 1 : 20.02.1992 ; 2 : 03.07.1992 ; 3 : 09.06.1993. 127
- Figure 49 :** Analyse Canonique des Correspondances - échelle 3 - [22 espèces méiobenthiques temporaires ; 30 objets et 5 variables environnementales] - Approche globale - Projection des vecteurs environnementaux dans le plan 1-2. Valeurs propres : axe 1 : 0,631 et axe 2 : 0,441. 131
(pour la signification des abréviations, voir le rabat de la dernière feuille du volume)
- Figure 50 :** Analyse Canonique des Correspondances - échelle 3 - [22 espèces méiobenthiques temporaires ; 30 objets et 5 variables environnementales] - Approche globale - Projection des espèces méiobenthiques temporaires dans le plan 1-2. Valeurs propres : axe 1 : 0,631 et axe 2 : 0,441. *Phyllodoce sp.* (PY SP) est caché par NP SP 131
(pour la signification des abréviations, voir le rabat de la dernière feuille du volume)
- Figure 51 :** Plan 1 (horizontal) - 2 (vertical) de l'Analyse canonique des Correspondances - échelle 3 - [22 taxa méiobenthiques temporaires - 30 objets et 5 variables environnementales] - approche globale - Représentation séparée de la projection des stations date par date. Valeurs propres : axe 1 : 0,631 et axe 2 : 0,441. 132
- Figure 52 :** Partitionnement de la variance de la matrice méiobenthos temporaire suivant l'approche globale. -a- analyse avec les variables environnementales et l'espace comme

- variables explicatives ; -b- analyse avec les variables environnementales et le temps comme variables explicatives ; -c- analyse avec les variables environnementales et l'espace-temps comme variables explicatives. 135
- Figure 53 :** Analyse Canonique des Correspondances - échelle 3 - [22 taxa méiobenthiques temporaires ; 30 objets et 6 variables environnementales] - Approche globale - Projection des vecteurs environnementaux dans le plan 1-2. Valeurs propres : axe 1 : 0,609 et axe 2 : 0,475. 140
(pour la signification des abréviations, voir le rabat de la dernière feuille du volume)
- Figure 54 :** Analyse Canonique des Correspondances - échelle 3 - [22 taxa méiobenthiques temporaires ; 30 objets et 5 variables environnementales] - Approche globale - Projection des des taxa méiobenthiques temporaires dans le plan 1-2. Valeurs propres : axe 1 : 0,609 et axe 2 : 0,475. *Spio sp.* (SO SP) est caché par SP BO 140
(pour la signification des abréviations, voir le rabat de la dernière feuille du volume)
- Figure 55 :** Plan 1 (horizontal) - 2 (vertical) de l'Analyse Canonique des Correspondances - échelle 3 - [22 taxa méiobenthiques temporaires - 30 objets et 6 variables environnementales] - Approche globale - Représentation séparée de la projection des stations date par date . valeurs propres : axe 1 : 0,609 et axe 2 : 0,475. 142
- Figure 56 :** Partitionnement de la variance de la matrice méiobenthos temporaire suivant l'approche globale. a- analyse avec les variables environnementales et l'espace comme variables explicatives. b- analyse avec les variables environnementales et le temps comme variables explicatives. c- analyse avec les variables environnementales et l'espace-temps comme variables explicatives 144
- Figure 57 :** Analyse Canonique des Correspondances - échelle 3 - [22 taxa méiobenthiques temporaires ; 30 objets et 3 variables biotiques] - Approche indépendante - Projection des vecteurs environnementaux dans le plan 1-2. Valeurs propres : axe 1 : 0,562 et axe 2 : 0,481.(pour la signification des abréviations, voir le rabat de la dernière feuille du volume) 147
- Figure 58 :** Analyse Canonique des Correspondances - échelle 3 - [22 taxa méiobenthiques temporaires ; 30 objets et 3 variables biotiques] - Approche indépendante - Projection des taxa méiobenthiques temporaires dans le plan 1-2. Valeurs propres : axe 1 : 0,562 et axe 2 : 0,481 (pour la signification des abréviations, voir le rabat de la dernière feuille du volume) 147
- Figure 59 :** Partitionnement de la variance de la matrice méiobenthos temporaire suivant l'approche indépendante. Colonne gauche : matrice biotique a- avec l'espace comme variables explicatives ; b- avec le temps comme variables explicatives ; c- avec l'espace-temps comme variables explicatives. Colonne droite : matrice abiotique d- avec l'espace comme variables explicatives ; e- avec le temps comme variables explicatives ; f- avec l'espace-temps comme variables explicatives. 150
- Figure 60 :** Partitionnement de la variance de la matrice méiobenthos temporaire suivant l'approche additive. a- analyse avec les variables environnementales et l'espace comme variables explicatives. b- analyse avec les variables environnementales et le temps comme variables explicatives. c- analyse avec les variables environnementales et l'espace-temps

comme variables explicatives	153
Figure 61 : Evolution du nombre de Nématodes présents dans la masse d'eau (à 1 mètre du fond) en fonction de la vitesse du courant durant un cycle de marée. (Site de Gravelines, 22.06.1991)	160
Figure 62 : Schéma des principaux facteurs structurant l'habitat de la méiofaune (Giere, 1993)	164
Figure 63 : Localisation géographique des répliqués des 13 prélèvements macrobenthiques effectués à l'échelle du suivi à long terme : station Gravelines.	174
Figure 64 : Plan 1-2 (axe 1 : horizontal ; axe 2 : vertical) de l'AFC réalisée sur les densités du macrobenthos à l'échelle 1 (50m ²). Projection séparée des stations date par date.	176
Figure 65 : plan 1-2 de l'AFC réalisée sur la matrice [58 espèces macrobenthiques - 105 objets] - échelle 1 - projection des espèces - l'axe 1 explique 23,27% de la variance, l'axe 2 : 12,39%. (pour la signification des abréviations, voir le rabat de la dernière feuille du volume)	178
Figure 66 : Localisation des prélèvements structurant l'axe 1 de l'AFC sur la totalité des données. - échelle 1-	179
Figure 67 : plan 1-2 de l'AFC réalisée sur la matrice [53 espèces macrobenthiques - 73 objets] - échelle 1 - projection des objets - l'axe 1 explique 25,47% de la variance, l'axe 2 : 20,55%	180
Figure 68 : plan 2-3 de l'AFC réalisée sur la matrice [53 espèces macrobenthiques - 73 objets] - échelle 1 - projection des objets - l'axe 2 explique 20,55% de la variance, l'axe 3 : 16,49%.	181
Figure 69 : plan 1-2 de l'AFC réalisée sur la matrice [53 espèces macrobenthiques - 73 objets] - échelle 1 - projection des espèces - l'axe 1 explique 25,47% de la variance, l'axe 2 : 20,55%. (pour la signification des abréviations, voir le rabat de la dernière feuille du volume)	182
Figure 70 : plan 2-3 de l'AFC réalisée sur la matrice [53 espèces macrobenthiques - 73 objets] - échelle 1 - projection des espèces - l'axe 2 explique 20,55% de la variance, l'axe 3 : 16,49%. (pour la signification des abréviations, voir le rabat de la dernière feuille du volume)	182
Figure 71 : plan 1-2 de l'AFC réalisée sur la matrice [58 espèces macrobenthiques - 14 dates de prélèvements] - échelle 1 - projection des dates - l'axe 1 explique 32,22% de la variance, l'axe 2 : 18,82%. (1 date = somme de tous les prélèvements à cette date)	184
Figure 72 : plan 1-2 de l'AFC réalisée sur la matrice [53 espèces macrobenthiques - 11 dates de prélèvements] - échelle 1 - projection des dates - l'axe 1 explique 32,24% de la variance, l'axe 2 : 22,42%. (1 date = somme de tous les prélèvements à cette date)	184
Figure 73 : représentation de l'évolution du système macrobenthique sur les 3 premiers axes de l'AFC effectuée sur la matrice [53 espèces macrobenthiques - 11 dates de	

- prélèvements] (75,36% de la variance est expliquée) 186
- Figure74 :** Dendrogramme des affinités spécifiques entre répliquats. Macrobenthos - échelle 1 - distance de bray-Curtis, méthode de groupement selon l'association moyenne (UPGMA), coefficient de corrélation cophénétique : 0,8936.
le n° correspond au répliquat, la lettre à la date : a=15.03.91 ; b=02.07.91 ; c=11.09.91 ; d=03.12.91 ; e=20.02.92 ; f=13.05.92 ; g=04.06.92 ; h=03.07.92 ; i=01.10.92 ; j=09.12.92 ; k=02.02.93 ; l=11.03.93 ; m=09.04.93 188
- Figure75 :** Dendrogramme des affinités spécifiques entre dates (une date = somme de tous les prélèvements à cette date). Macrobenthos - échelle 1 - distance de bray-Curtis, méthode de groupement selon l'association moyenne (UPGMA), coefficient de corrélation cophénétique : 0,8973. 189
- Figure 76 :** Corrélogramme de Mantel sur la totalité des données - échelle 1 - une classe de distance représente 30 jours. Les carrés pleins indiquent un r de Mantel significatif au seuil $p=0,05$ après correction de Bonferroni ($0,05/24=0,00208$) 190
- Figure 77 :** Corrélogramme de Mantel effectué après avoir éliminé les données du 11.09.1991, 13.05.1992 & 02.02.1993 - échelle 1 - une classe de distance représente 30 jours. Les carrés pleins indiquent un r de Mantel significatif au seuil $p=0,05$ après correction de Bonferroni ($0,05/21=0,00238$) 190
- Figure 78 :** Cartographie de l'axe 1 de l'ACC partielle effectuée sur les données macrobenthiques contraintes par les variables spatiales en ayant éliminé l'effet du temps. Les croix correspondent à la localisation de tous les répliquats. x : longitude (en m.). y : latitude (en m.) 194
- Figure 79 :** Représentation séparée de la dispersion des stations date par date dans le plan 1 (horizontal) - 2 (vertical) de l'AFC effectuée sur la matrice des densités macrobenthiques. L'échelle des abscisses et des ordonnées va de -1 à +1. Echelle 2. 195
- Figure 80 :** Représentation séparée de la dispersion des stations date par date dans le plan 2 (horizontal) - 3 (vertical) de l'AFC effectuée sur la matrice des densités macrobenthiques. L'échelle des abscisses et des ordonnées va de -1 à +1. Echelle 2. 195
- Figure 81 :** Plan 1-2 de l'AFC réalisée sur la matrice [71 espèces macrobenthiques - 112 objets] - échelle 2 - projection des espèces - l'axe 1 explique 19,10% de la variance, l'axe 2 : 16,00%. (pour la signification des abréviations, voir le rabat de la dernière feuille du volume) 197
- Figure 82 :** Plan 2-3 de l'AFC réalisée sur la matrice [71 espèces macrobenthiques - 112 objets] - échelle 2 - projection des espèces - l'axe 2 explique 16,00% de la variance, l'axe 3 : 12,60%. (pour la signification des abréviations, voir le rabat de la dernière feuille du volume) 197
- Figure 83 :** Représentation de la dispersion des relevés station par station dans le plan 1 (horizontal) - 2 (vertical) de l'AFC effectuée sur la matrice des densités macrobenthiques - échelle 2 - l'échelle des abscisses et des ordonnées va de -1 à +1. 198
- Figure 84 :** Représentation de la dispersion des relevés station par station dans le plan 2 (horizontal) - 3 (vertical) de l'AFC effectuée sur la matrice des densités macrobenthiques

- échelle 2 - l'échelle des abscisses et des ordonnées va de -1 à +1. 198
- Figure 85 :** Evolution temporelle des densités (N/1,6m²) de quelques espèces caractéristiques de l'attracteur du système dominé par *Abra alba* (colonne gauche) et après le recrutement d'*Ensis directus* (colonne droite).
Les densités (ordonnées) sont exprimées en nbre d'individus sur la totalité des stations à chaque relevé de l'échelle 2. L'échelle des ordonnées varie en fonction de l'espèce et l'échelle de temps des abscisses n'obéit pas aux intervalles réels. 200
- Figure 86 :** Dendrogramme des affinités spécifiques entre objets. Macrobenθος - échelle 2 - distance de Bray-Curtis, méthode de groupement selon l'association moyenne (UPGMA), coefficient de corrélation cophénétique : 0,7532.
le n° correspond au réplikat, la lettre à la date : a=15.03.91 ; b=02.07.91 ; c=11.09.91 ; d=03.12.91 ; e=20.02.92 ; f=13.05.92 ; g=04.06.92 ; h=03.07.92 ; i=01.10.92 ; j=09.12.92 ; k=02.02.93 ; l=11.03.93 ; m=09.04.93 ; n=09.06.93 201
- Figure 87 :** Projection dans le plan 1-2 de l'AFC des groupes formés par la classification (figure 86) 202
- Figure 88 :** Projection dans le plan 2-3 de l'AFC des groupes formés par la classification (figure 86) 202
- Figure 89 :** Corrélogramme de Mantel - échelle 2 - une classe de distance représente 30 jours. Les carrés pleins indiquent un r de Mantel significatif au seuil p=0,05 après correction de Bonferroni (0,05/26=0,00192) 203
- Figure 90 :** Analyse Canonique des Correspondances - échelle 2 - [71 espèces macrobenthiques ; 112 objets et 2 variables environnementales]. Projection des vecteurs environnementaux dans le plan 1-2. Valeurs propres : axe 1 : 0,133 et axe 2 : 0,035.
(pour la signification des abréviations, voir le rabat de la dernière feuille du volume) 206
- Figure 91 :** Représentation de la dispersion des relevés station par station dans le plan 1 (horizontal) - 2 (vertical) de l'ACC - échelle 2 - l'échelle des abscisses et des ordonnées va de -1 à +1. 207
- Figure 92 :** Représentation séparée de la dispersion des stations date par date dans le plan 1 (horizontal) - 2 (vertical) de l'ACC - échelle 2 - L'échelle des abscisses et des ordonnées va de -1 à +1. 207
- Figure 93 :** Evolution date par date, pour chaque station, de la proportion de sablons (trame blanche) et de sables fins (trame noire). (% par rapport à la totalité de la fraction granulométrique) - échelle 2 - 208
- Figure 94 :** Analyse Canonique des Correspondances - échelle 2 - [71 espèces macrobenthiques ; 112 objets et 2 variables environnementales]. Projection des espèces dans le plan 1-2. Valeurs propres : axe 1 : 0,133 et axe 2 : 0,035. (pour la signification des abréviations, voir le rabat de la dernière feuille du volume) 209
- Figure 95 :** Partitionnement de la variance de la matrice macrobenθος suivant l'approche globale. a- analyse avec les variables environnementales et l'espace comme variables explicatives. b- analyse avec les variables environnementales et le temps comme

variables explicatives. c- analyse avec les variables environnementales et l'espace-temps comme variables explicatives	212
Figure 96 : Plan 1-2 de l'AFC réalisée sur la matrice [49 espèces macrobenthiques - 48 objets] - échelle 3 - projection des objets - l'axe 1 explique 15,80 % de la variance, l'axe 2 14,34%. (les lettres correspondent aux stations de prélèvements, les chiffres aux dates : 1 : 20.02.92 ; 2 : 03.07.92 & 3 : 09.06.93)	213
Figure 97 : Plan 1-2 de l'AFC réalisée sur la matrice [49 espèces macrobenthiques - 48 objets] - échelle 3 - projection des espèces - l'axe 1 explique 15,80 % de la variance, l'axe 2 14,34%. (pour la signification des abréviations, voir le rabat de la dernière feuille du volume)	214
Figure 98 : Plan 3-4 de l'AFC réalisée sur la matrice [49 espèces macrobenthiques - 48 objets] - échelle 3 - projection des objets - l'axe 3 explique 8,11 % de la variance, l'axe 4 8,02 %. (les lettres correspondent aux stations de prélèvements, les chiffres aux dates : 1 : 20.02.92 ; 2 : 03.07.92 & 3 : 09.06.93)	216
Figure 99 : Plan 3-4 de l'AFC réalisée sur la matrice [49 espèces macrobenthiques - 48 objets] - échelle 3 - projection des espèces - l'axe 3 explique 8,11 % de la variance, l'axe 4 8,02%. (pour la signification des abréviations, voir le rabat de la dernière feuille du volume)	217
Figure 100 : Plan 1-2 de l'AFC réalisée sur les densités macrobenthiques à l'échelle 3 (40 km ²). Projection séparée des stations date par date.	218
Figure 101 : Dendrogramme des affinités spécifiques entre objets. Macrobenthos - échelle 3 - distance de Bray-Curtis, méthode de groupement selon l'association moyenne (UPGMA), coefficient de corrélation cophénétique : 0,7190. (les lettres correspondent aux stations de prélèvements, les chiffres aux dates : 1 : 20.02.92 ; 2 : 03.07.92 & 3 : 09.06.93)	219
Figure 102 : Analyse Canonique des Correspondances - échelle 3 - [49 espèces macrobenthiques ; 48 objets et 4 variables environnementales]. Projection des vecteurs environnementaux dans le plan 1-2. Valeurs propres : axe 1 : 0,720 et axe 2 : 0,389. (pour la signification des abréviations, voir le rabat de la dernière feuille du volume)	222
Figure 103 : Analyse Canonique des Correspondances - échelle 3 - [49 espèces macrobenthiques ; 48 objets et 4 variables environnementales]. Projection des espèces dans le plan 1-2. Valeurs propres : axe 1 : 0,720 et axe 2 : 0,389. (pour la signification des abréviations, voir le rabat de la dernière feuille du volume)	223
Figure 104 : Analyse Canonique des Correspondances - échelle 3 - [49 espèces macrobenthiques ; 48 objets et 4 variables environnementales]. Projection des objets dans le plan 1-2. Valeurs propres : axe 1 : 0,720 et axe 2 : 0,389. (les lettres correspondent aux stations de prélèvements, les chiffres aux dates : 1 : 20.02.92 ; 2 : 03.07.92 & 3 : 09.06.93)	224
Figure 105 : Partitionnement de la variance de la matrice des densités macrobenthiques. a- analyse avec les variables environnementales et l'espace comme variables explicatives. b- analyse avec les variables environnementales et le temps comme variables explicatives. c- analyse avec les variables environnementales et l'espace-temps comme variables explicatives	227

- Figure 106** : Schéma d'un changement radical de bassin d'attraction d'un système suite à une perturbation (O'Neill *et al.*, 1989). 228
- Figure 107** : Schéma d'une bifurcation « légère » dans le système (O'Neill *et al.*, 1989) 228
- Figure 108** : Comparaison de l'évolution des densités méiobenthiques et macrobenthiques à l'échelle 2 totale (somme de toutes les stations à chaque date). Méiobenthos : n/160cm²; Macrobenthos : n/1,6m²). L'origine des abscisses correspond au 01.01.1991. 230
- Figure 109** : Cartographie date par date du premier axe canonique de l'ACC macrobenthos par variables environnementales. Les isolignes ont un pas de 0,2. Echelle 3. a. localisation et identification des stations; b. 20.02.1992; c. 03.07.1992; d. 09.06.1993. abscisses : longitude (en km). Ordonnée : latitude (en km). 231

Liste des tableaux

Tableau 1 : Calendrier des campagnes.	26
Tableau 2 : Procédure de calcul pas à pas de la méthode de Borcard <i>et al</i> (1992) (modifié de Belgrano, 1995).	45
Tableau 3 : Identification des espèces structurantes à chaque date de prélèvement à l'échelle d'observation 2 (1 km ²) suite aux analyses exploratoires.	74
Tableau 4 : Variance expliquée par chaque facteur retenu par la procédure de « forward selection » dans chaque matrice environnement, espace, temps et espace-temps utilisée pour les ACC et ACC partielles basée sur la totalité des facteurs environnementaux (<i>approche globale</i>).	84
Tableau 5 : Somme des valeurs propres canoniques issues des ACC et ACC partielles et résultats des tests par permutation (999 permutations) effectués pour <i>l'approche globale</i> . Analyses effectuées avec : -a- les variables environnementales et l'espace comme variables explicatives ; -b- les variables environnementales et le temps comme variables explicatives ; -c- les variables environnementales et l'espace-temps comme variables explicatives.	88
Tableau 6 : Variance expliquée par chaque facteur retenu par la procédure de « forward selection » dans chaque matrice biotique, abiotique, espace, temps et espace-temps utilisée pour les ACC et ACC partielles dans <i>l'approche indépendante</i> .	91
Tableau 7 : Somme des valeurs propres canoniques issues des ACC et ACC partielles et résultats des tests par permutation (999 permutations) effectués pour <i>l'approche indépendante</i> . Analyses effectuées sur les variables biotiques avec : -a- les variables environnementales et l'espace comme variables explicatives ; -b- les variables environnementales et le temps comme variables explicatives ; -c- les variables environnementales et l'espace-temps comme variables explicatives.	94
Tableau 8 : Somme des valeurs propres canoniques issues des ACC et ACC partielles et résultats des tests par permutation (999 permutations) effectués pour <i>l'approche indépendante</i> . Analyses effectuées sur les variables abiotiques avec : -a- les variables environnementales et l'espace comme variables explicatives ; -b- les variables environnementales et le temps comme variables explicatives ; -c- les variables environnementales et l'espace-temps comme variables explicatives.	94
Tableau 9 : Variance expliquée par chaque facteur retenu par la procédure de « forward selection » dans chaque matrice environnement, espace, temps et espace-temps utilisée pour les ACC et ACC partielles dans <i>l'approche indépendante</i> .	101
Tableau 10 : Somme des valeurs propres canoniques issues des ACC et ACC partielles et résultats des tests par permutation (999 permutations) effectués pour <i>l'approche globale</i> . Analyses effectuées avec : -a- les variables environnementales et l'espace comme variables explicatives ; -b- les variables environnementales et le temps comme variables explicatives ; -c- les variables environnementales et l'espace-temps comme variables explicatives.	107

Tableau 11 : Variance expliquée par chaque facteur retenu par la procédure de « forward selection » dans chaque matrice environnement, espace, temps et espace-temps utilisée pour les ACC et ACC partielles dans l' <u>approche indépendante</u> .	110
Tableau 12 : Somme des valeurs propres canoniques issues des ACC et ACC partielles et résultats des tests par permutation (999 permutations) effectués pour l' <u>approche indépendante</u> . Analyses effectuées avec les variables biotiques et : -a- les variables environnementales et l'espace comme variables explicatives ; -b- les variables environnementales et le temps comme variables explicatives ; -c- les variables environnementales et l'espace-temps comme variables explicatives.	112
Tableau 13 : Somme des valeurs propres canoniques issues des ACC et ACC partielles et résultats des tests par permutation (999 permutations) effectués pour l' <u>approche indépendante</u> . Analyses effectuées avec les variables abiotiques et : -a- les variables environnementales et l'espace comme variables explicatives ; -b- les variables environnementales et le temps comme variables explicatives ; -c- les variables environnementales et l'espace-temps comme variables explicatives.	112
Tableau 14 : Somme des valeurs propres canoniques issues des ACC et ACC partielles et résultats des tests par permutation (999 permutations) effectués pour l' <u>approche additive</u> . Analyses effectuées avec: -a- les variables environnementales et l'espace comme variables explicatives ; -b- les variables environnementales et le temps comme variables explicatives ; -c- les variables environnementales et l'espace-temps comme variables explicatives.	114
Tableau 15 : Identification des espèces méiobenthiques structurantes à chaque date de prélèvements à l'échelle d'observation 3 (40 km ²) suite aux analyses exploratoires.	126
Tableau 16 : Variance expliquée par chaque facteur retenu par la procédure de « forward selection » dans chaque matrice environnement, espace, temps et espace-temps utilisée pour les ACC et ACC partielles basées sur la totalité des facteurs environnementaux (<u>approche globale</u>)	130
Tableau 17 : Somme des valeurs propres canoniques issues des ACC et ACC partielles et résultats des tests par permutation (999 permutations) effectués pour l' <u>approche globale</u> . Analyses effectuées avec: -a- les variables environnementales et l'espace comme variables explicatives ; -b- les variables environnementales et le temps comme variables explicatives ; -c- les variables environnementales et l'espace-temps comme variables explicatives.	134
Tableau 18 : Variance expliquée par chaque facteur retenu par la procédure de « forward selection » dans chaque matrice biotique, abiotique, espace, temps et espace-temps utilisée pour les ACC et ACC partielles dans l' <u>approche indépendante</u> .	136
Tableau 19 : Variance expliquée par chaque facteur retenu par la procédure de « forward selection » dans chaque matrice environnement, espace, temps et espace-temps utilisée pour les ACC et ACC partielles basées sur la totalité des facteurs environnementaux (<u>approche globale</u>)	138

Tableau 20 : Somme des valeurs propres canoniques issues des ACC et ACC partielles et résultats des tests par permutation (999 permutations) effectués pour <i><u>l'approche globale</u></i> . Analyses effectuées avec: -a- les variables environnementales et l'espace comme variables explicatives ; -b- les variables environnementales et le temps comme variables explicatives ; -c- les variables environnementales et l'espace-temps comme variables explicatives.	143
Tableau 21 : Variance expliquée par chaque facteur retenu par la procédure de « forward selection » dans chaque matrice biotique, abiotique, espace, temps et espace-temps utilisée pour les ACC et ACC partielles dans <i><u>l'approche indépendante</u></i> .	146
Tableau 22 : Somme des valeurs propres canoniques issues des ACC et ACC partielles et résultats des tests par permutation (999 permutations) effectués pour <i><u>l'approche indépendante</u></i> . Analyses effectuées avec les variables biotiques et : -a- les variables environnementales et l'espace comme variables explicatives ; -b- les variables environnementales et le temps comme variables explicatives ; -c- les variables environnementales et l'espace-temps comme variables explicatives.	143
Tableau 23 : Somme des valeurs propres canoniques issues des ACC et ACC partielles et résultats des tests par permutation (999 permutations) effectués pour <i><u>l'approche indépendante</u></i> . Analyses effectuées avec les variables abiotiques et : -a- les variables environnementales et l'espace comme variables explicatives ; -b- les variables environnementales et le temps comme variables explicatives ; -c- les variables environnementales et l'espace-temps comme variables explicatives.	143
Tableau 24 : Somme des valeurs propres canoniques issues des ACC et ACC partielles et résultats des tests par permutation (999 permutations) effectués pour <i><u>l'approche additive</u></i> . Analyses effectuées avec: -a- les variables environnementales et l'espace comme variables explicatives ; -b- les variables environnementales et le temps comme variables explicatives ; -c- les variables environnementales et l'espace-temps comme variables explicatives.	152
Tableau 25 : Distance (arrondie au nombre entier) entre chaque station et amplitude du « transect » effectué à l'échelle 1 pour chaque relevé.	175
Tableau 26 : Variance expliquée par les facteurs retenus par la procédure de « forward selection » dans les matrices espace et temps utilisées pour les ACC et ACC partielles - échelle 1 -	192
Tableau 27 : Variance expliquée par chaque facteur retenu par la procédure de « forward selection » dans chaque matrice environnement, espace, temps et espace-temps utilisée pour les ACC et ACC partielles - échelle 2 -	204
Tableau 28 : Somme des valeurs propres canoniques issues des ACC et ACC partielles et résultats des tests par permutation (999 permutations). Analyses effectuées avec : -a- les variables environnementales et l'espace comme variables explicatives ; -b- les variables environnementales et le temps comme variables explicatives ; -c- les variables environnementales et l'espace-temps comme variables explicatives.	210

Tableau 29 : Variance expliquée par chaque facteur retenu par la procédure de « forward selection » dans chaque matrice environnement, espace, temps et espace-temps utilisée pour les ACC et ACC partielles - échelle 3 -

221

Tableau 30 : Somme des valeurs propres canoniques issues des ACC et ACC partielles et résultats des tests par permutation (999 permutations). Analyses effectuées avec : -a- les variables environnementales et l'espace comme variables explicatives ; -b- les variables environnementales et le temps comme variables explicatives ; -c- les variables environnementales et l'espace-temps comme variables explicatives.

226

INTRODUCTION

« On définit une chose (à tort) par ce qu'elle est
censée être, au lieu de la définir par ses relations
avec les autres éléments »

G.Bateson (1972)

INTRODUCTION

Position du problème - hypothèses de travail

Dès le début du siècle, les premières études quantitatives sur les peuplements macrobenthiques subtidaux ont été entreprises en Europe du Nord dans un but essentiellement descriptif (Petersen, 1911, 1913, 1918). Il faut cependant attendre les années 60 pour que de telles études soient mises en place en Manche par Holme (1961, 1966), en Mer du Nord par McIntyre (1958), Buchanan (1963), Eisma (1966) et Stripp (1969). En Manche-Mer du Nord, les premières recherches françaises ont porté sur la bionomie, notamment sous l'impulsion de Cabioch (1968). A la suite de ces travaux, une approche descriptive des communautés benthiques, principalement réalisée entre 1971 et 1976 (RCP "Benthos de la Manche") a permis de dresser une cartographie préliminaire des principaux peuplements macrobenthiques subtidaux des côtes françaises de la Manche à la Baie sud de la Mer du Nord (frontière Belge) (Retière, 1975, 1979 ; Cabioch & Gentil, 1975 ; Gentil, 1976 ; Cabioch & Glaçon, 1975, 1977 ; Cabioch *et al.*, 1977). Cette base de données fournit par ailleurs toujours à l'heure actuelle des informations importantes sur la répartition des peuplements macrobenthiques subtidaux à grande échelle (Sanvicente-Añorve, 1995 ; Sanvicente-Añorve & Leprêtre, 1995 ; Sanvicente-Añorve *et al.*, 1996).

Développement des études macrobenthiques dans la baie sud de la Mer du Nord

C'est à partir du milieu des années 70, que des études localisées dans le détroit du Pas de Calais et la partie française de la Mer du Nord ont été menées, tant au niveau de la zone géographique complète (Souplet *et al.*, 1980) qu'au niveau de peuplements macrobenthiques particuliers (peuplement des sables fins envasés à *Abra alba*, peuplement des sables moyens à *Ophelia borealis*,...)(Dewarumez, 1979). Marquée par un fort hydrodynamisme, la Baie sud de la Mer du Nord présente un double gradient (ouest-est et côte-large) d'affinement du sédiment lié à un double gradient d'atténuation des courants de marée. Cette structure sédimentologique conditionne la répartition des communautés macrobenthiques sous forme d'allongements d'ouest en est, permettant dans certains cas l'installation de vastes continuum biologiques (Dewarumez *et al.*, 1986 ; Davoult *et al.*, 1988 ; Prygiel *et al.*, 1988). La plus côtière de ces communautés, la "communauté des sables fins envasés à *Abra alba*", constitue un continuum à mésoéchelle depuis le Cap Blanc-Nez jusqu'à l'estuaire de l'Escaut au moins comme ont pu le

montrer les travaux français, belges et néerlandais (Dewarumez *et al.* 1976 ; Dewarumez, 1979 ; Govaere *et al.*, 1980 ; Souplet *et al.*, 1980 ; Souplet & Dewarumez, 1980 ; Vanosmael *et al.*, 1982 ; Prygiel *et al.*, 1988). Ce peuplement des sables fins envasés fait l'objet d'un suivi régulier depuis 1976 dans la partie française de la Mer du Nord (site de Gravelines).

Fluctuations du peuplement des sables fins envasés : problèmes d'interprétation

D'importantes fluctuations saisonnières, pluriannuelles et imprévisibles d'abondance et de structure ont été notées dans l'évolution temporelle du peuplement à *Abra alba* sur le site de Gravelines. Certaines années (1983-84 par exemple) montrent clairement l'existence d'un cycle saisonnier concernant un petit nombre d'espèces (*Abra alba*, *Tellina fabula*, *Nephtys hombergii*, *Spiophanes bombyx* par exemple), mais il n'est pas détectable tous les ans et ne concerne pas systématiquement les mêmes espèces (Dewarumez, en prép.). Des basculements bionomiques très importants intéressant surtout les principales espèces du peuplement (*Abra alba*, *Tellina fabula*, *Lanice conchilega*, *Spiophanes bombyx*, *Sagartia troglodytes*, *Phyllodoce mucosa*, *Magelona mirabilis* et *Eumida sanguinea* notamment) sont notés, principalement en début d'été, mais parfois à d'autres périodes de l'année. Par exemple, les densités extrêmes notées pour *Spiophanes bombyx* sont de 2 et 23899 ind.m⁻², pour *Abra alba* de 13 et 8907 ind. m⁻² et pour *Lanice conchilega* de 7 et 60000 ind.m⁻² (Dewarumez, en prép.). Ces brusques variations de densités provoquent d'importantes fluctuations de biomasse (qui reste toutefois toujours élevée : 60 à 400 g. m⁻² par rapport à ce qui est observé ailleurs dans ce type de peuplement) mais n'affectent pas réellement la structure générale qualitative du peuplement (le cortège spécifique reste toujours caractéristique du peuplement à *Abra alba*) (Dewarumez *et al.*, 1986). Cependant, il peut apparaître épisodiquement un faciès paucispécifique¹ du peuplement qui est alors dominé par des espèces sabulicoles : *Nephtys cirrosa* et *Cerebratulus* sp. par exemple (Carpentier, 1993).

Ces importantes fluctuations sont connues dans de nombreuses communautés macrobenthiques côtières (Glémarec, 1979 ; Gray & Christie, 1983 ; Dauvin, 1984 ; Buchanan & Moore, 1986). Les variations cycliques sont généralement reliées aux variations climatiques : saison, cycle d'activité solaire (Glémarec, 1979 ; Gray & Christie, 1983 ; Ibanez *et al.*, 1993 ; Fromentin, 1995) et les variations acycliques sont la résultante de causes multifactorielles : facteurs anthropiques (e.g. pollution), changements brutaux ou graduels de facteurs de

¹ **Faciès paucispécifique:** domination d'un petit nombre d'espèces caractérisant un état particulier (dans le temps et/ou l'espace) de la communauté (vieillesse, stress, singularité édaphique....)

l'environnement (Eagle, 1975 ; Buchanan & Moore, 1986 ; Dauvin & Ibanez, 1986 ; Dewarumez *et al.*, 1986 ; Ibanez & Dauvin, 1988). Mais l'un des facteurs les plus importants est l'apport de juvéniles dans la population adulte macrobenthique.

Les cycles de vie des invertébrés marins benthiques sont classés en deux types (Mileikovsky, 1971 & 1974 ; Chia, 1974 ; Bachelet, 1987) (figure 1):

1- un cycle benthopélagique : le développement larvaire est partiellement ou entièrement pélagique, avec une durée de vie larvaire pélagique variable : de quelques heures à quelques semaines voire un mois. Les larves sont alors soit lécithotrophes, soit planctotrophes. (figure 1a).

2- un cycle holobenthique : tous les stades de développement se déroulent au niveau du substrat par ovoviviparité ou développement direct (à l'intérieur de pontes protectrices)(figure 1b)

Dans le peuplement à *Abra alba* de la Baie sud de la Mer du Nord, près de 95% des espèces ont un cycle benthopélagique (Dewarumez *et al.*, 1993). Il s'ensuit que la dispersion des panaches larvaires par les processus hydrodynamiques (advection, diffusion) doit être une phase capitale du recrutement subséquent². Or, les larves méroplanctoniques émises sur le site de Gravelines subissent, en condition de vent nul, une dérive vers le nord-est du fait des courants de marée. De plus, le peuplement à *Abra alba* est présent sous forme d'isolats en Manche orientale (Cabioch & Glaçon, 1975 & 1977) et les larves de cette région peuvent difficilement coloniser la zone étudiée principalement à cause de l'effet de cap occasionné par le Cap Gris-Nez et le Cap Blanc-Nez, qui a tendance à rejeter vers le large les masses d'eau provenant du sud (Bentley, 1985 ; Arnal, 1988 ; Belgrano *et al.*, 1990). Se pose alors dans ces conditions la question du maintien à long terme d'un peuplement qui ne semble pas pouvoir être alimenté par des populations larvaires exogènes de la Manche (Dewarumez, en prép.).

Afin de répondre à cette question, d'expliquer les fluctuations observées à partir des facteurs exposés ci-dessus et de mieux cerner le déterminisme du recrutement, deux actions principales ont été entreprises :

1- un programme sur le REcrutement en Mer du NORd dans le peuplement à *Abra alba* (RENORA) a été mis en place dès 1986 à l'échelle de la baie sud de la Mer du Nord,

² nous appellerons "sédentarisation" ou "recrutement méiobenthique" le passage de la phase larvaire pélagique à la phase benthique juvénile (méiobenthos temporaire) et "recrutement" le passage du stade juvénile (méiobenthos temporaire) au stade adulte (macrobenthos)

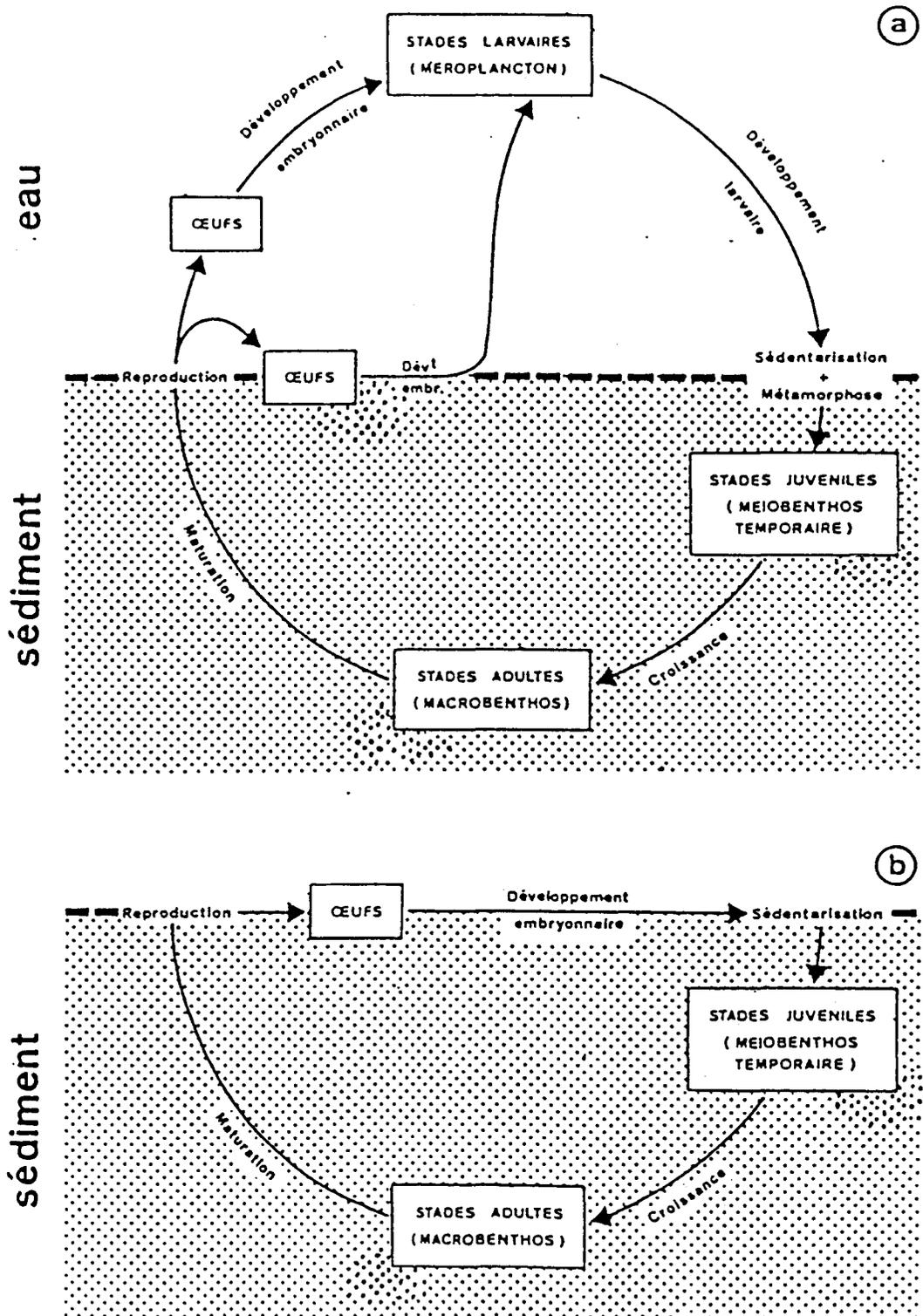


Figure 1 : Schéma du développement ontogénique des espèces du macrobenthos à cycle de vie benthoplanctonique (a) ou holobenthique (b) (d'après Bachelet, 1987)

projet réunissant des laboratoires français, belges et néerlandais (programme initié à la Station Marine de Wimereux par J.-M. Dewarumez) (Belgrano *et al.*, 1990). La thématique de ce programme est d'étudier les interactions entre processus physiques et biologiques dans le but de mieux comprendre l'influence des phases larvaires pélagiques et juvéniles benthiques sur les fluctuations des principales espèces macrobenthiques à cycle benthopélagique. Ce projet, partiellement rattaché au PNDR (Programme National sur le Déterminisme du Recrutement), s'en démarque cependant par le fait que le problème est abordé sous un angle multispécifique, puisque les espèces ayant montré des fluctuations de recrutement sont diverses, et que ces fluctuations ne sont pas indépendantes les une des autres. Les campagnes effectuées de 1987 à 1991 entre Calais et l'estuaire de l'Escaut (Oosterschelde) ont porté sur la phase larvaire pélagique de la problématique du programme RENORA (Belgrano *et al.*, 1990 ; Belgrano, 1995). Le volet benthique de RENORA a été abordé à partir de 1991 (Luczak, 1991).

2- La série temporelle du suivi du peuplement macrobenthique (1976-1992) a été analysée dans le cadre du Programme National d'Océanographie Côtière au niveau de l'opération "série à long terme" (PNOC-slt) (Dauvin & Ibanez, 1995). Les cinq principaux objectifs de cette opération sont [1] d'identifier des changements temporels des écosystèmes côtiers (cycles annuels, évolutions pluri-annuelles, tendance, évènements aperiodiques...), [2] d'identifier dans le déterminisme des séries les composantes climatiques, anthropiques et biologiques, [3] d'identifier dans chaque série les composantes globales et locales (études intra- et inter-sites), [4] de comprendre les accidents ou variations dans la dynamique des populations d'espèces marines et enfin [5] de prédire les changements temporels des écosystèmes (Dauvin & Ibanez, 1995).

Programme PNOC - opération série à long terme

L'analyse de la série temporelle a mis en évidence une très grande complexité du système. La variabilité de la composition spécifique du peuplement est importante, que ce soit au niveau saisonnier (pas de cycle annuel perceptible) ou à long terme. Elle a un double aspect : local et global. Au niveau global, plus précisément en ce qui concerne l'impact des phénomènes climatiques à méso-échelle, un cycle de 7 ans environ a pu être mis à jour (Fromentin, 1995 ; Fromentin *et al.*, 1996 ; Carpentier *et al.*, 1996), cycle qui a déjà été mentionné dans d'autres communautés benthiques par Rees & Walker (1983) et Lundalv & Christie (1986). Il coïncide avec le cycle de la température mis en évidence par Fromentin & Ibanez (1994). Il est cependant uniquement généré par les espèces caractéristiques du

peuplement : *Abra alba*, *Tellina fabula*, *Nephtys hombergii*, *Phyllodoce mucosa*, *Eumida sanguinea*, *Notomastus latericeus*, *Lanice conchilega*, *Spiophanes bombyx*, *Pectinaria koreni* et *Macoma balthica* (Carpentier *et al.*, 1996). La dynamique temporelle du peuplement est, par ailleurs, sous l'influence des alternances entre périodes chaudes (1982, 1988-1990) et périodes froides (1978-1979, 1985-1986). Ce sont les conditions météorologiques saisonnières qui sont importantes, principalement les températures d'hiver et de printemps (Fromentin, 1995). Pour Carpentier *et al.* (1996), c'est la fin du printemps et le début de l'été (avril à juillet) qui sont les périodes les plus importantes pour l'évolution du peuplement au niveau des espèces caractéristiques. D'autre part, par rapport aux autres peuplements des sables fins envasés des côtes françaises du nord-ouest, l'impact climatique est plus important sur le site de Gravelines, la variabilité climatique locale y étant plus importante (Fromentin, 1995). Toutefois, Fromentin *et al.* (1996) indiquent que ce sont les conditions locales (biotiques ou abiotiques) qui constituent la source majeure de la variabilité temporelle de l'assemblage d'espèces macrobenthiques.

L'approche des peuplements au niveau structurel à l'aide des modèles stochastiques de distribution d'abondance développés par Tokeshi (1990, 1993) affine les résultats précédents en mettant en évidence l'existence de variations structurelles très importantes, mais sans relation majeure cette fois avec les variations climatiques à méso-échelle (Fromentin, 1995). Ce sont les facteurs locaux hydroclimatiques, abiotiques et biotiques, qui sont soupçonnés être les principales causes de ces variations. Les successions de populations macrobenthiques liées aux variations climatiques à méso-échelle n'induisent donc pas directement de changement de structure. En complément de ces résultats, Carpentier *et al.* (1996) ne retrouvent pas de cycle avec les espèces "secondaires" du peuplement³, mais une évolution qui semble liée aux changements de composition granulométrique du sédiment.

Programme RENORA

Le volet pélagique du programme RENORA a permis de mettre en évidence l'importance des interactions entre processus physiques et biologiques sur la répartition des « patches » méroplanctoniques dans la baie sud de la Mer du Nord. Les deux facteurs physiques les plus importants sont les courants de marée et les conditions de vent : en effet, les

³ Ces auteurs définissent comme « espèces secondaires » celles ayant une contribution à l'inertie des cinq premiers axes de l'AFC effectuée sur la matrice [81 dates de relevés de 1978 à 1992 - 151 taxa] inférieure à la moyenne de toutes les contributions et présentes plus de dix fois dans les 81 échantillons pris en compte. 40 espèces sont concernées.

courants de marée induisent une dérive des essaims méroplanctoniques parallèle à la côte et dirigée vers le nord-est ; les essaims larvaires sont bien individualisés et d'une taille voisine de 5 milles (Dewarumez *et al.*, 1993 ; Belgrano & Dewarumez, 1995). Ce transport peut être renforcé par un vent de W ou SW ou contrecarré, voire même inversé, quand il est orienté au NE (Belgrano *et al.*, 1990 ; Dewarumez *et al.*, 1993). Par ailleurs, les eaux de l'Escaut peuvent jouer un rôle considérable par un apport d'eaux dessalées beaucoup plus pauvres en plancton (Belgrano *et al.*, 1990b). Cet apport est permanent : le trajet normal des eaux originaires de l'estuaire de l'Escaut se fait vers le sud, le long des côtes belges jusqu'à hauteur d'Ostende-Blankenbergue, où un gyre se forme (Runday, 1975 ; Nihoul, 1975) (figure 2). Cependant l'extension vers le sud de cet apport peut être plus ou moins importante (pouvant atteindre Gravelines voire Calais : Belgrano *et al.*, 1990b ; Hecq *et al.*, 1992) et elle est fortement assujettie aux conditions météorologiques et surtout aux conditions de vent (Belgrano *et al.*, 1990 ; Dewarumez *et al.*, 1993).

Cette influence du vent a été illustrée par exemple en juin 1991 par une sédentarisation massive d'une nouvelle espèce pour le site : le Solenidae *Ensis directus*, dont les seules populations proches et connues sont situées sur les côtes nord de la Belgique (Luczak *et al.*, 1993). Cette sédentarisation a eu lieu après plusieurs jours de vent soutenu de N-NE. Cette importance du vent sur le transport larvaire avait déjà été mise en évidence en baie de Seine par Lagadeuc (1990, 1992) et Thiébaud *et al.* (1992) et dans la Chesapeake Bay par Goodrich *et al.* (1989). Ces facteurs physiques conditionnent de façon significative la répartition spatiale des essaims larvaires et des facteurs de l'environnement (Belgrano *et al.*, 1995a, b). Cependant, c'est la structuration spatiale des facteurs de l'environnement qui conditionne cette répartition spatiale observée : espace \Rightarrow environnement \Rightarrow méroplancton conformément au modèle de contrôle environnemental « ECM » (Environmental control model) (Belgrano, 1995 ; Belgrano *et al.*, 1995a, b).

Importance de la phase pélagique et benthique dans le cycle benthopélagique

La phase pélagique du cycle benthopélagique a longtemps été considérée comme la phase la plus critique du cycle depuis Thorson (1950, 1966). Les travaux récents de Bachelet (1987), Thiébaud (1994) et Olafsson *et al.* (1994) notamment, tendent à montrer que la phase méiobenthique temporaire du cycle (figure 1), et plus précisément les quelques semaines et mois suivant la sédentarisation, semblent être la phase la plus critique du recrutement. Ces conclusions varient en fait en fonction du point de vue de l'observateur de ce cycle

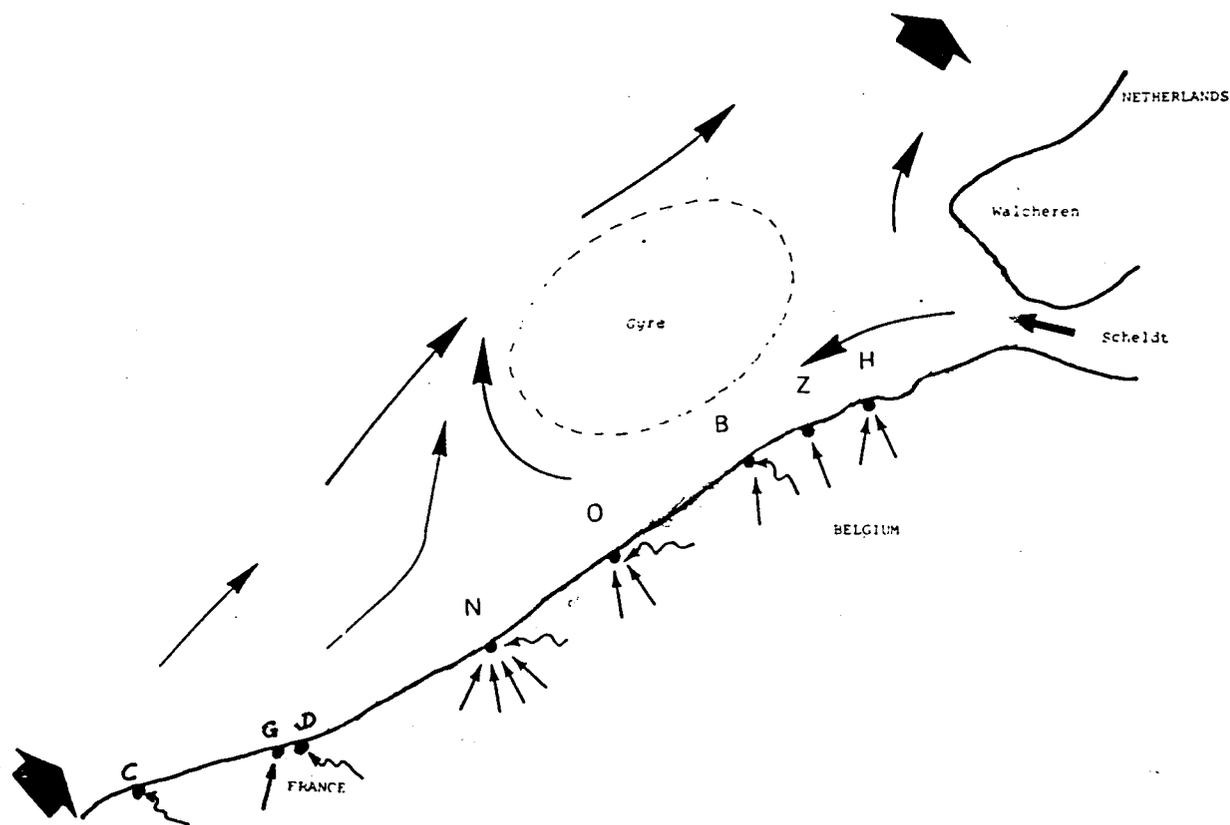


Figure 2 : Côte Belge et partie française de la Mer du Nord illustrant la circulation résiduelle induite par le gyre et les masses d'eau issus de l'Escaut superposée à la résiduelle des courants de marée. Les affluents côtiers de Calais (C), Gravelines (G), Dunkerque (D), Nieuport (N), Ostende (O), Blankenberghe (B), Zeebrugge (Z) et Heist (H) sont indiqués par des flèches. (flèches droites pour les rivières et canaux, ondulées pour les eaux d'épuration) (modifié d'après Nihoul *et al.*, 1989)

benthopélagique : en effet, à méso-échelle, la phase pélagique sera prépondérante dans le cycle dans la mesure où une absence de résonance entre phénomènes physiques (courants, vents, conditions hydrologiques) et biologique (ponte et émission de larves dans la masse d'eau) peut conduire à une perte de l'essaim larvaire observé par transport vers le large et/ou sur des fonds défavorables. En revanche, du point de vue benthique, l'observateur s'attachera plutôt à la sédentarisation des essaims larvaires ayant bénéficié d'une résonance entre processus physiques et biologiques (arrivée de l'essaim sur une zone de sédentarisation *a priori* "viable") ; dans ce cas, le passage de la toute jeune post-larve à l'adulte macrobenthique sera conditionné par sa survie dans les quelques mois suivant la sédentarisation. Appréhender de manière fonctionnelle les processus écologiques mis en cause dans le déterminisme du recrutement nécessite donc d'introduire l'échelle spatio-temporelle. Les hypothèses de Thorson (1950, 1966) semblent donc vérifiées à moyenne et grande échelle spatiale ; par contre, à petite échelle spatiale il ne doit pas y avoir de phase critique au niveau pélagique *vis à vis de la problématique posée*, à savoir le déterminisme du recrutement.

Au niveau benthique, la sédentarisation semble être pour de nombreuses espèces synchrone et se faire avec la même intensité sur les fonds favorables et défavorables (Lambert, 1991 ; Dauvin, 1992 ; Luczak *et al.*, 1993 ; Thiébaud, 1994). Suivant les résultats de Hannan (1984), Butman (1986, 1987), Armonies & Hellwig-Armonies (1992) et Thiébaud (1994), les larves se déposent initialement de façon passive en réponse aux facteurs hydrodynamiques, sans que s'exprime une capacité de sélection du substrat de la part des organismes. La sélection du substrat peut cependant s'effectuer par la suite, mais à micro-échelle, n'affectant pas la distribution spatiale globale de la sédentarisation. Des processus de remise en suspension (passive et/ou active) des post-larves ont par ailleurs été notés chez de nombreux invertébrés benthiques, notamment du peuplement des sables fins envasés en Baie de Seine (Olivier *et al.*, 1996), et pourraient dans certains cas modifier la répartition spatiale à mésoéchelle (Armonies, 1992 ; Günther, 1992).

Les mois suivant la sédentarisation sont donc une phase critique pour les post-larves qui font dorénavant partie du méiobenthos temporaire. Quelles sont à ce moment les interactions qui prédominent et qui ont la plus grande influence sur la structure du peuplement macrobenthique subséquent? Malgré la bibliographie abondante existant sur la question des interactions, les derniers travaux sur les séries à long terme du PNOC-slt et sur le recrutement du PNDR concluent à la nécessité, pour expliquer le fonctionnement des écosystèmes

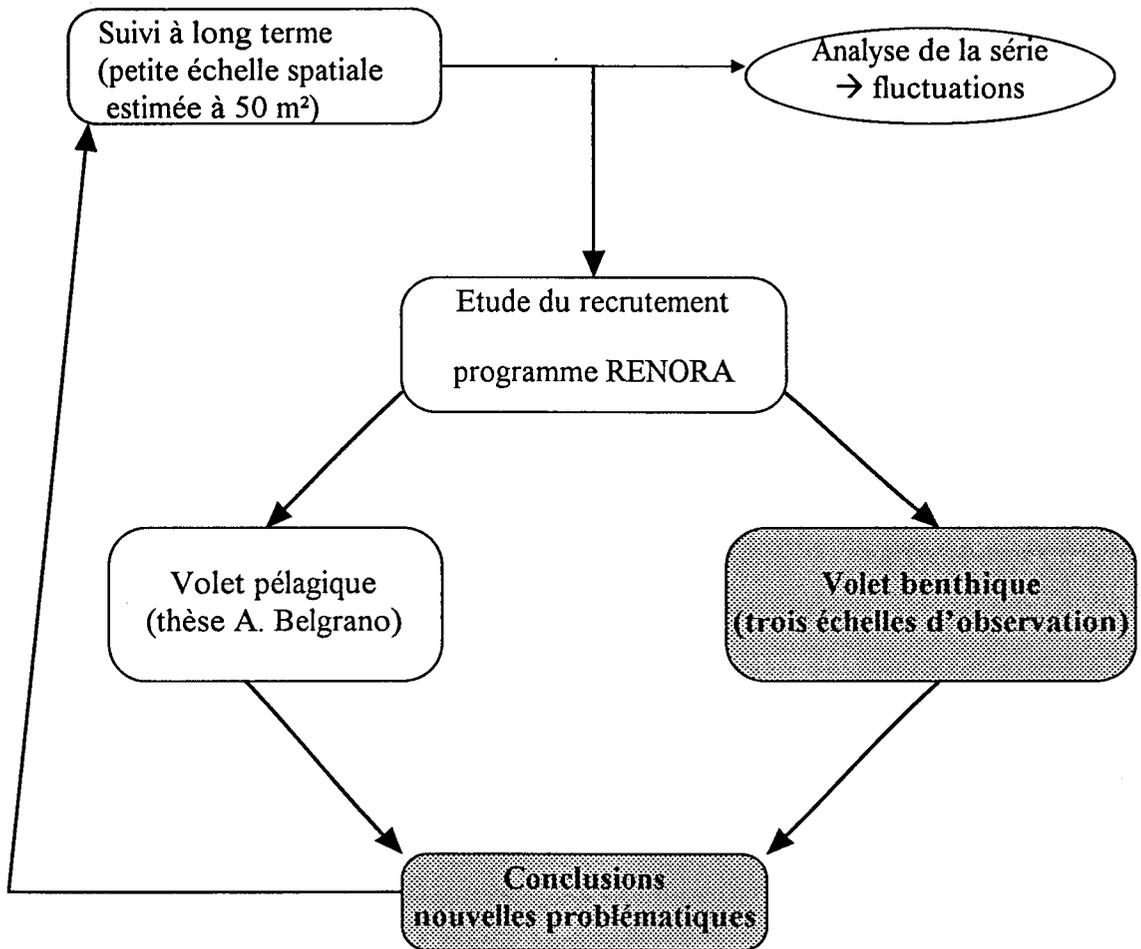


Figure 3 : Schéma de la mise en place et de la problématique RENORA (les compartiments grisés correspondent au présent travail).

benthiques côtiers, d'acquérir des données précises sur les interactions à la fois au niveau du méiobenthos temporaire et au niveau du macrobenthos (Dauvin, 1992 ; Thiébaud, 1994 ; Fromentin, 1995 ; Carpentier *et al.*, 1996 ; Fromentin *et al.*, 1996). Cette nécessité, reconnue au niveau des programmes nationaux (PNDR et PNOC), est prise en compte dans le programme RENORA qui a abordé l'étude de la phase benthique (figure 3). Les interactions y sont globalement de deux types : biotiques et abiotiques et peuvent être directes ou indirectes. D'après Fromentin (1995) et Fromentin *et al.* (1996), les fluctuations d'abondance des principales espèces du peuplement du site de Gravelines seraient en relation avec des facteurs exogènes locaux (vent, marée...) ; autrement dit, l'assemblage instable dans le temps de Gravelines est essentiellement sous le contrôle des changements des facteurs hydro-climatiques locaux (Fromentin, 1995). Carpentier *et al.* (1996) concluent également à une évidente influence d'événements à échelle spatio-temporelle courte sur l'évolution du peuplement.

Problème des échelles d'observation

Comme l'illustre la figure 3, le travail présenté ici concerne le volet benthique du programme RENORA. Dans une première phase nous avons étudié les interactions entre la méiofaune temporaire (postlarves) et plusieurs paramètres biotiques et abiotiques du milieu. Dans une seconde phase est abordée l'influence des paramètres abiotiques sur l'évolution du peuplement macrobenthique. La majorité des études au niveau benthique et surtout macrobenthique ne prennent pas en compte les différentes échelles d'espace et de temps (Morrisey & Underwood, 1992 ; Morrisey *et al.*, 1992a, b ; Lindegarth *et al.*, 1995). Concernant l'espace, l'échantillonnage consiste le plus souvent en un quadrillage du « peuplement complet » quand il est sous forme d'isolat (Thiébaud, 1994), ou d'une partie du peuplement quand il forme un continuum (Dewarumez, 1979 ; Davoult *et al.*, 1988 par exemple). L'espacement entre chaque prélèvement est alors relativement important (Morrisey & Underwood, 1992 ; Morrisey *et al.*, 1992a). Dans le cadre des suivis macrobenthiques à long terme, c'est souvent une seule station de prélèvements qui est prise en considération sur un site (Dewarumez *et al.*, 1986 ; Fromentin *et al.*, 1996) ; dans ce cas, deux à dix réplicats sont prélevés afin d'atteindre l'aire minimale d'échantillonnage et obtenir ainsi un "échantillon représentatif" du peuplement (Gentil & Dauvin, 1988). Frontier (1983) a mis en évidence la notion fallacieuse d'échantillon représentatif. D'autres méthodes sont fondées sur la recherche du nombre de réplicats nécessaire et suffisant pour atteindre une stabilisation de l'image du peuplement observé au moyen des Diagrammes Rang-Fréquence (DRF) (Davoult, 1992), ou

encore sur une distribution connue *a priori* des organismes prélevés (Frontier, com. pers.). Les densités ou biomasses sont alors le plus souvent ramenées au "m²" pour le macrobenthos et à "10cm²" pour le méiobenthos afin de permettre une comparaison avec d'autres résultats. Il est alors possible de se poser les questions suivantes : de quelle fraction du peuplement ces échantillons sont représentatifs? Quelle inférence peut on faire à partir des résultats? En d'autres termes, est-il légitime de généraliser et/ou d'effectuer un transfert d'échelle spatiale de ces échantillons à l'ensemble du peuplement, ou même simplement à une partie du peuplement étudié? Les échelles d'organisation sont-elles les mêmes quelle que soit la fenêtre d'observation?

Les prélèvements utilisés dans le cadre du PNOC-slt représentent 10 "coups de benne" de 0,1m² permettant d'obtenir une estimation des densités sur 1m². Mais pour Frontier *et al.* (1992) et Frontier (1995b) par exemple, une dynamique en un point précis ne représente nullement la dynamique de la population sur son espace réel de répartition. En effet, cette répartition, ainsi que le milieu dans lequel la population se développe, sont essentiellement hétérogènes et fluctuants. Or, l'écosystème est structuré par cette hétérogénéité-même et par cette variabilité-même. Au niveau temporel, étant donné la durée de vie des espèces macrobenthiques (de quelques mois à plusieurs années), quatre prélèvements par an se révèlent suffisants d'après Fromentin (1995) pour le suivi à long terme des peuplements macrobenthiques des mers nord-européennes. Bien que les risques de "pseudoréplifications" (Hurlbert, 1984) soient réels avec cette cadence d'échantillonnage, les différences observées tous les trois mois pourraient refléter une variation temporelle de plus haute fréquence : de l'ordre de la semaine ou du mois par exemple (Morrisey *et al.*, 1992b), il semble très difficile de vouloir effectuer des prélèvements plus fréquents pour un suivi à long terme, ne serait ce que pour des raisons logistiques.

Ces échantillonnages se sont révélés et se révèlent encore très efficaces et fiables. Il est cependant important de mettre en évidence la nécessité d'adapter les outils à la vision actuelle des écosystèmes fonctionnellement et fondamentalement structurés dans l'espace et le temps (Frontier & Pichod-Viale, 1991). L'existence des échelles multiples et de leurs interactions n'est plus contestée en océanographie biologique, mais cette prise de conscience va rarement au delà du stade conceptuel et descriptif (Frontier *et al.*, 1992). Nous avons donc abordé la problématique de recherche par une approche systémique.

Approche systémique

D'après Frontier & Pichod-Viale (1991), la systémique analyse la manière dont les propriétés des éléments d'un système et de leurs interactions aboutissent à des propriétés globales spécifiques, c'est à dire non réductibles à la « somme » des propriétés élémentaires. La systémique concerne l'étude des systèmes reconnus comme trop complexes pour pouvoir être efficacement abordés par des méthodes classiques (réductionisme et holisme notamment). La systémique a pour but l'appréhension de ces systèmes, dans tous les domaines où se posent des problèmes de *frontière*, d'*interdépendance*, d'*organisation* et de *structure* (Le Gallou, 1992).

L'écosystème est un système complexe pouvant être représenté suivant le schéma de la figure 4 (Frontier & Pichod-Viale, 1991). Selon Von Bertalanffy (1968) et Frontier & Pichod-Viale (1991), un système est un ensemble de parties (ou d'éléments) interconnectés par des liaisons fonctionnelles impliquant évolution et mouvement. Il peut être caractérisé par trois catégories de propriétés ou « principes de la systémique » :

- 1- *les éléments dépendent les uns des autres dans leur fonctionnement et leurs évolutions ;*
- 2- il en résulte l'émergence de propriétés globales ;
- 3- en retour, l'ensemble agit sur les parties.

Frontier (1995a) précise par ailleurs trois propriétés générales complémentaires :

- 4- *les systèmes sont déterminés historiquement et définis par leurs évolutions.* Un système naturel ne peut être compris sans prendre en compte son histoire. L'évolution d'un système se fait par une succession de stades décrits par des lois déterministes et/ou probabilistes. L'existence de bifurcations donne un caractère historique à l'évolution d'un système (Prigogine, 1993) (figure 5).
- 5- tout système a un environnement, *aucun système n'est isolé.* Cet environnement est également systémique c'est à dire que le système en interaction avec son environnement constitue alors un super-système. Le premier système ne peut exister sans être inséré dans ce super-système, et son fonctionnement et son histoire seront différents suivant l'environnement (on rejoint par cela le troisième principe fondamental).
- 6- les concepts de système et super-système sont relatifs, c'est à dire que tout système est hiérarchiquement organisé, présentant une succession de niveaux d'intégration (= d'organisation). Par ailleurs, tout élément d'un niveau d'intégration donné appartient

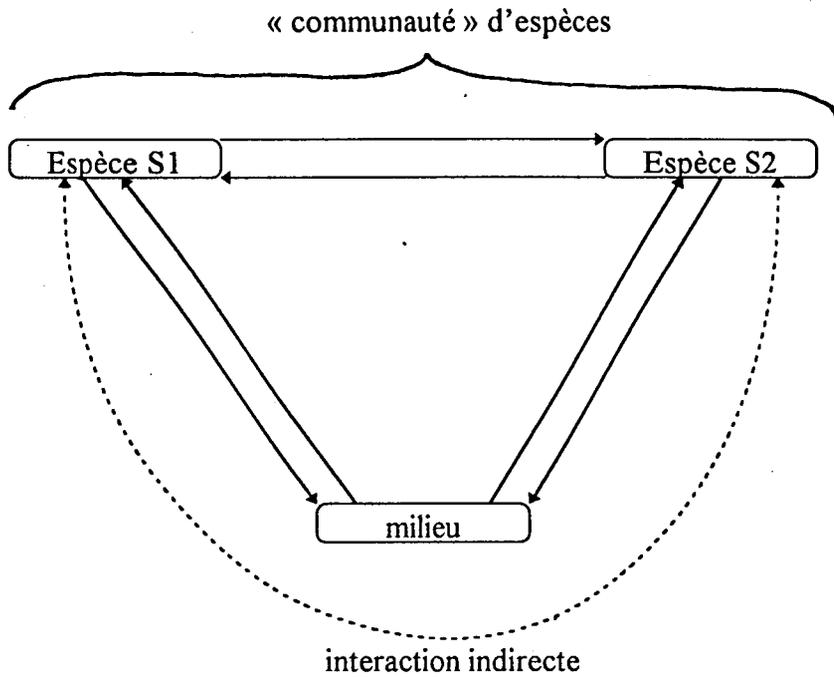


Figure 4 : schéma symbolique d'un écosystème.
 Flèches en trait plein : interactions directes ;
 en trait interrompu : interactions indirectes.
 (d'après Frontier & Pichod-Viale, 1991)

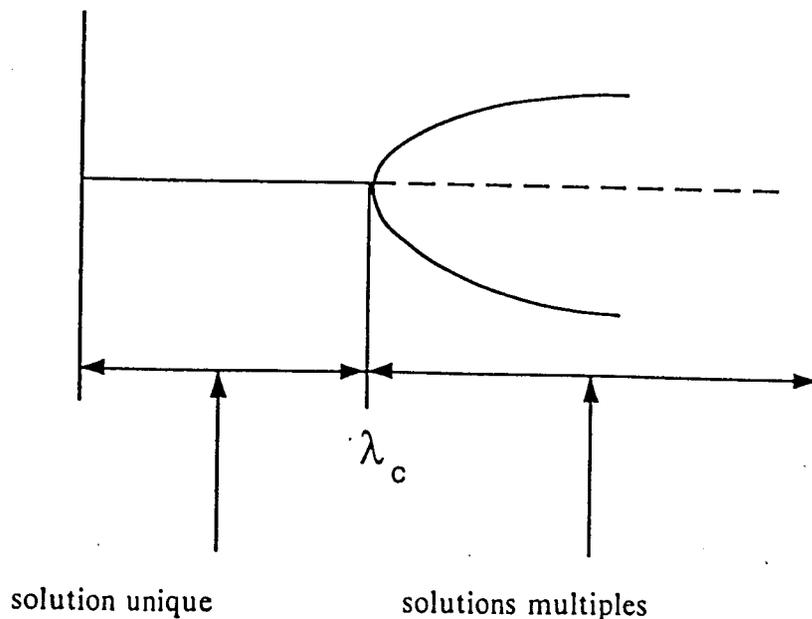


Figure 5 : illustration d'une bifurcation dans l'évolution d'un système (λ_c : point de bifurcation) (d'après Prigogine, 1993)

souvent à plusieurs organisations hiérarchiques. Au niveau de cet élément peuvent donc apparaître des stratégies conflictuelles, et des fonctions « contradictoires » peuvent alors coexister.

Pour Nicolis & Prigogine (1989), un même système peut apparaître sous divers aspects, évoquant successivement des impressions de « simplicité » et de « complexité » : il apparaît alors moins ambigu de parler de comportement complexe plutôt que de système complexe.

Enfin, il est important de préciser que l'épistémologie de la systémique a choisi, d'après Le Moigne (1992), le postulat de *l'irréversibilité du temps : le temps a une flèche* (Prigogine & Stengers, 1979, 1988 ; Prigogine, 1993)

Les structures sont hiérarchisées dans l'espace comme dans le temps (Allen & Starr, 1982 ; O'Neill *et al.*, 1989). Les structures spatiales variées "s'emboîtent" (Frontier, 1995b) mais les échelles spatiales auxquelles les communautés peuvent être étudiées forment un continuum (Wiens, 1989a, b). Les évolutions et les rythmes d'échelles de temps divers se superposent, s'articulent et il y a des transferts d'échelles, c'est à dire interactions d'une échelle spatio-temporelle à l'autre (Frontier, 1995b). L'échelle d'observation est donc déterminante, car elle n'est pas une propriété de la communauté étudiée, mais une propriété des méthodes d'investigation de l'observateur (Allen & Starr, 1982). C'est la relation entre "la surface écologique" *sensu* Allen *et al.* (1987) (ou le niveau hiérarchique d'organisation) et l'observateur qui est cruciale pour déterminer ce qui est observé ; en effet, un observateur se plaçant sur une surface détectera de fortes interactions associées à de rapides échanges entre les différentes composantes du niveau. Si il se trouve à l'extérieur de la surface, il observera des comportement plus lents caractéristiques des interactions entre niveau hiérarchiques supérieurs. L'échelle d'observation est alors fixée par la relation entre l'unité d'échantillonnage ("grain") et l'étendue maximale de la zone échantillonnée ("extent") (Allen & Hoekstra, 1991).

Suivant les recommandations de nombreux auteurs concernant la structure hiérarchique des écosystèmes (notamment Allen & Starr, 1982 ; Allen & Hoekstra, 1991 ; Allen *et al.*, 1987 ; Auger *et al.*, 1992 ; Fuisz & Moskat, 1992 ; Leprêtre, 1988 ; O'Neill *et al.*, 1989 ; Schneider, 1994 ; Wiens, 1989), nous avons travaillé simultanément à plusieurs échelles spatiales. En revanche, la multiplication des échelles temporelles n'a pu être réellement effectuée.

Nous testerons par ailleurs l'hypothèse de Pinel-Alloul (1995) (travaillant au niveau du zooplancton) quant aux relations entre l'échelle spatiale d'échantillonnage et l'importance

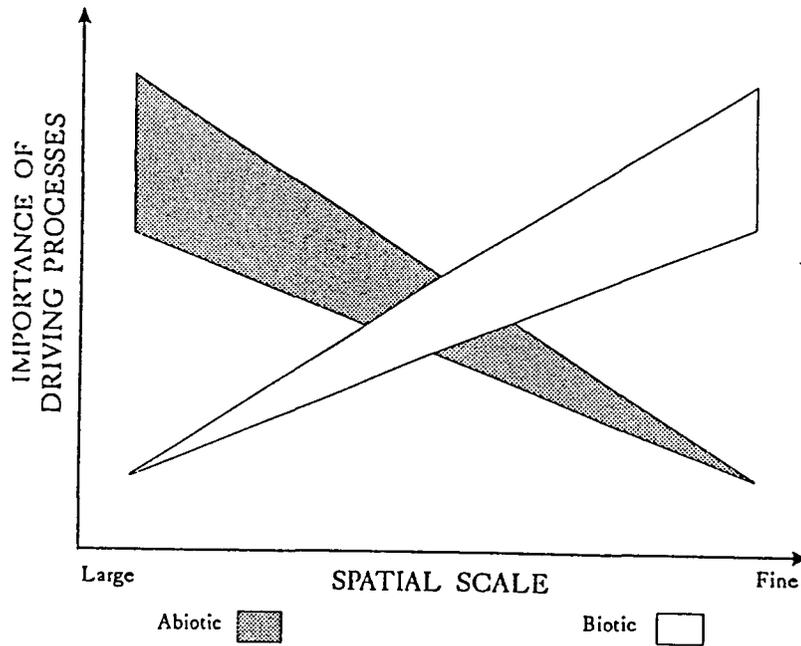


Figure 6 : modèle hypothétique des relations entre l'échelle spatiale d'échantillonnage et l'importance relative des processus biotiques et abiotiques contrôlant l'hétérogénéité spatiale dans les écosystèmes marins (d'après Pinel-Alloul, 1995)

relative des processus biotiques et abiotiques controlant l'hétérogénéité spatiale du benthos (figure 6).

L'objectif principal de ce travail est donc d'analyser, à différentes échelles d'observation, l'évolution des phases méiobenthique temporaire et macrobenthique du peuplement macrobenthique des sables fins envasés en tenant compte des variables biotiques et abiotiques, de leurs interactions, et de leur structure dans l'espace et dans le temps.

Dans un premier temps, nous exposerons de manière détaillée la méthodologie employée pour d'aborder la problématique sous un angle systémique (chapitre I) ; nous détaillerons en particulier les différentes échelles d'observation et l'intégration de l'espace et du temps dans les analyses.

Nous aborderons dans le chapitre II, dans la continuité des programmes RENORA, PNDR et PNOC-slt, la dynamique⁴ du méiobenthos temporaire. L'influence du macrobenthos (au niveau spécifique et au niveau des groupes trophiques), des nématodes, de la teneur en matière organique et de la granulométrie du sédiment sur le méiobenthos temporaire sera étudiée à deux échelles spatiales d'observation pendant deux années. Le choix des variables influentes a été effectué en se référant aux paramètres les plus souvent utilisés par les auteurs dans la bibliographie concernant les interactions dans les peuplements benthiques au niveau du recrutement (voir notamment la revue d'Olafsson *et al.*, 1994 ; Danovaro *et al.*, 1995).

Le chapitre III sera consacré à la dynamique du peuplement macrobenthique à trois échelles spatiales d'observation pendant deux années. Il s'agira surtout de déterminer l'impact des facteurs abiotiques sur l'évolution du peuplement en tenant compte des variables temporelles et spatiales. D'autre part nous détaillerons la variabilité spatiale au niveau de l'échantillonnage de la station Gravelines utilisée dans le cadre du PNOC-slt. Enfin, la comparaison entre l'évolution du peuplement à l'échelle du suivi à long terme et celle aux deux autres échelles d'observation sera effectuée.

Le dernier chapitre sera une discussion générale-conclusion abordant les problèmes d'intégration de l'espace et du temps dans les analyses écologiques et l'importance de la structure hiérarchique de l'écosystème benthique. Nous tenterons de tirer les conclusions du volet benthique du programme RENORA à la lumière des résultats obtenues dans le PNDR et

⁴ La dynamique est utilisée au sens de l'explication de la cinétique par les « forces » (Frontier & Pichod-Viale, 1991)

le PNOC-slt, dans l'optique de proposer de nouvelles problématiques et perspectives de recherches.

Chapitre I

Matériels & Méthodes

« La méthode fait obstacle à l'ingéniosité quand elle se mêle du faisable, et elle dissout le soin qu'on met à s'informer en fournissant d'avance la vérité »

G.B. Vico (1710)

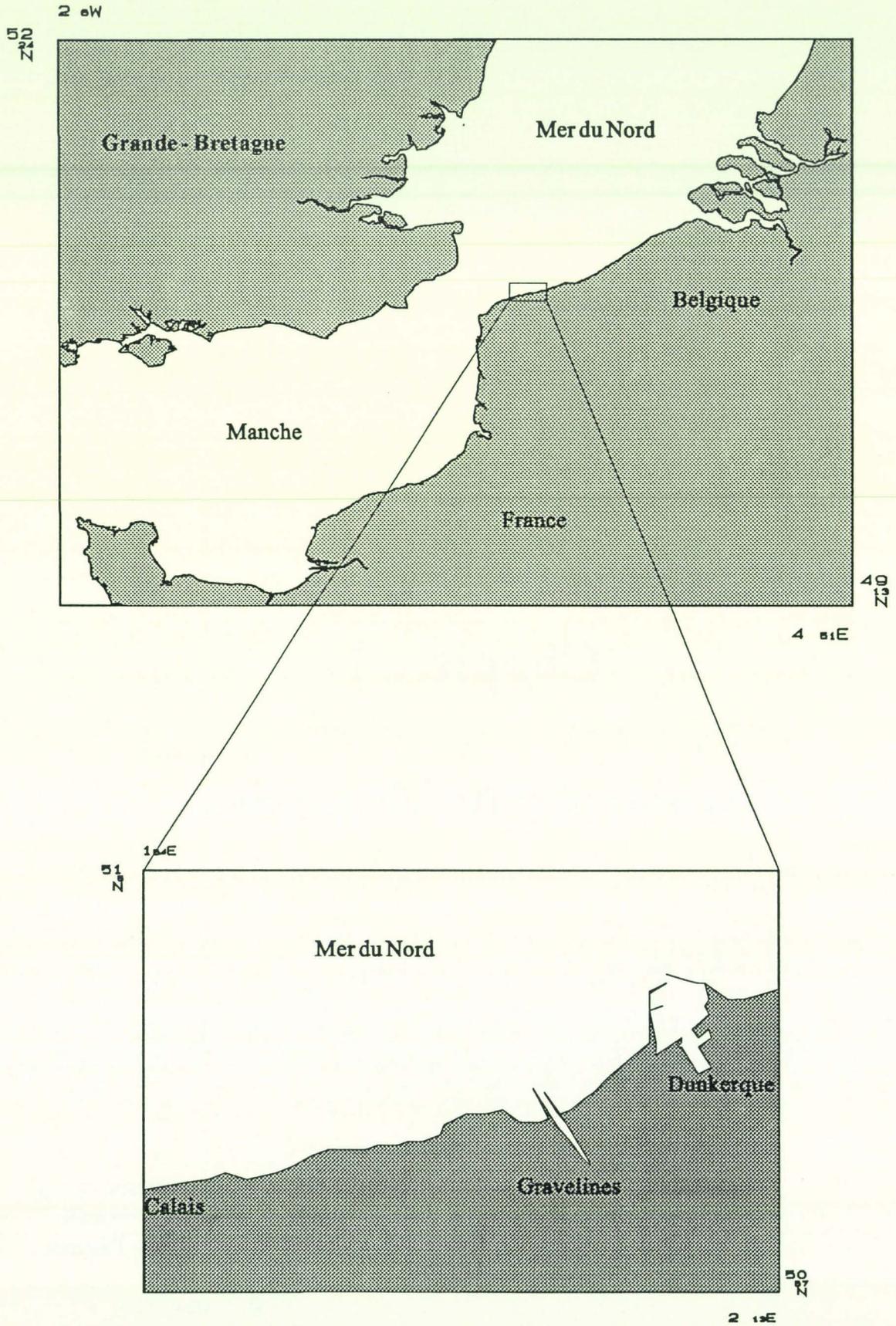


Figure 7 : localisation de la zone d'étude

CHAPITRE I

MATERIELS ET METHODES

I.1. ZONE D'ETUDE

La zone d'étude se situe dans la baie sud de la Mer du Nord (figure 7), dans le peuplement des sables fins envasés à *Abra alba* qui forme un continuum le long des côtes depuis Calais jusqu'au Danemark. Le travail a porté sur la partie française de ce peuplement (figure 8) et plus précisément sur la zone située entre Calais et Dunkerque (figure 7).

Le peuplement à *Abra alba* de la partie méridionale de la Mer du Nord est semblable à ce qui a pu être décrit par ailleurs en Manche ou dans les mers européennes. D'après Dewarumez *et al.* (1986), on peut sans conteste le rattacher par sa composition faunistique à la « *Syndosmia (Abra) alba* community » de Petersen (1914) et Thorson (1957).

Ce peuplement est installé sur un sédiment constitué majoritairement de sable fin (70 à 90%) et de pélites (1 à 12% voire plus). Les principales espèces du peuplement, en dominance moyenne (DM) (calcul sur la période 1978 à 1988), sont : *Spiophanes bombyx* (DM=25,8%), *Lanice conchilega* (DM=15,1%), *Abra alba* (DM=7,6%), *Tellina fabula* (DM=6,6%), *Phyllodoce mucosa* (DM=5%), *Mysella bidentata* (DM=4,2%) et *Nephtys hombergii* (DM=2,5%). Sa diversité spécifique (indice de Shannon) est « moyenne » : $H=2,7$ (écart-type=0,8) (Dewarumez *et al.*, 1992). Les brusques variations de densités des espèces provoquent d'importantes fluctuations de la biomasse macrobenthique, mais cette dernière reste toujours élevée : 60 à 400 g.m⁻² (poids sec décalcifié).

La salinité de l'eau dans la zone étudiée (figure 7) varie sur un cycle annuel entre 32 et 35‰, la température de l'eau est minimale en février (4°C) et maximale en septembre (19°C) (Dewarumez *et al.*, 1986). Par ailleurs, ce secteur reçoit de nombreux apports émanant du continent, notamment des émissaires et « wateringues » des ports de Calais et Dunkerque, mais également du fleuve Aa et de rejets industriels (Richard *et al.*, 1978). Ces effluents enrichissent en particules en suspension les masses d'eau déjà bien chargées, notamment par vent de secteur N-E prolongé, lorsque les eaux de l'estuaire de l'Escaut atteignent la région de Calais (Hecq *et al.*, 1992 ; Dewarumez *et al.*, 1993). Le taux de matières en suspension de dans la colonne d'eau peut atteindre 50 mg.l⁻¹ au moment du maximum printanier. Le matériel détritique

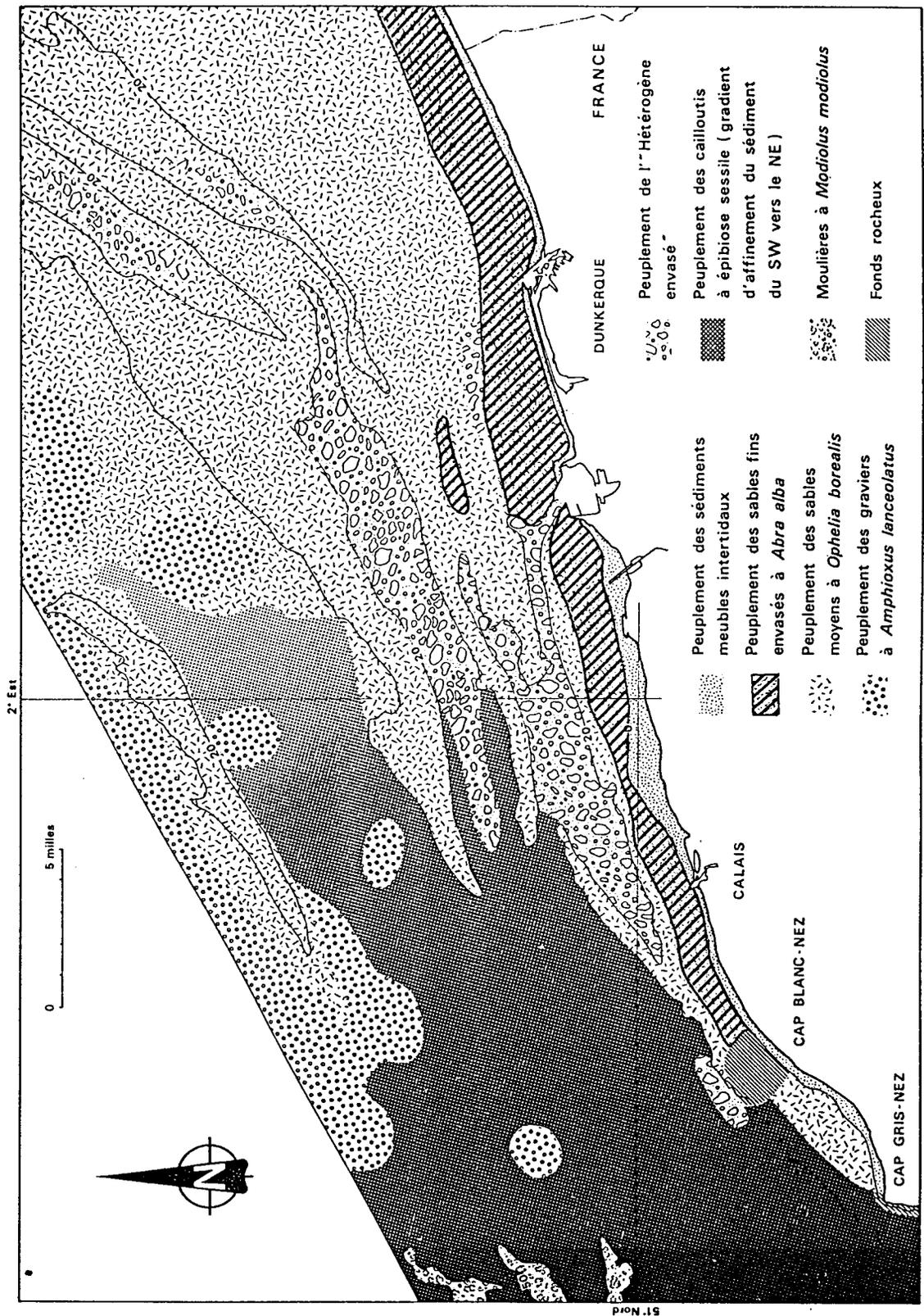


Figure 8 : distribution des communautés benthiques de la partie française de la Mer du Nord et localisation du peuplement à *Abra alba* (d'après Prygiel *et al.*, 1988)

constitue cependant une part importante par rapport au matériel vivant (Dewarumez *et al.*, 1986).

Du point de vue de l'activité biologique, les populations phytoplanctoniques subsistent tout au long de l'année, ce qui représente une source alimentaire permanente disponible pour les communautés benthiques. Deux blooms sont cependant détectables en général en avril et en août (Maillard-Quisthoudt, 1988).

Le rapport C/N, indicateur de l'évolution de la matière organique à proximité du sédiment, met en évidence sur un cycle annuel une succession de populations phytoplanctoniques, zooplanctoniques et bactériennes comme source principale de la charge organique sur le site. La dernière de ces sources est loin d'être négligeable, surtout en hiver : en effet, le maillon bactérien associé aux détritiques de grande taille représente à cette saison la source la plus importante de matière organique pour le benthos (Dewarumez *et al.*, 1986).

I.2. STRATEGIE D'ECHANTILLONNAGE

Avant de présenter la stratégie d'échantillonnage et pour éviter toute confusion, il est nécessaire de définir précisément les termes station, répliat, prélèvement et échantillons qui vont être employés dans la suite du travail (ils n'ont valeur de référence que dans ce travail) :

- station : site *défini dans l'espace* par des coordonnées précises (longitude et latitude). Cette définition est proche de celle proposée par Ibanez (1973) pour la « station océanographique ».
- échantillon, prélèvement : c'est une fraction prélevée d'un ensemble afin de juger de cet ensemble. (l'ensemble est défini dans ce cas comme une association animale, la granulométrie du sédiment, la teneur en matière organique du sédiment,.....).
- répliat : c'est un échantillon (ou prélèvement) d'un même ensemble avec le même engin de prélèvement en une station et un relevé (la somme de tous les réplats constitue l'unité d'échantillonnage d'une station).
- relevé : site *défini dans le temps* par des coordonnées précises (jour, mois, année par exemple) (équivalent de date d'échantillonnage, date de prélèvement)

La stratégie décrite ci-après concerne tous les descripteurs échantillonnés

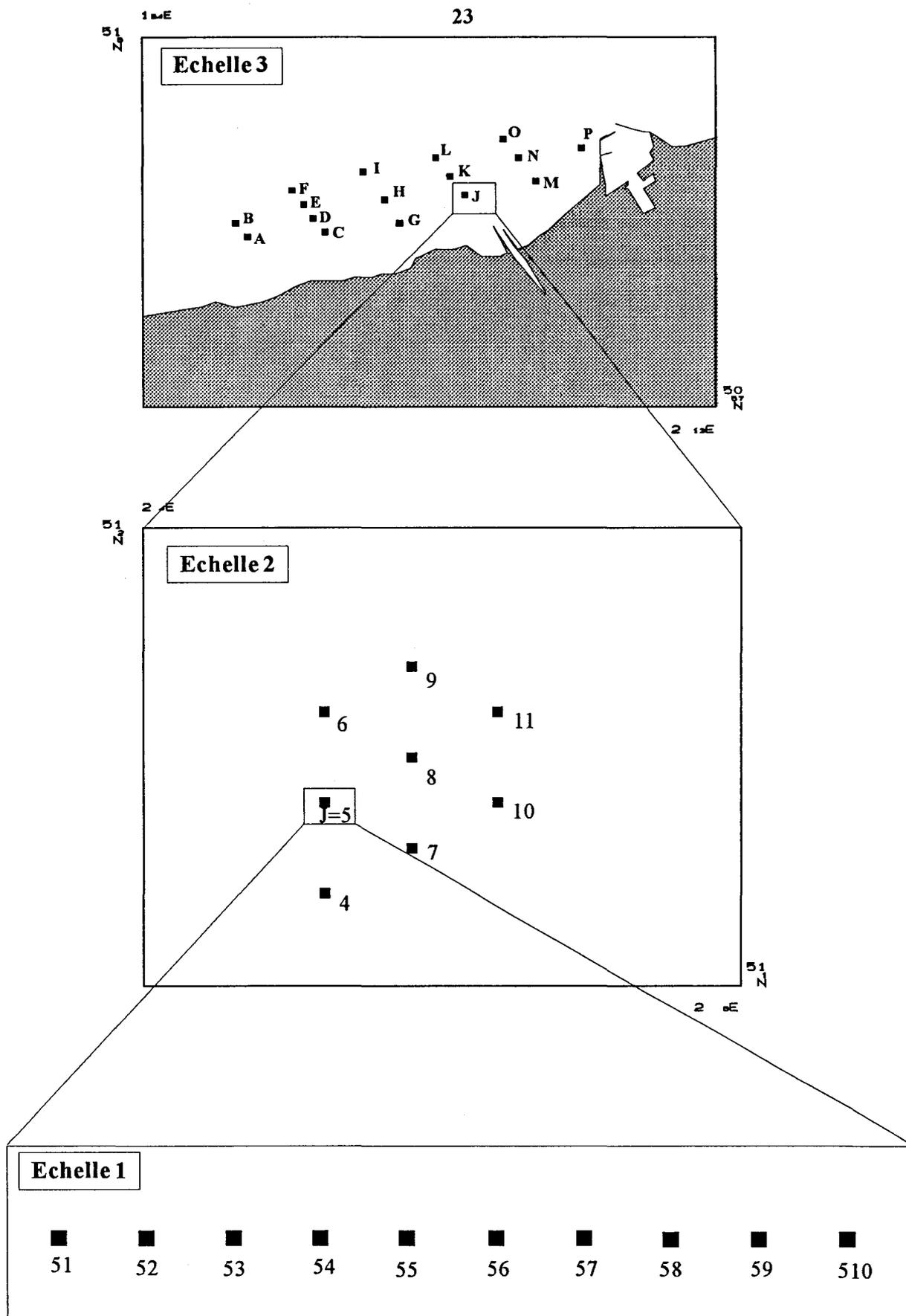


Figure 9 : localisation des échelles d'observation et des stations de prélèvements (avec leur lettre ou chiffre d'identification)

I.2.1. Echelles⁵ spatiales

La principale problématique de ce travail est l'étude de l'influence de l'échelle spatiale d'observation sur la vision obtenue de la dynamique du peuplement benthique et le recrutement. En d'autres termes, nous cherchons à caractériser différents niveaux d'organisation (ou d'intégration) de l'écosystème benthique. Cette approche hiérarchique de l'étude des écosystèmes nécessite des séries de prélèvements organisées à plusieurs échelles spatiales, afin d'analyser et de comprendre comment les contraintes observées à plusieurs niveaux hiérarchiques peuvent influencer la structure de la communauté et la répartition géographique des individus (O'Neill, 1989 ; Ricklefs, 1987 ; Fuisz & Moskat, 1992). Ces prélèvements sont définis à partir d'hypothèses de départ théoriques testables (cf introduction). Cette méthodologie correspond à l'approche de la hiérarchie formalisée par Allen & Starr (1982), à savoir la juxtaposition d'une théorie et de résultats empiriques.

La stratégie a été de travailler dans un premier temps à partir et autour de la station de prélèvement macrobenthique de la série à long terme « Gravelines » (programme PNOC-slt). Une première échelle spatiale est ainsi définie : l'échelle d'une station de 10 réplicats macrobenthiques, la surface sur laquelle sont effectués les réplicats est estimée *a priori* de l'ordre de 50m². A cette échelle d'observation, ce qui est un réplikat dans le cadre du suivi à long terme est considéré comme une station.

Les résultats du programme RENORA au niveau pélagique ont montré que les « patches » méroplanctoniques que la circulation plaque contre la côte ont une longueur moyenne de 10 km (Dewarumez *et al.*, 1992 ; Belgrano, 1995). Une seconde échelle spatiale couvrant une zone de 10km parallèle à la côte a donc été déterminée à partir de ces résultats (superficie d'environ 40km²) .

Nous avons alors défini une troisième échelle spatiale, intermédiaire entre les deux échelles précédentes, localisée autour de la station série à long terme « Gravelines » et d'une superficie de 1km². Les stations à cette échelle ont été choisies à la suite d'un pré-échantillonnage de 16 stations en 1991 (Luczak, 1991)

La figure 9 illustre ce plan d'échantillonnage :

- * échelle 1 : échelle du suivi macrobenthique à long terme (10 stations)

⁵ le terme échelle est utilisé non au sens des géographes, mais au sens usuel correspondant à l'ordre de grandeur des unités observées : phénomène observé à l'échelle du cm, du km, de l'heure ou de l'année par exemple (Frontier, 1983a).

- * échelle 2 : échelle intermédiaire (8 stations)
- * échelle 3 : échelle de la taille moyenne d'un essaim méroplanctonique (16 stations).

Les coordonnées précises de chaque station (sauf pour l'échelle 1) sont fournies en annexe 1.

Notre échantillonnage est de type transect à l'échelle 1 (seul type possible) et de type systématique aux échelles 2 et 3 (Scherrer, 1982). Etant donné que deux réplicats sont effectués à chaque station pour les variables mesurées (sauf pour la matière organique et la granulométrie, cf § 1.2.3), ce plan d'échantillonnage se rapproche du type « systématique groupé » (« systematic cluster design ») qui est l'un de ceux permettant le mieux de détecter les structures spatiales (notamment à l'aide des techniques d'autocorrélation et de variogramme) (Fortin *et al.*, 1989). Cet échantillonnage se rapproche dans sa totalité à un compromis entre un échantillonnage par degré (Scherrer, 1982) et à un « nested sampling design » décrit par Morrissey *et al.* (1992a) et utilisé dans de nombreuses études (Morrissey & Underwood, 1992 ; Lindegarth *et al.*, 1995). Un échantillonnage hiérarchique similaire a été utilisé pour étudier les propriétés chimiques et physiques des sols par Weitz *et al.* (1993).

Cet échantillonnage de type « gigogne » est adapté pour étudier l'écosystème benthique sous un angle hiérarchique (Fuisz & Moskat, 1992). Il suit les recommandations de Fortin *et al.* (1989) d'échantillonner à plusieurs échelles spatiales afin d'obtenir une information plus complète sur la structure spatiale de l'écosystème étudié. De plus, il permet d'effectuer des prélèvements à des stations étant éloignées les unes des autres selon des pas de distances différents (« sampling design using several different sampling steps »), stratégie préconisée par Podani (1984), Oliver & Webster (1986) et Fortin *et al.* (1989). Schneider (1994 p.9-13) insiste également sur l'importance d'une étude à plusieurs échelles d'observations en écologie.

I.2.2. Echelle temporelle

Le pas d'échantillonnage a été fixé à un relevé par mois pour les échelles 1 et 2 et à deux relevés par an pour l'échelle 3. Cependant seulement 14 campagnes pu être effectuées en raison de conditions météorologiques défavorables. Le calendrier des campagnes est résumé dans le tableau 1

	dates	Echelle 1*	Echelle 2	Echelle 3
1991	15/03/1991	■	■*	
	02/07/1991	■	■	
	11/09/1991	■	■	
	03/12/1991	■	■	
1992	20/02/1992	■	■	■
	13/05/1992	■	■	
	04/06/1992	■	■	
	03/07/1992	■	■	■
	01/10/1992	■	■	
	09/12/1992	■	■	
1993	02/02/1993	■	■	
	11/03/1993	■	■	
	09/04/1993	■	■	
	09/06/1993	■	■	■

Tableau 1 : Calendrier des campagnes ; ■ = prélèvements réalisés à cette échelle
* = pas de prélèvements de méiobenthos

La fréquence d'échantillonnage a été adaptée à chaque échelle spatiale d'observation, à la problématique de l'étude et reflète, tout comme dans le contexte spatial, un compromis entre les objectifs fixés et des contraintes de tous ordres (Frontier, 1983b).

Pour le méiobenthos temporaire, l'intervalle idéal entre deux relevés successifs est de l'ordre de 8 jours lors des périodes de sédentarisation d'après Bachelet (1987). Ce même auteur a cependant obtenu des résultats fiables en passant à une fréquence d'échantillonnage de 1 mois. La fréquence de relevés que nous avons adoptée ne nous permettra donc d'interpréter les résultats concernant le méiobenthos temporaire qu'en terme de sédentarisation très récente, et de survie après sédentarisation entre deux dates de prélèvements. Notre approche est renforcée par Keough & Downes (1982) qui, étudiant la sédentarisation et le recrutement d'invertébrés des substrats rocheux, concluent que : « since inferences about the effect of larval events on the population dynamics of adult organisms are often one or two months, they are therefore likely to be misleading ».

I.2.3. Prélèvements et traitement des échantillons

I.2.3.1. Macrobenthos

Les prélèvements macrobenthiques ont été effectués à l'aide d'une benne Van Veen (Van Veen *in* Holme & Mc Intyre, 1984), prélevant une surface de 0,1m² sur une profondeur moyenne de 15 cm. Le volume du prélèvement a été systématiquement vérifié. Un tamisage sur ouverture circulaire de 1mm de diamètre est ensuite réalisé. Le refus de tamis est fixé à bord dans une solution de formol à 4 % de formaldéhyde pur neutralisé au borate de sodium avant le tri, la détermination et le comptage au laboratoire. La macrofaune a été identifiée jusqu'au niveau taxonomique le plus précis possible (rang spécifique) (la liste des ouvrages et articles utilisés figure en annexe 2).

A l'échelle 1, un répliat a été effectué par station. Aux échelles 2 et 3, deux répiats ont été effectués à chaque station. La position précise (\pm 5m) de chaque station a été enregistrée à l'aide du système de navigation GPS.

I.2.3.2. Granulométrie

A chaque station, un prélèvement supplémentaire à la benne Van Veen a été effectué. Un échantillon granulométrique (environ 1/5 de benne) y est prélevé. Après stockage en chambre froide, le sédiment est tamisé sous jet d'eau modéré sur un tamis de 50 μ m afin de récupérer les pélites, éliminer le sel et ainsi éviter la formation de « croûtes » à la surface du sédiment lors du séchage. Ces pélites sont ensuite séchées séparément à l'étuve (110°C) pendant 48h puis pesées à 0,1mg. Le reste de sédiment est également séché à l'étuve (110°C) pendant 48h. Il est alors passé sur des colonnes de tamis (tamis norme AFNOR) en trois séries (tamiseuse ROTO-LAB) :

- tamis de 5mm de vide de maille à 0,80mm pendant 10mn.
- tamis de 0,63 à 0,20 mm pendant 20 min.
- tamis de 0,16mm à 0,05 mm pendant 20 min.

Le refus de chaque tamis est pesé à 0,1mg près. Les résultats sont alors ramenés en pourcentage du poids total de l'échantillon et rassemblés en six catégories sédimentaires selon la classification adaptée de Larssonneur (1977) fixant la limite supérieure des pélites à 0,05mm. (nous avons éliminé les classes graviers moyens, gros graviers et cailloutis, galets car elles ne sont jamais présentes dans le peuplement étudié) :

Diamètre des particules (mm)	Classification
< 0,05	vases, lutites et pélites
0,05 à 0,2	sablons
0,2 à 0,5	sables fins
0,5 à 1	sable moyen
1 à 2	sables grossiers
2 à 5	graviers

I.2.3.3. Méiobenthos

Nous avons basé notre méthode sur les techniques d'extraction développées pour l'isolement du méiobenthos et non sur un tamisage sur maille très fine du matériel vivant. En effet, cette dernière méthode n'est pas adaptée pour l'étude du méiobenthos permanent (risque de perte de matériel important). Par ailleurs, la méthodologie que nous employons évite la perte d'individus du méiobenthos temporaire, phénomène fréquent avec l'utilisation du tamisage sur les individus vivants qui provoque un biais important dans les estimations de densités (Bachelet, 1987).

A chaque station, une carotte de sédiment a été prélevée à l'aide d'un carottier Reineck (Reineck, 1958, 1963 *in* Holme & Mc Intyre, 1984). Deux carottes circulaires (réplicats) de 10 cm² adjacentes sont alors échantillonnées dans la carotte Reineck sur une profondeur de 5 cm. Les réplicats sont conservés dans une solution de formol à 4 % neutralisé au borate de sodium. L'utilisation du carottier Reineck permet un prélèvement minimisant la perturbation de la couche sédimentaire superficielle

L'extraction de la méiofaune s'effectue en deux parties :

- a- Une première séparation de la méiofaune et du sédiment est effectuée par « élutriation » (Mc Intyre & Warwick, 1984) à l'aide d'un « élutrieur » réalisé à la Station Marine de Wimereux (figure 10). L'échantillon de sédiment est placé à la base d'une colonne de deux mètres, il est brassé par une arrivée d'eau et d'air permettant une séparation des sédiments et détritiques qui restent au fond de la colonne, et de la méiofaune et autres particules de faible densité qui « remontent » la colonne et sont récupérées sur un tamis de 38 µm. Le refus de tamis est alors fixé dans une solution de formol 4 % neutralisé au borate de sodium. L'utilisation d'une maille plus fine n'est pas nécessaire dans la mesure où la fraction de tamisage comprise entre 63 et 100 µm contient un nombre négligeable (moins de 1%) d'organismes. Ce résultat est de plus obtenu lorsque le tamisage est effectué sur le

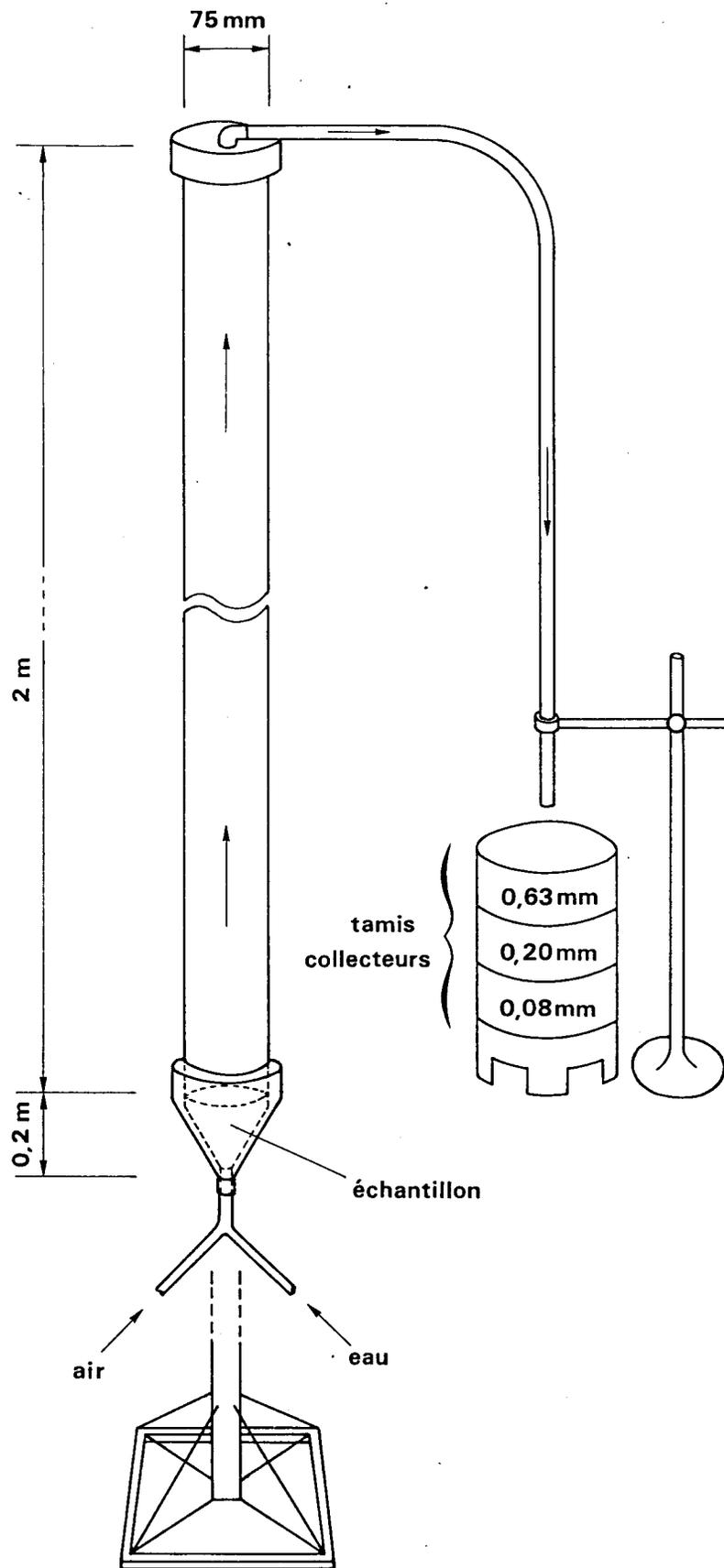


Figure 10 : schéma de l' « élutricur » utilisé à la Station Marine de Wimereux (conception & réalisation : Dewarumez, J.-M., Menu, D. & Luczak, C.)

méiobenthos vivant (Bachelet, 1987), donc avec un phénomène d'échappement important.

Cette technique a été préférée à la technique de remise en suspension (technique utilisée à la Marine Biology Section de l'Université de Gand) car elle limite les manipulations. Initialement recommandée pour une extraction dans des sables moyens à grossiers (Mc Intyre & Warwick, 1984 ; Giere, 1993), elle s'avère cependant très efficace dans les sédiments sablo-vaseux : l'analyse des restes de sédiment indique que la perte en méiofaune est inférieure à 5 % (J.-M. Dewarumez, com. pers.)

b- La seconde séparation, plus précise afin de ne récupérer que la méiofaune, utilise la technique à base de Ludox proposée par Heip *et al.* (1985) :

1. l'échantillon est rincé abondamment à l'eau douce sur un tamis de 38µm afin de prévenir une éventuelle floculation due au Ludox ;
2. l'échantillon est transféré du tamis dans une bouteille à centrifugation (500 ml) remplie aux $\frac{3}{4}$ avec du Ludox 60 % (densité : 1,18) ;
3. une première centrifugation est effectuée pendant 20 mn à 1800g ;
4. le surnageant est passé sur un tamis de 38 µm. Les organismes recueillis sont rincés abondamment à l'eau douce puis récupérés dans un flacon ;
5. les opérations 2, 3 et 4 sont répétées trois fois en remettant en suspension le contenu de la bouteille avant chaque centrifugation ;
6. la méiofaune récupérée est fixée avec du formol 4% neutralisé coloré légèrement au rose bengal.

Les deux répliqués par station ont été analysés (Vincx, 1989 ; Vanreusel, 1990, 1991). L'identification de la méiofaune temporaire a été faite jusqu'au niveau taxonomique le plus précis possible. Cependant, seule la densité totale de Nématodes a été estimée en ce qui concerne la méiofaune permanente car ce groupe taxonomique est largement dominant dans les sédiments sablo-vaseux côtiers de la baie sud de la Mer du Nord (Heip *et al.*, 1984 ; Vincx, 1986 ; Heip *et al.*, 1990 ; Vincx *et al.*, 1990).

Les densités sont exprimées en nombre d'individus pour 20 cm² de sédiment prélevé. Nous avons opté pour cette présentation (plutôt que de présenter une densité moyenne pour 10 cm²) afin de ne pas faire intervenir l'importante hétérogénéité spatiale à petite échelle démontrée par Sun & Fleeger (1991) chez les copépodes et par Heip *et al.* (1985) chez les

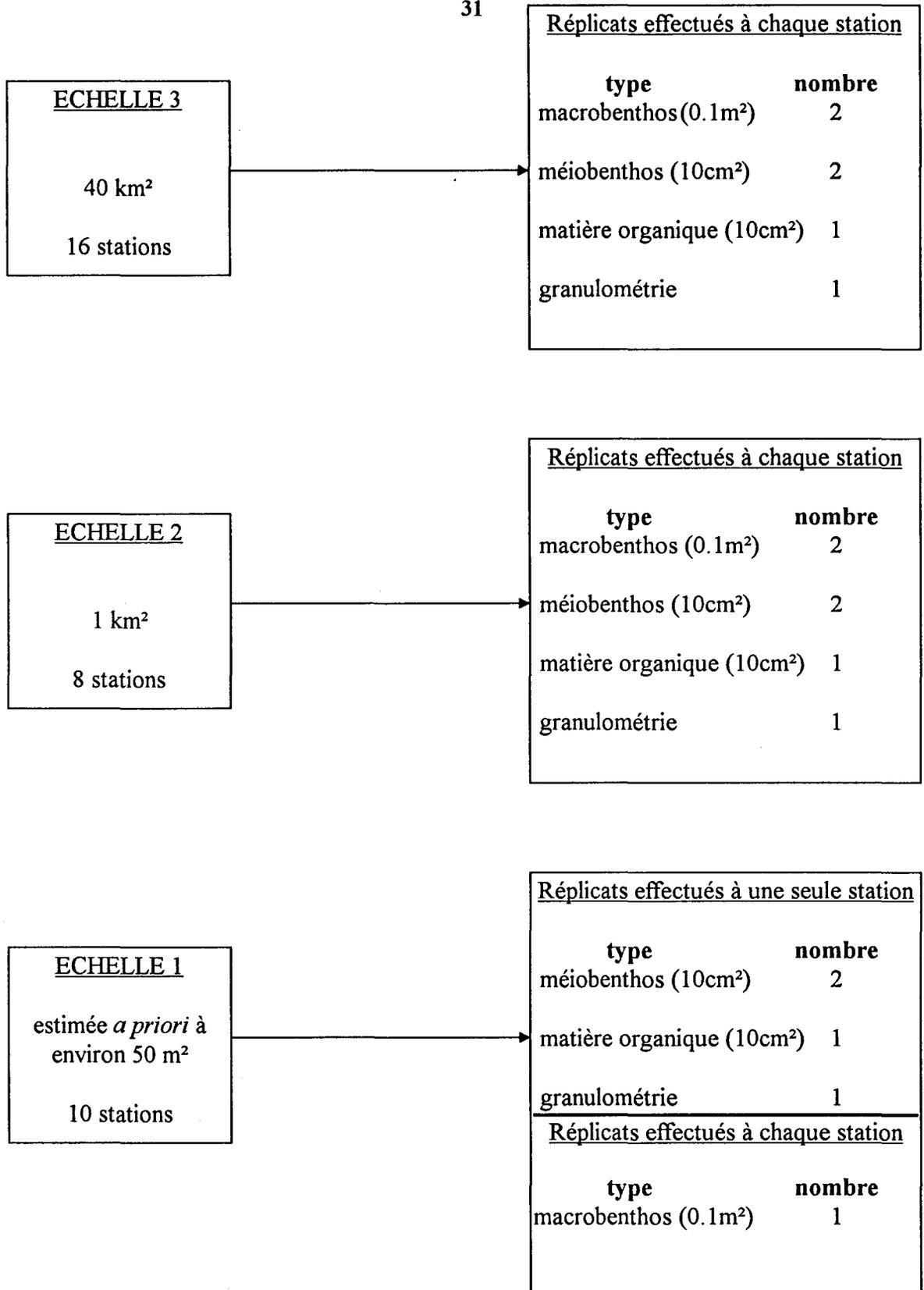


Figure 11 : schéma récapitulatif du plan d'échantillonnage et des échantillons prélevés

nématodes. Notre but est d'obtenir un ordre de grandeur de la densité de nématodes et de la méiofaune temporaire en une station donnée et non d'étudier la microrépartition spatiale de ces taxons.

I.2.3.4. Teneur en Matière Organique du sédiment (M.O.)

Une troisième carotte de 10 cm² sur 5 cm de profondeur a été échantillonnée dans la carotte de sédiment prélevée à l'aide d'un carottier Reineck afin d'estimer la teneur en matière organique du sédiment. Les échantillons ont été congelés immédiatement après le prélèvement. Nous avons décidé d'utiliser la méthode de « la perte au feu » pour estimer cette matière organique. Une recherche bibliographique des paramètres utilisés dans cette méthode (température et temps de combustion, poids du sédiment utilisé.....) a révélé une grande inhomogénéité à tous niveaux. Aucun protocole bien défini n'a pu être trouvé et les références citées sont rares et n'apportent jamais d'élément justifiant réellement l'utilisation des valeurs utilisées.

Nous avons donc mis au point une méthodologie standard d'estimation de la teneur en matière organique du sédiment par « perte au feu » afin d'obtenir des résultats qui pourraient permettre une comparaison fiable et objective entre les différentes études appliquant cette méthode.

Ce travail a fait l'objet d'une publication en soumission a *Hydrobiologia* (annexe 3). Nous ne présentons dans cette partie que le protocole utilisé pour nos échantillons, selon les différents protocoles expérimentés.

Après avoir été rincés à l'eau distillée puis séchés à l'étuve 24 heures à 60°C, les prélèvements de sédiment (trois répliqués de 2 g par station) ont été pesés (P1) puis mis au four pendant 5 heures à 500°C. Le refroidissement est ensuite effectué dans un dessiccateur, puis les échantillons subissent une nouvelle pesée (P2). L'estimation de la teneur totale en matière organique (M.O.) dans le sédiment est ensuite évaluée par la formule :

$$M.O. = \frac{1}{n} \sum_{k=1}^n \frac{(P_{1k} - P_{2k})}{P_{1k}} \quad \text{où } k (=1 \text{ à } n) \text{ est le nombre de répliqués (n=3 dans notre cas.)}$$

I.2.3.5. Synthèse du plan d'échantillonnage

Le plan d'échantillonnage est résumé sur la figure 11.

Quels que soient les types de prélèvements, l'étendue maximale de la zone d'étude (« extent ») est la même et dépend du plan défini à chaque échelle d'observation :

Echelle 1 : varie suivant les relevés de 4 à 120 m. (uniquement pour le macrobenthos)

Echelle 2 : 1043 m.

Echelle 3 : 14000 m.

L'unité d'échantillonnage (« grain ») varie suivant que l'on travaille sur le macrobenthos ou le méiobenthos :

macrobenthos : échelle 1 : 0,1m²

échelles 2 & 3 : 0,2m²

méiobenthos : échelles 2 & 3 : 20 cm²

Au niveau du macrobenthos à l'échelle 1, nous avons suivi les recommandations d'O'Neill *et al.* (1986), d'Allen *et al.* (1987), de Wiens (1989) et d'Allen & Hoekstra (1991) de diminuer l'unité d'échantillonnage (« grain ») en même temps que l'étendue (« extent ») afin de pouvoir détecter des phénomènes à plus petite échelle.

Il est par ailleurs important de prendre en considération la distance minimale entre deux stations de prélèvement à une échelle d'observation donnée :

échelle 1 : varie suivant la date de prélèvement de « 0,4 » à 20 m.(seulement pour le macrobenthos)

échelle 2 : 391 m.

échelle 3 : 609 m.

I.3.TRAITEMENT DES DONNEES

Dans ce chapitre, comme l'a fait Leprêtre (1988) pour les peuplements entomologiques, nous tentons de proposer une méthode générale relativement large et souple pour adapter le traitement des données au problème posé, à savoir dans notre travail une approche systémique des écosystèmes. Il résulte de cette démarche que tout choix dans l'analyse devra être justifié, ce qui nécessite un développement assez long de cette partie "analyse des données". En effet, nous avons essayé d'éviter l'utilisation et « l'application aveugle » des démarches générales proposées dans la littérature (par exemple Field *et al.*, 1982), car chaque problématique nécessite un (des) échantillonnage(s) précis. De plus, la nature et la structure des données sont différentes d'une étude à une autre (Leprêtre, 1988). Par ailleurs, il est nécessaire de préciser

que nous ne cherchons nullement par cette démarche méthodologique à proposer à notre tour une "recette" générale d'analyse des écosystèmes sous un angle systémique.

Une stratégie d'analyse des données commune à l'étude du méiobenthos temporaire et du macrobenthos a été utilisée. Nous présentons dans cette partie le schéma général de cette approche numérique en exposant ses fondements mathématiques et statistiques dans leurs grandes lignes, et la justification de la démarche employée au niveau d'une approche systémique de l'étude des écosystèmes benthiques.

Cette "écologie numérique" a été appliquée à chaque échelle spatiale et adaptée en fonction du type de données disponibles. Ces précisions sont décrites au début de chaque chapitre concerné.

I.3.1. Préparation des données

Les matrices utilisées comprennent, à une échelle spatiale donnée, les prélèvements à toutes les stations et toutes les dates comme « objets » (ou « individus »). Les « descripteurs » (ou « variables ») varient en fonction de la problématique : abondances macrobenthiques ou méiobenthiques, variables environnementales etc.... Ces détails sont précisés dans la partie "matériels & méthodes" des chapitres suivants.

Etant donnée la nécessité d'avoir des données distribuées normalement pour certaines analyses (calcul d'indices par exemple) et pour les tests statistiques paramétriques, un test de normalité des données de Kolmogorov-Smirnov modifié par Lilliefors (1967) (au seuil $p=0,05$) a été effectué avant d'appliquer toute méthode présentant cette contrainte,. En cas de non normalité significative, la méthode de Box-Cox (Sokal & Rohlf, 1995) a alors été utilisée afin de trouver la meilleure transformation normalisatrice. L'homogénéité des variances (homoscédasticité) a ensuite été testée à l'aide du test de Bartlett (Sokal & Rohlf, 1995)

I.3.2. Analyses exploratoires

A chaque échelle spatiale, nous avons effectué sur la matrice « stations x espèces » étudiée une Analyse Factorielle des Correspondances (AFC) afin de faire apparaître les structures spatiales et temporelles principales dans l'ordination des espèces et des stations. Nous avons effectué cette analyse à l'aide du programme CANOCO™ 3.12 (Ter Braak, 1988b, 1990) utilisant l'algorithme itératif du "reciprocal averaging" de Hill (1973, 1974), qui est une extension de "l'analyse de gradient" (méthode du "weighted averaging") de Whittaker (1967). Nous n'entrerons pas dans les détails de cette analyse maintenant largement utilisée et décrite

dans la littérature : voir Benzécri *et al.* (1982, 1984), Greenacre (1984), Escofier & Pagès (1990) et Volle (1993) pour l'aspect théorique, et dans le cadre de l'écologie numérique Legendre & Legendre (1984b) et Ter Braak (1995).

Nous avons complété cette AFC par une classification numérique destinée à détecter d'éventuelles discontinuités dans les données. Il s'agit d'une analyse multidimensionnelle ayant pour effet de partitionner les objets en groupes relativement homogènes vis-à-vis des descripteurs (les espèces) étudiés. La classification se compose de deux parties :

1- le choix et le calcul d'un indice de similarité/distance entre les objets étudiés.

2- la formation de groupes d'objets en fonction de leur similarité (ou distance) à l'aide d'un algorithme de groupement.

Pour le premier point, nous avons opté pour les coefficients quantitatifs excluant les doubles zéros, qui sont de trois types d'après Legendre & Legendre (1984b) et Legendre *et al.* (1985) (type 1, 2a et 2b). Pour les coefficients de type 1, la différence entre deux échantillons pour les espèces abondantes contribue autant à la distance que la différence trouvée pour les espèces rares. Pour les coefficients de type 2a, la différence entre deux échantillons pour une espèce abondante contribue moins à la distance (et plus à la similarité) que la même différence trouvée entre ces échantillons pour les espèces rares. Enfin les coefficients de type 2b définissent des distances pour lesquelles une même différence reçoit un poids inversement proportionnel à la variabilité des espèces dans l'ensemble des échantillons. Le choix d'un coefficient a été effectué au cas par cas (cf paragraphe "Matériels & Méthodes" de chaque chapitre) en utilisant la forme du diagramme rang-fréquence (D.R.F.) indiquant le degré de maturité d'une communauté (Frontier, 1976, 1985) comme le recommandent Legendre & Legendre (1984a, b) et Legendre *et al.* (1985) : pour les D.R.F. de type "communauté immature", il sera préférable d'utiliser des coefficients de type 2, nous avons opté dans notre cas pour la métrique de Canberra (D10)⁶ appartenant au groupe 2a ; pour les D.R.F. de type "communauté mature", un coefficient de type 1 sera préféré. Dans ce travail, il a été choisi la distance de Bray-Curtis (D14), qui est le complément de la similarité de Steinhaus (S17). Ce coefficient est recommandé par Field *et al.* (1982) car il possède des propriétés théoriques recherchées pour les données écologiques et il présente avec ces données des performances

⁶ La numérotation utilisée est celle proposée par Legendre & Legendre (1984b)

pratiques robustes (Faith *et al.*, 1987 ; Clarke, 1993 ; Clarke *et al.*, 1993)

Pour le second point, la démarche de Ardisson *et al.* (1990) a été suivie : le groupement agglomératif hiérarchique choisi sera celui aboutissant au coefficient de corrélation le plus élevé entre la matrice originale de similarité/distance et la matrice cophénétique (qui est la matrice de similarité/distance reconstruite à partir du dendrogramme). Ce coefficient de corrélation est également appelé coefficient de corrélation cophénétique (Sokal & Rohlf, 1962 ; Leprêtre, 1988). Ces calculs ont été réalisés à l'aide du programme COMM (Piepenburg & Piatkowski, 1992)

I.3.3. Analyse de l'évolution temporelle du peuplement

1.3.3.1 Principes

L'évolution temporelle du peuplement a été étudiée plus finement à l'aide de deux techniques se recoupant partiellement, mais apportant chacune des précisions et des détails différents et complémentaires. Ces éléments spécifiques à chaque type d'analyse permettront une interprétation plus fine de la cinétique du peuplement étudié.

La première analyse est basée sur le test de Mantel (Mantel, 1967) dont le principe et les principales caractéristiques sont rappelés brièvement:

La statistique de Mantel permet de comparer deux matrices (carrées) de distances ou de similarités X et Y obtenues indépendamment et décrivant deux types de relations portant sur les mêmes objets (stations échantillonnées dans notre cas). Le test de Mantel permet d'analyser des phénomènes univariés ou multivariés. Plus précisément, cette statistique permet de tester si deux matrices présentent une corrélation quant à leur structure .

Le test de Mantel est basé sur la somme des produits croisés des valeurs correspondantes des deux matrices d'association, à l'exclusion de la diagonale :

$$Z = \sum_i \sum_j X_{ij} Y_{ij} \quad (i \neq j) \text{ où } i \text{ et } j \text{ sont les lignes et les colonnes des matrices.}$$

La forme normalisée de la statistique de Mantel (notée r), telle que proposée par Smouse, Long & Sokal (1986), a été utilisée :

$$r = [1/(n-1)] \sum_i \sum_j [(X_{ij} - \bar{X})/S_X] [(Y_{ij} - \bar{Y})/S_Y]$$

avec $i \neq j$, où i et j sont toujours les indices des lignes et des colonnes, et n est le nombre de distances dans une des deux matrices (diagonale exclue). A noter que dans ce cas où les distances sont transformées en variables centrées-réduites, le test de Mantel calcule le

coefficient de corrélation linéaire de Pearson entre les éléments des deux matrices ($r \in [-1 ; +1]$). (Smouse, Long & Sokal, 1986 ; Legendre & Vaudor, 1991).

L'hypothèse nulle est la suivante :

H_0 : les distances (ou les similarités) entre les objets selon la matrice X ne sont pas linéairement liées aux distances (ou similarités) correspondantes selon la matrice Y.

L'hypothèse alternative est :

H_1 : les distances entre les objets dans la matrice X sont corrélées aux distances correspondantes dans la matrice Y.

L'hypothèse nulle de l'indépendance des éléments des deux matrices est testée en comparant la valeur r obtenue avec une distribution de référence de r sous l'hypothèse H_0 , distribution obtenue empiriquement dans chaque cas en permutant de manière aléatoire 999 fois les lignes et les colonnes d'une des deux matrices. Nous avons choisi 999 permutations suivant les recommandations de Legendre & Legendre (1996) qui précisent que 500 à 1000 permutations sont suffisantes pour un premier contact avec les données. Si les probabilités obtenues sont cependant proches du seuil fixé, ces auteurs, suivant Jackson & Somers (1989), conseillent d'effectuer un nombre plus important de permutations (10 000 par exemple).

Il existe plusieurs variantes à ce test quant aux probabilités utilisées (approximation par t) et à la standardisation de la statistique (standardisation de Hubert). Pour plus de détails sur cette méthode et ses variantes, il convient de lire les publications sur le sujet, celles de Mantel (1967), Legendre & Fortin (1989) et Sokal & Rohlf (1995).

1.3.3.2. Analyses

La première analyse, suggérée par D. Borcard (com. pers.), vise à explorer et tester l'existence d'une autocorrélation temporelle dans l'évolution du peuplement : un corrélogramme de Mantel sur la totalité des échantillons a été construit. Le principe du corrélogramme de Mantel, à l'origine surtout utilisé pour tester une autocorrélation spatiale, est le suivant (Sokal, 1986 ; Oden & Sokal, 1986 ; Legendre & Fortin, 1989) : deux matrices sont construites, une matrice d'association calculée à partir des observations en toutes stations à toutes les dates, et une matrice de distance temporelle entre chaque couple de stations (pour le choix du coefficient d'association voir critères énoncés au §I.3.2. p35). Les groupes d'échantillons de même date sont affectés d'une "distance" de zéro, la mesure de distance entre groupes étant le

nombre de jours qui les séparent. Dans notre cas, étant donnée la répartition irrégulière des intervalles entre deux prélèvements, le mois de 30 jours a été imposé comme pas de temps de calcul (classe de distance). Pour chaque classe de distance, le programme fabrique une matrice-modèle dans laquelle toutes les paires d'objet appartenant à la classe se voient attribuer la valeur 1, le reste de la matrice contenant alors des "0". Une première statistique de Mantel normalisée (r) est calculée pour cette classe de distance. Le calcul est alors effectué pour chaque nouvelle classe de distance, en construisant à chaque pas une nouvelle matrice-modèle, et en calculant un nouveau r de Mantel. Le graphique de la statistique de Mantel en fonction des classes de distance représente le corrélogramme multivarié (corrélogramme de Mantel).

Dans ce corrélogramme, un seuil de signification α est choisi pour un test. L'hypothèse nulle de ce test (H_0) est que le r n'est pas significativement différent de zéro. Or, dans un corrélogramme, pour v classes de distance, nous effectuons v tests simultanément. Il en résulte que la probabilité d'une erreur de type I devient beaucoup plus importante que la valeur d'origine du seuil statistique choisi α (Scherrer, 1984). Avant d'examiner les valeurs statistiquement significatives dans le corrélogramme, il est alors nécessaire d'effectuer un test global, prenant en compte le fait que v tests ont été effectués simultanément, pour un niveau de signification global α . Ce test global, appelé correction de Bonferroni, est effectué en vérifiant si le corrélogramme contient au moins une valeur qui est significative au seuil de $\alpha' = \alpha/v$ (Cooper, 1968 ; Miller, 1977 ; Oden, 1984). Chaque test individuel a été rendu plus conservateur en interprétant uniquement ceux restant significatifs au seuil α' .

Cette correction de Bonferroni s'applique, dans un cadre plus large, à chaque fois que des tests simultanés sont effectués.

Ces calculs ont été effectués à l'aide du progiciel R (Legendre & Vaudor, 1991), programme MANTEL pour le corrélogramme, sur une matrice d'association construite avec le programme SIMIL.

La deuxième analyse est le groupement chronologique avec contrainte de contiguïté temporelle ("chronological clustering") de Legendre *et al.* (1985) visant à identifier les discontinuités significatives dans une série temporelle multivariée en tenant compte de la séquence d'échantillonnage. Cette analyse diffère des autres approches par le fait qu'elle ne peut tenir compte que de l'évolution d'une station à la fois. Cette méthode a donc été appliquée à l'étude des discontinuités station par station, puis à la somme de toutes les stations d'un

relevé à une échelle d'observation fixée. En d'autres termes, nous avons tenté de voir si "la somme de toutes les discontinuités" à chaque station correspondait aux discontinuités détectées sur la « somme de toutes les stations » à une échelle d'observation définie.

Une autre caractéristique de cette méthode est la possibilité de détecter et d'éliminer les "singletons" ou relevés uniques souvent trouvés dans les séries écologiques.

La description suivante de la méthode est partiellement reprise de Legendre & Legendre (1984b). Le groupement procède d'une matrice d'association entre les échantillons d'une même station à différentes dates, calculée à l'aide d'un coefficient approprié (voir critères énoncés au § I.3.2 p.35). Un groupement agglomératif modifié pour inclure la contrainte de contiguïté est appliqué à cette matrice. La fusion de deux groupes ne peut être effectuée avant qu'un test statistique par permutation ait montré que le nombre de distances fortes dans la matrice de distance intergroupes n'est pas significativement plus élevé que le nombre de distances fortes dans la matrice résultant de la fusion des deux groupes considérés. L'algorithme proposé pour ce groupement avec contrainte de contiguïté nécessite le choix *a priori* par l'utilisateur de deux paramètres de calcul : le degré de connexité (C_0) du groupement agglomératif à liaison proportionnelle, et le niveau de signification (α) du test de permutation pour la fusion des groupes. Pour Legendre *et al.* (1985), le paramètre de connexité n'a pas d'influence très importante sur le résultat. En ce qui concerne le seuil de probabilité α , les seuils les plus faibles montreront les cassures les plus importantes dans la série, alors que les seuils plus importants mettront en évidence des discontinuités plus fines. Ces auteurs recommandent donc d'utiliser plusieurs valeurs de α afin de mettre en évidence toutes les discontinuités depuis les plus fines jusqu'aux plus importantes. Cependant, ils précisent que les plus grandes valeurs de ce seuil donnent une image plus "vraie" de la réalité écologique (mais bruitée).

En suivant ces recommandations, une valeur de C_0 constante de 50 % et des seuils α allant de 0,01 à 0,20 ont été utilisés.

Il est nécessaire de préciser, à ce stade, que les résultats obtenus dépendent dans une large mesure du coefficient d'association utilisé, d'où la nécessité de choisir une mesure d'association bien adaptée aux données utilisées toujours en fonction des critères énoncés au §I.3.2. p35.

Enfin, une série de tests *a posteriori* peuvent être utilisés. Le premier est un test « d'expansion de groupes » permettant de savoir si les groupes formés sont complètement

indépendants et différents, ou si ce sont des sous-séries relativement stables d'une succession écologique continue. Le second est un test entre groupes distants destiné à mettre en évidence d'éventuelles récurrences entre évènements (cycles annuels, saisonniers, pluriannuels).

Le groupement avec contrainte de contiguïté temporelle a été effectué à l'aide du programme CHRONO du progiciel R (Legendre & Vaudor, 1991), les matrices d'associations calculées avec le programme SIMIL.

1.3.4. Analyses systémiques

Avant d'entrer dans le détail des analyses proposées et afin de mieux appréhender la méthodologie employée, il est nécessaire de rappeler le but, la démarche de cette étude, et avant tout ce que nous entendons par *approche systémique des écosystèmes*, plus précisément dans le cas de l'écosystème benthique étudié.

L'écosystème est un système d'interactions complexe des espèces entre elles et entre celles-ci et le milieu. Frontier & Pichod-Viale (1990) définissent un système comme un ensemble de parties (ou éléments) interconnectés par des liaisons fonctionnelles (c'est à dire des liaisons impliquant évolution et mouvement) d'une façon telle que trois catégories de propriétés en résultent : 1) les éléments dépendent les uns des autres dans leurs fonctionnements et leurs évolutions ; 2) il en résulte l'"émergence" de propriétés globales ; 3) en retour, l'ensemble agit sur les parties. De plus, aucun système réel n'est isolé mais il est au contraire lui-même un élément d'un système plus vaste. En effet, en observant un système complexe comme un écosystème, on remarque que les éléments sont eux mêmes complexes et sont des sous-systèmes d'un système faisant lui-même partie d'un super-système Il y a donc une *organisation hiérarchique* des systèmes. Il en résulte que chaque niveau hiérarchique est un niveau d'observation, mais aussi un niveau d'organisation. Enfin, l'écosystème est structuré dans l'espace et dans le temps de manière fondamentale, car l'hétérogénéité et les phénomènes d'alternance y ont une importance fonctionnelle essentielle.

Notre approche systémique de l'écosystème benthique est présentée sous forme de schéma à la figure 12. Le découpage de la suite de ce paragraphe suit le plan de ce schéma général.

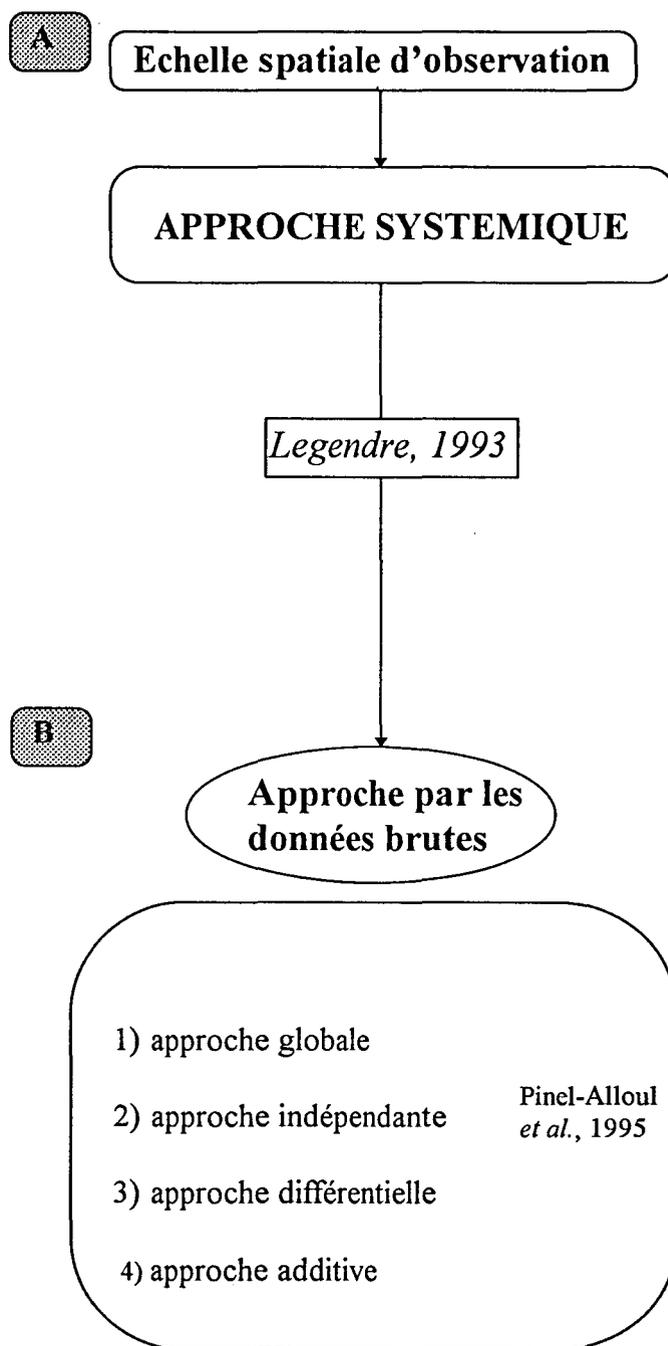


Figure 12 : schéma de l'approche systématique

A- Des analyses ont été effectuées à chaque échelle d'observation nommée plus haut : échelle 1 (50 m²), échelle 2 (1 km²) et échelle 3 (40 km²). Des relevés ont été effectués aux échelles 1 et 2 à 14 reprises de mars 1991 à juin 1993. L'échelle 3 à trois reprises (cf tableau 1 p.26).

B- L'approche par les "données brutes" ("raw data approach") a été utilisée en suivant Legendre (1993) pour l'incorporation de l'espace dans les analyses écologiques. Cette approche a été étendue en introduisant l'espace et le temps dans les analyses écologiques.

L'espace n'est pas par lui-même une variable permettant d'expliquer la répartition spatiale d'un phénomène biologique ou écologique. Corréler un tel phénomène avec l'espace est utile uniquement dans le cas où cette relation peut faire émerger l'existence de processus biologiques et/ou physiques sous-jacents ayant une composante spatiale. L'introduction de l'espace en tant que variable dans les analyses est une voie pour étudier les relations entre différents phénomènes en prenant en compte leurs propriétés et composantes spatiales.

Un raisonnement similaire peut être fait pour l'introduction du temps. Cependant, et ce sera le cas dans ce travail, cette variable peut être utilisée et introduite dans les analyses pour représenter l'influence d'un « super-système » (intégration de niveau(x) hiérarchique(s) supérieur(s)) influençant celui étudié : dans notre cas, le temps représente le cycle saisonnier (température,.....), l'influence de l'arrivée « postulée saisonnière » des post-larves, donc de la sédentarisation (impact du vent et des courants à mésoéchelle.....). Cette variable temps est de plus introduite afin de prendre en compte la « flèche du temps » telle que définie par Prigogine & Stengers (1986) et Prigogine (1993)

Cette approche par les données brutes est basée sur l'utilisation des méthodes d'ordination avec contrainte ("*constrained ordination analysis*") (Ter Braak, 1995), encore appelées analyses de gradient directes (par opposition aux méthodes d'analyses de gradient indirectes que sont par exemple l'AFC et l'ACP). Ces analyses permettent de relier la répartition des espèces (matrice stations x espèces) aux facteurs de l'environnement (matrice stations x variables environnementales) en forçant les axes de l'ordination des espèces à être des combinaisons linéaires des variables environnementales qui maximisent la variance des espèces. Ces méthodes sont, dans notre champ d'application, de deux formes : l'analyse de redondance ("*redundancy analysis*" : RDA) (Van den Wollenberg, 1977) et l'analyse canonique des correspondances (ACC) (CCA en anglais pour "*Canonical Correspondence Analysis*") (Ter Braak, 1986). Le premier type d'analyse est la forme canonique de l'Analyse en

Composantes Principales (ACP), et doit être utilisée dans un contexte de réponse linéaire des espèces ; le second type est la forme canonique de l'Analyse Factorielle des Correspondances (AFC) et doit être utilisée dans un contexte de réponse unimodale des espèces. Il est important de préciser que les AFC/ACC tiennent compte des "différences relatives" entre les espèces dans les stations, alors que les ACP/RDA tiennent compte des "différences absolues" (Ter Braak, 1990). Par ailleurs, la distance du χ^2 , préservée dans l'AFC (et par extension dans l'ACC) est un coefficient asymétrique (c'est à dire qu'il ne tient pas compte des doubles zéros dans l'estimation de la ressemblance), ce qui n'est pas le cas de la distance euclidienne préservée dans l'ACP (et par extension dans la RDA) (Legendre & Legendre, 1984b). Pour cette raison, l'AFC et l'ACC sont donc recommandées pour l'ordination en espace réduit de tableaux d'abondances d'espèces contenant de nombreux zéros (Hill, 1973 ; Gauch *et al.*, 1977 ; Legendre & Legendre, 1984b).

Le choix d'une de ces deux méthodes directes a été effectué sur la base de deux critères: dans un premier temps, une ACP a été effectuée sur les variables environnementales. Un diagramme de dispersion des espèces en fonction des deux premiers axes de cette ACP a permis de révéler si la réponse des espèces était linéaire ou non (Cattaneo *et al.*, 1993). Dans un second temps, nous avons effectué une analyse factorielle des correspondances « détendancée » ("*Detrended Correspondence Analysis*" : DCA) sur la matrice stations x espèces. Ter Braak & Prentice (1988) ont en effet suggéré que la "longueur du gradient" (amplitude des scores des stations dans la DCA ; Hill & Gauch, 1980) exprimée en unité d'écart-type (standard deviation : SD) était un guide utile pour choisir entre les deux types de méthode. Ils proposent les critères suivants :

longueur du gradient en unité d'écart-type associé au 1er axe de la DCA	<1,5	∈ [1,5 ; 3]	> 3
méthode d'analyse de gradients directe à utiliser	analyse de redondance	analyse de redondance ou analyse canonique des correspondances	analyse canonique des correspondances

Dans toutes les analyses, la réponse de la majorité des espèces s'est révélée être non linéaire avec les premiers axes de l'ACP, la réponse étant même unimodale dans de nombreux cas. De plus, la longueur des gradients sur le premier axe des DCA appliquées aux différentes

données d'abondances d'espèce a toujours été systématiquement supérieure à 3 SD. La forme canonique de l'AFC (plutôt que de l'ACP), à savoir l'Analyse Canonique des Correspondances (ACC) a donc été utilisée pour la suite des analyses.

Cette dernière est une des méthodes d'ordination les plus utilisées à l'heure actuelle (Birks *et al.*, 1994). Elle est particulièrement appropriée à l'étude des relations espèces/milieu, car les relations relevés/variables environnementales s'expriment comme en ACP normée (cercle des corrélations), et les relations espèces/relevés comme en AFC (par "weighted averaging") (Lebreton *et al.*, 1988a). La littérature concernant la théorie et la pratique de cette ordination est abondante, les principales références à ce sujet sont : Ter Braak (1986, 1987, 1988a, 1990, 1995), Ter Braak & Verdonschot (1995) Chessel *et al.* (1987), Lebreton *et al.* (1988a, 1988b) et Palmer (1993). Cette analyse ne sera pas développée ici.

La forme partielle de l'ACC (Ter Braak, 1988a) permet d'effectuer une ACC après avoir retiré, par régression linéaire multiple, les effets de variables connues ou "indésirables" appelées covariables.

Ces techniques multivariées ont été appliquées en utilisant l'approche du "partitionnement de la variance" ("variation partitioning") proposée par Borcard *et al.* (1992). Cette approche, qui semble bien adaptée à une analyse systémique des écosystèmes, est liée à l'idée que l'hétérogénéité écologique dans les communautés naturelles peut être expliquée par les facteurs biotiques et abiotiques qui ne sont pas mutuellement exclusifs, mais en interaction dans l'espace et dans le temps (Quinn & Dunham, 1983 ; Borcard *et al.*, 1992). Dans la méthode originelle (Borcard *et al.*, 1992 ; Borcard & Legendre, 1994) , les données sont divisées en trois matrices : α) les densités des espèces (matrice espèces), β) les variables environnementales (matrice environnementale) et γ) les coordonnées géographiques des stations de prélèvements (matrice spatiale). Les ACC et ACC partielles effectuées selon la séquence de calculs présentée dans le tableau 2 permettent d'extraire les effets des variables environnementales et spatiales. La variation totale dans la matrice espèces peut alors être décomposée en quatre fractions (figure 13) :

(a) la fraction de la variation des espèces qui peut être expliquée par les variables environnementales (biotiques et/ou abiotiques) indépendamment de toute structure spatiale ;

(b) la structuration spatiale des espèces qui est commune avec les variables environnementales ;

	matrice espèces	covariable	matrice environnement	matrice spatiale
pas (1)	♦	-	x	-
pas (2)	♦	-	-	x
pas (3)	♦	matrice spatiale	x	-
pas (4)	♦	matrice environnement	-	x

Tableau 2 : procédure de calcul pas à pas de la méthode de Borcard *et al.* (1992) (modifié de Belgrano, 1995) : ♦ = matrice dont les variations sont à expliquer (toujours prise en compte dans les calculs) ; x = variables explicatives prises en compte ; - = variables explicatives non prises en compte

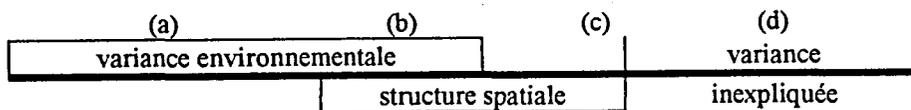


Figure 13 : partitionnement de la variation d'une matrice espèces suivant la méthode de Borcard *et al.* (1992)

(c) une composante purement spatiale, inexpliquée par les variables environnementales prises en compte dans l'analyse, qui pourrait être due à tout processus générateur d'hétérogénéité spatiale tel que la distribution biogéographique, le comportement, voire d'autres processus physiques et/ou biologiques non inclus dans l'analyse ;

(d) une fraction de la variation des espèces qui reste inexpliquée par les coordonnées spatiales ou les variables environnementales.

Comme le souligne Pinel-Alloul (1995), cette méthode permet également de partitionner les effets de différents processus générateurs d'hétérogénéité spatiale comme les facteurs biotiques et abiotiques. Par ailleurs, Økland & Eilertsen (1994) suggèrent que cette approche peut être étendue à plus de deux matrices explicatives. Cette extension a été mise en application par Magnan *et al.* (1994) qui ont utilisé trois matrices explicatives pour étudier les variations dans le régime alimentaire d'une espèce de poisson d'eau douce, mais toujours dans un cadre strictement spatial. Nous avons également introduit dans les analyses une troisième matrice explicative complémentaire et indissociable des composantes environnementales (biotiques et abiotiques) et spatiales : le temps. A notre connaissance, aucune étude en écologie benthique n'a combiné ces trois catégories de variables simultanément pour expliquer la dynamique d'un peuplement benthique.

La présentation des résultats sera cependant légèrement différente de celle faite par Magnan *et al.* (1994) avec trois matrices. Nous suivrons plutôt la méthodologie récemment mise au point par Pinel-Alloul *et al.* (1995). Cette méthode, toujours basée sur le "variation partitioning" de Borcard *et al.* (1992), permet en effet d'extraire beaucoup plus d'informations des différentes variables explicatives.

Les matrices utilisées sont les suivantes :

- *matrice espèces* : le détail du choix des espèces (méio-benthos temporaire, macrobenthos) est décrit dans la partie "matériels et méthodes" des chapitres concernés. Les ACC ont été effectuées sur les données de densités brutes ; Palmer (1993) a en effet montré que l'analyse canonique des correspondances n'est pas affectée par la distribution asymétrique des espèces ni par un bruit de fond important dans les données. Par ailleurs, Lebreton *et al.* (1988a) indiquent que l'ACC présente une sensibilité moindre aux espèces rares : seules les espèces présentes une seule fois en un exemplaire ont donc été éliminées de la matrice espèces.

- *matrice environnement* : Trois types de matrice environnement sont utilisées, contenant respectivement les données biotiques, abiotiques et l'ensemble des deux. La construction de ces trois matrices est elle aussi détaillée dans le paragraphe "matériels et méthodes" des chapitres concernés.

- *matrice espace* : cette matrice a été construite en utilisant une fonction polynomiale des coordonnées géographiques, comme le suggère Legendre (1990) suivant une idée de Ter Braak (1987). La position des stations étant donnée à l'origine par leur longitude et latitude exprimées degrés, minutes et secondes, elles ont été transformées en coordonnées cartésiennes x (longitude) et y (latitude) d'après l'algorithme de Sanvicente-Añorve (1995). La matrice est alors composée des termes x , y , xy , x^2 , y^2 , x^2y , xy^2 , x^3 et y^3 qui sont ceux de l'équation d'une surface du troisième degré de la forme: $z = b_1x + b_2y + b_3xy + b_4x^2 + b_5y^2 + b_6x^2y + b_7xy^2 + b_8x^3 + b_9y^3$ où b_1, b_2, \dots, b_9 sont les coefficients canoniques calculés lors de l'ACC (Legendre, 1990 ; Borcard *et al.*, 1992). L'utilisation des termes quadratiques, cubiques et d'interactions permet d'extraire et de modéliser non seulement les gradients linéaires, mais également des structures plus complexes : "patches" ou discontinuités (Borcard *et al.*, 1992). Comme le font remarquer ces derniers auteurs, l'introduction dans l'équation d'une ordonnée à l'origine (b_0) n'est pas nécessaire dans la mesure où les données de la matrice espèces sont centrées à l'origine dans l'ACC. Afin de réduire la multicollinéarité, les coordonnées sont donc centrées avant tout calcul (P. Legendre, com. pers.). Par ailleurs, dans le but d'éviter une augmentation artificielle de la variance expliquée par les variables spatiales, les neuf termes de l'équation ont été soumis, avant analyse, à une procédure de sélection progressive des variables ("forward selection") qui est une extension multivariable de la régression pas à pas (Ter Braak, 1990). Cette technique est issue de la méthode des vecteurs équivalents (coefficient RV) proposée par Escoufier & Robert (1979). Par cette méthode, les "meilleures variables" sont sélectionnées, à savoir celles qui sont les plus importantes pour expliquer les variations dans la matrice espèces. A chaque pas, la variable la plus contributive à l'augmentation de l'explication de la variance de la matrice espèce est détectée. Un test par permutations de Monte Carlo est alors appliqué afin d'estimer la signification de sa contribution additionnelle ($\alpha=0,05$).

- *matrice temps* : cette matrice contient la date de chaque prélèvement en jours juliens par rapport à la première date de prélèvement (tendance) et les mois de prélèvement (aspect

saisonnier). L'utilisation des "valeurs" des mois conduirait cependant à discriminer par exemple janvier (valeur faible : 1) de décembre (valeur élevée : 12), alors que les conditions générales (climatiques notamment) durant ces deux mois sont proches. Afin d'éviter ce problème, les mois ont été codés en variable binaire ("dummy variable") suivant les recommandations de Palmer (com. pers.) et Ter Braak (1988b). La tendance peut être interprétée comme étant la « flèche du temps » (irréversibilité du temps) du système complexe étudié.

Seules les variables les plus contributives à l'augmentation de l'explication de la variance des espèces ont été sélectionnées par la procédure de "forward selection".

- *matrice espace-temps* : cette matrice correspond à la fusion entre les matrices espace et temps. En sélectionnant les variables les plus contributives par « forward selection », la part prise par chaque composante dans la dynamique des espèces peut être analysée. En d'autres termes, cette approche permet d'appréhender l'influence de l'interaction spatio-temporelle sur la matrice espèce étudiée, et même de classer par ordre d'importance ces influences spatiales et temporelles.

La méthode de Pinel-Alloul *et al.* (1995) utilisée se divise en quatre groupes d'analyses statistiques :

1- une *approche globale* qui est utilisée pour tester, en tenant compte des composantes spatiales et temporelles, quels sont les facteurs biotiques et abiotiques qui expliquent la variation des espèces de la communauté étudiée. Dans cette approche, toutes les variables environnementales sont regroupées en une seule matrice : la matrice « environnement ». La procédure de "forward selection" est alors appliquée afin de ne retenir que les variables les plus contributives. Leurs effets sur la composition spécifiques de la communauté étudiée sont alors analysés en contrôlant les structures spatiales et temporelles. La figure 14a illustre schématiquement cette première approche. Les lettres (a), (b), (c) et (d) utilisées ont la même signification que dans l'article de Borcard *et al.* (1992) pour identifier les différentes fractions de variance.

2- une *approche indépendante*. Cette approche permet de tester indépendamment l'effet de chaque groupe de variables biotiques et abiotiques. Une ACC partielle est effectuée indépendamment pour la matrice biotique et pour la matrice abiotique en

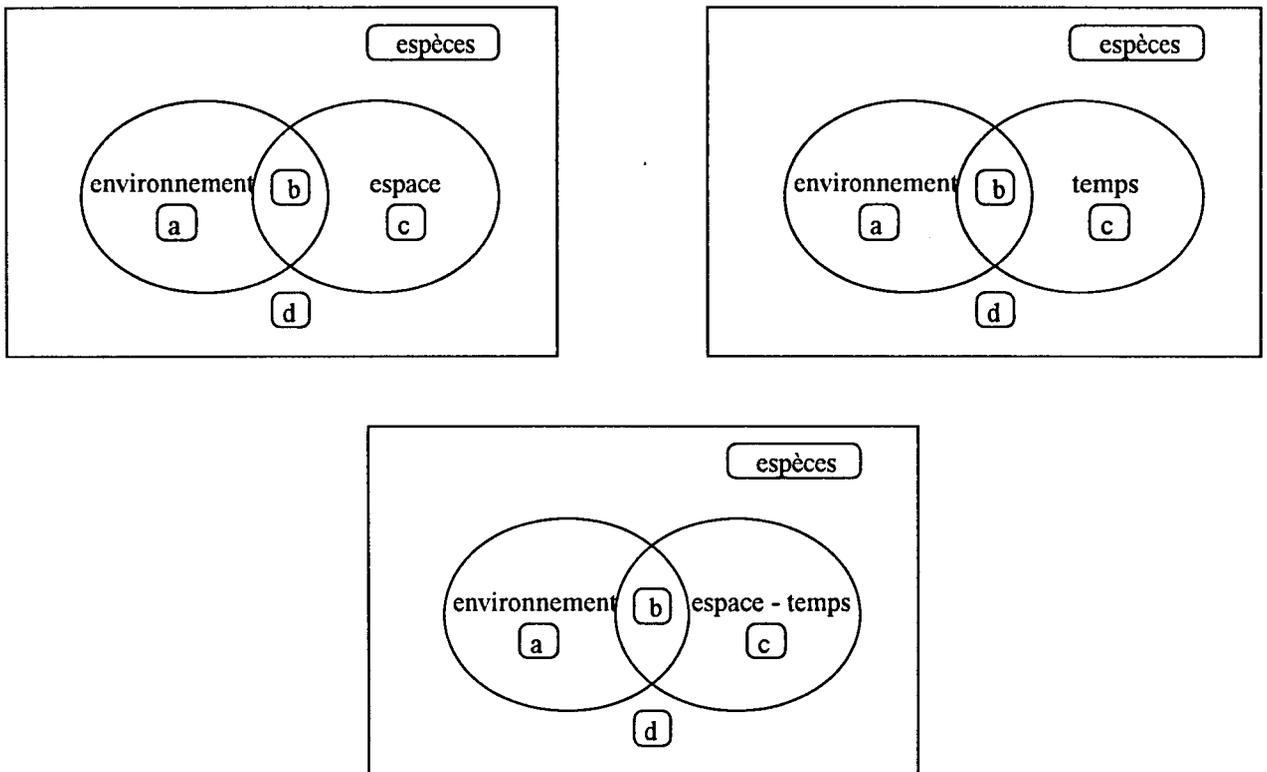


Figure 14a : schéma des analyses statistiques de l'*approche globale*

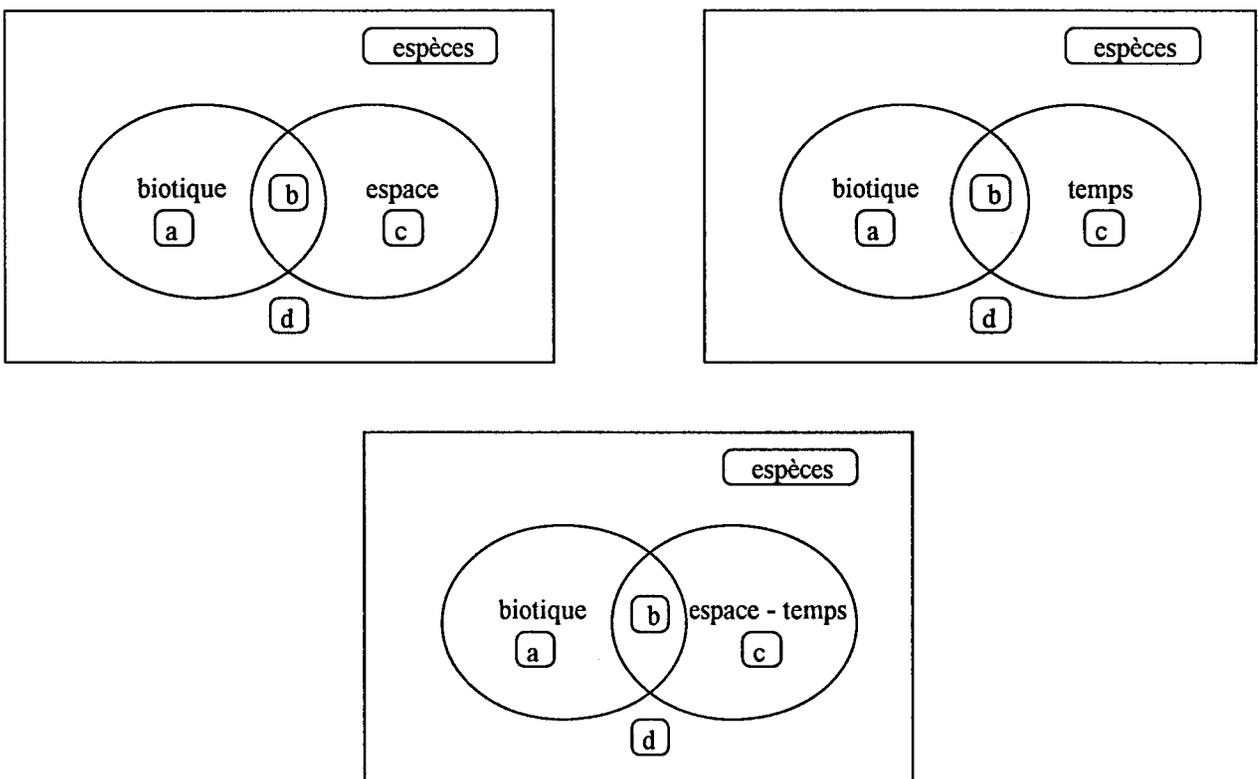


Figure 14b : schéma des analyses statistiques de l'*approche indépendante* (variables biotiques)

controlant les structures spatiales et temporelles. Cette seconde approche est représentée figure 14b, c. La "forward selection" est utilisée pour chaque matrice afin de ne retenir que les variables les plus contributives.

3- Dans un troisième temps, il est intéressant de déterminer l'importance relative des différents groupes de variables environnementales (biotiques et abiotiques dans notre cas) quant à leur contribution à l'explication de la variation des espèces étudiées. Pour cette troisième approche, appelée *approche différentielle* (figure 14d), nous aurons une méthode légèrement différente de celle proposée par Pinel-Alloul *et al* (1995) : une ACC partielle sera effectuée sur les espèces avec les matrices biotiques et abiotiques sans tenir compte des structures spatiales et temporelles. Par ailleurs, seules les variables retenues par "forward selection" dans chaque matrice seront utilisées. L'influence de chaque groupe de variables en enlevant l'effet de l'autre pourra alors être analysée et testée statistiquement (test par permutations de Monte Carlo).

4- Enfin, toutes les variables sélectionnées par "forward selection" dans les matrices biotiques et abiotiques lors de l'approche indépendante seront prises en compte afin de réaliser une ACC partielle tout en controlant les structures spatiales et temporelles. Le but est de retenir les variables les plus parcimonieuses des deux matrices, même si certaines d'entre elles n'ont pas été retenues dans l'approche globale. C'est l'*approche additive* (figure 14e).

Il est important d'apporter quelques précisions sur la procédure de "forward selection" utilisée afin de trouver le plus petit groupe de variables dans une matrice explicative qui explique la variation dans la communauté étudiée aussi bien que la matrice complète. En effet, dans une telle matrice explicative, il se peut que des variables présentent de fortes corrélations. Plusieurs d'entre elles pourraient donc, à un certain pas de la procédure de sélection, avoir une contribution identique à l'explication de la variation dans la matrice espèces. Cependant, la "forward selection" ne retiendra qu'une seule variable. Le groupe de variables explicatives retenues (par la procédure de "forward selection"), en terme de variables ayant les plus fortes influences sur la communauté étudiée n'est donc pas unique (Montgomery & Peck, 1982 ; Pinel-Alloul *et al.*, 1995). Il en sera tenu compte le cas échéant dans nos résultats.

Certaines précautions sont à prendre lors de l'application de cette méthodologie basée sur l'ACC et l'ACC partielle. En premier lieu, il ne faut pas que le nombre de variables

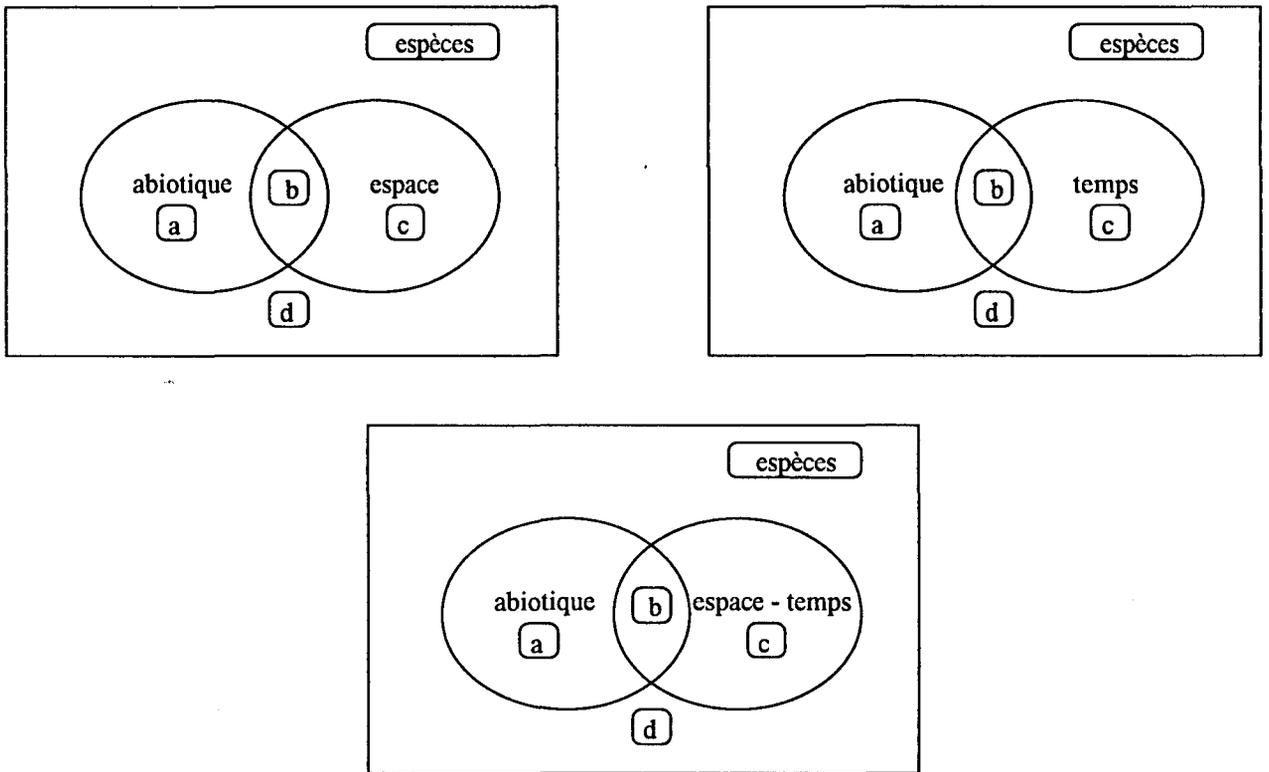


Figure 14c : schéma des analyses statistiques de l'*approche indépendante* (variables abiotiques)

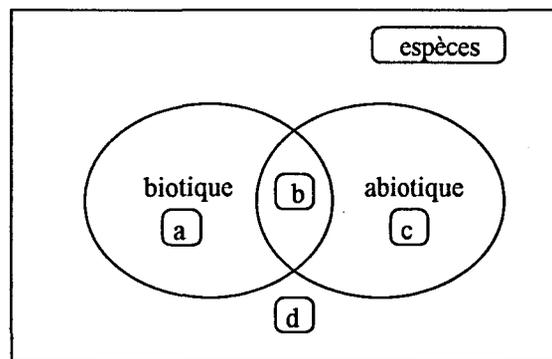


Figure 14d : schéma des analyses statistiques de l'*approche différentielle*

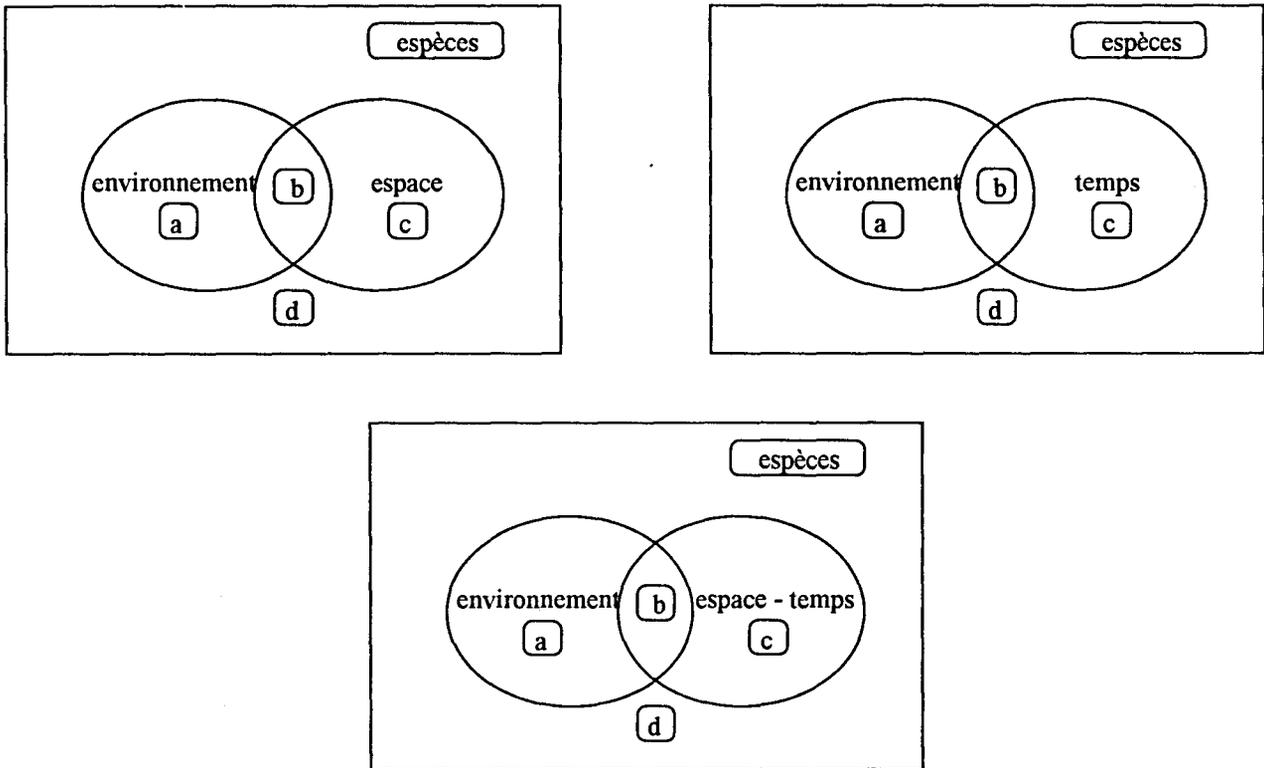


Figure 14e : schéma des analyses statistiques de l'*approche additive*

explicatives (p) soit trop important . En effet, Lebreton *et al.* (1988a) soulignent que les résultats de l'ACC tendent alors vers ceux de l'AFC, pour devenir identiques si p devient égal au nombre de relevés moins un ($n-1$). Par extension, Borcard *et al.* (1992) précisent que la technique de partitionnement de variance ne fonctionne de manière satisfaisante que si le nombre de variables explicatives est plus ou moins le même dans toutes les matrices explicatives. Cette règle a été vérifiée lors de chaque analyse car dans le cas où elle ne serait pas respectée, la part de variance expliquée serait pratiquement toujours plus élevée pour la fraction où il y a le plus de variables explicatives (D. Borcard, com. pers.). Cependant, pour Økland & Eilertsen (1994), le nombre de variables dans chaque matrice explicative n'est pas important dans la mesure où ces variables ont été sélectionnées par "forward selection", et surtout si les variables les plus importantes ont été prises en compte. L'importance et l'influence sur les résultats de ces variables explicatives sont également soulignées par Palmer (1993).

Enfin, à chaque ACC et ACC partielle, l'influence des variables explicatives sur les espèces (test global sur l'ensemble des valeurs propres canonique : "overall test") et la signification du premier axe canonique ont été testées par des tests par permutation de Monte Carlo (999 permutations). Il faut enfin préciser à ce niveau que les variables explicatives sont centrées-réduites avant l'analyse, ce qui évite de donner artificiellement une importance exagérée à une variable.

Les ACC et les ACC partielles ont été effectuées à l'aide du logiciel CANOCO™ 3.12 (Ter Braak, 1988b, 1990).

1.3.5. Représentation cartographique

Lorsque des représentations cartographiques ont été réalisées, la méthode d'interpolation pondérée par l'inverse du carré de la distance a été utilisée. Cette méthode d'interpolation classique est un compromis raisonnable entre l'hypothèse d'une influence importante et d'une influence faible des voisins éloignés (Borcard & Legendre, 1994). Elle n'est basée sur aucun modèle théorique et ne prend pas en compte la direction. D'après Isaak & Srivastava (1989), c'est la méthode la plus communément utilisée, même si d'après Myers (1991, 1994) il n'y a pas de raisons intrinsèques à utiliser le carré de la distance comme pondération. Cette méthode peut cependant être interprétée comme une diffusion en deux dimensions (Legendre, com.pers.)

1.3.6. Commentaires sur l'utilisation de la transformation log des données en AFC et ACC

Ces commentaires sont issus de discussions avec le Prof. S. Frontier, le Prof. P. Legendre, Dr. P. Herman, Dr. D. Borcard, Dr. D. Chessel, Dr. C.F.J. Ter Braak et Dr. D. Davoult.

La transformation logarithmique est souvent utilisée sur les données d'abondance d'espèces avant une AFC ou une ACC : Bakker *et al.*, (1990), Borcard *et al.* (1992) pour l'ACC, Thouzeau *et al.* (1991), Bachelet *et al.* (1996) pour l'AFC.

Cette opération est effectuée afin d'éviter de donner une importance exagérée aux espèces les plus abondantes : Ter Braak (1995) la recommande sur une base purement empirique : "if the abundance data of each species have a highly skew distribution with many small values and a few extremely large values. By doing so, we prevent a few high values from unduly influencing the analysis".

Or, l'AFC est une méthode d'ordination développée dans un premier temps pour l'analyse des tableaux de contingence (Benzécri *et al.*, 1982 ; Greenacre, 1984) puis élargie à des tableaux de mesure d'un type quelconque mais dans les cas où les valeurs de ce tableau sont positives ou nulles et additives. D'après Benzécri *et al.* (1982), les résultats obtenus par une AFC peuvent être sûrs si les données sont assez homogènes (par exemple les données sont toutes des longueurs du même ordre de grandeur). En d'autres termes, il faut que la somme des lignes et la somme des colonnes aient un sens, les marges du tableau utilisé doivent avoir une signification claire (Escofier & Pagès, 1991 ; Volle, 1993). Legendre & Legendre (1984b) précisent qu'il faut s'assurer que les éléments du tableau soient positifs et dimensionnellement homogènes pour qu'on puisse les additionner. Cette contrainte vient directement du mode d'analyse du tableau, les données étant transformées en deux tableaux de profils (profil-ligne et profil-colonne), profils qui ne sont rien d'autre que des probabilités conditionnelles pondérées définies dans un cas sur l'ensemble des lignes, dans l'autre des colonnes (Escofier & Pagès, 1991).

En effectuant sur un tableau « stations x espèces » une "transformation logarithme" (log dans la suite du texte) des données, la somme d'une ligne (ou d'une colonne) des éléments transformés n'a pas de signification (sauf à être le log du produit des éléments de la ligne ou colonne).

Cette transformation ne me paraît donc pas utilisable dans ce type d'ordination sur un tableau « stations x espèces ». Dans les cas où l'amplitude entre les espèces les plus faiblement représentées et les espèces les plus abondantes n'est pas très importante (mais nécessite d'après certains auteurs une transformation log pour éviter de travailler avec une distribution asymétrique), la différence entre l'AFC sur les données brutes et les données transformées se révèle dans ce cas faible. Par ailleurs, si quelques espèces très abondantes "écrasent" le peuplement étudié, il semble alors intéressant d'effectuer une première analyse sur les données brutes afin de mettre en évidence cette dominance qui a une signification écologique, puis d'effectuer à nouveau une AFC en ayant mis ces espèces très abondantes en élément supplémentaire (Diaz-Castaneda *et al.*, 1991). Cette démarche permet alors de tirer toute l'information du tableau d'une manière équivalente aux résultats obtenus après une transformation log, mais en accordant un sens mathématique aux calculs.

Toutefois ce raisonnement peut être nuancé. En effet, d'après Chessel (com. pers.), la somme des valeurs transformées $[\log(n+1)]$ a un sens expérimental : c'est l'abondance totale calculée pour limiter l'intervention des grands effectifs. Dans le cas où les organismes sont de taille comparable et l'aggrégativité faible ou négative, aucune transformation n'est requise (ce sont des individus qui sont capturés) ; mais quand les organismes sont de taille variable et le niveau d'aggrégativité élevé, il est préférable de travailler sur les densités transformées en $\log(n+1)$ limitant ces effets (car ce sont des agrégats et non des individus qui sont capturés). (Chessel, com. pers.). Cet auteur précise que ce n'est pas un argument mathématique qui conduit à ces choix, mais l'examen de l'interaction entre une technique, ses modèles sous-jacents et la diversité des modes d'organisation du vivant.

En écologie benthique, le niveau d'aggrégation des espèces est difficile à évaluer, surtout dans les peuplements subtidiaux, et il est même inconnu dans de nombreux cas. Par ailleurs, le système est particulièrement complexe : trois *Nephtys hombergii* (bien que carnivores et à niveau d'aggrégativité faible) auront un poids moindre sur le fonctionnement écologique dans l'échantillon (donc à petite échelle = échelle du prélèvement unitaire) que 1000 *Lanice conchilega* présentant un niveau d'aggrégativité très élevé. Une transformation risquerait dans ce cas de masquer le mécanisme écologique important. En revanche, si une *Arenicola marina* et 1000 *Spiophanes bombyx* par exemple sont présents dans cet échantillon (exemple suggéré par P. Herman), c'est l'*Arenicola marina* qui gouvernera la présence de toutes les espèces dans le prélèvement et donc le fonctionnement écologique à cette échelle dépendra presque exclusivement de sa présence (bioturbation, oxygénation du sédiment...).

Dans ce cas, la transformation $\log(n+1)$ est légitime et justifiée d'un point de vue écologique. Mais d'après Frontier, une pondération clairement exprimée, fonction de l'importance écologique serait préférable, car le log donne une pondération automatique et seulement par les nombres.

En résumé, le rapport entre l'abondance d'un organisme dans son milieu et son importance écologique n'est pas linéaire (D. Borcard, com. pers.), et si la réponse biologique est exponentielle, le log pourrait être justifié (Frontier, com. pers.). De plus, il faut tenir compte, après le dépouillement des données, de l'échelle spatiale d'observation et de la taille des prélèvements au cas par cas pour, *a priori*, émettre des hypothèses sur le fonctionnement écologique de la zone étudiée vis à vis des espèces rencontrées.

Toutes ces réflexions m'ont conduit à adopter le point de vue suivant : la transformation systématique des densités est un mauvais choix à la fois d'un point de vue mathématique et écologique. Une approche au cas par cas est nécessaire. Si la connaissance du niveau d'agrégation et de taille des individus et/ou les principaux mécanismes écologiques dominant le système sont connus et « légitiment » la transformation $\log(n+1)$ d'un point de vue écologique, l'argumentation « mathématique » (c'est à dire la signification des sommes marginales) pourra être celle de Chessel (cf *supra*). En pratique, cette connaissance d'agrégation et de mécanismes écologiques en écologie benthique subtidale est relativement faible. Par ailleurs les échelles spatiales et temporelles d'observation doivent également être prises en considération dans ce problème au niveau de la résolution (grain) et de l'amplitude (extent) adoptés dans la stratégie d'échantillonnage. Une fois de plus la structure hiérarchisée des écosystèmes apparaît : il faut savoir à quelle échelle spatio-temporelle le travail est effectué et donc prendre en considération les échelles d'organisation (qui sont également peu connues).

D'autres approches sont également possibles impliquant notamment un recodage des données : codage binaire (ce qui revient à effectuer une Analyse des Correspondances Multiples : ACM) et codage en "classes d'abondance" par exemples (Richardot-Coulet *et al.*, 1986). Voir Benzecri *et al.* (1982, 1984) qui présentent un développement plus important de ces possibilités de codage. Legendre & Legendre (1984b) précisent cependant que le recodage devient dans ce cas l'étape la plus critique de l'AFC.

L'ACC étant une extension de l'AFC (Ter Braak, 1986), le raisonnement pour cette analyse est équivalent. Je n'ai donc pas transformé en $\log(n+1)$ les données pour effectuer les

différentes AFC et ACC. Ce choix est de plus renforcé par les résultats de Palmer (1993) qui a montré que l'ACC est une méthode très robuste, qui donne de bons résultats même quand les espèces ont une distribution très dissymétrique et que le "bruit de fond" dans les données est important. De plus, d'après Ter Braak (com. pers.), aucune transformation n'est requise tant que l'asymétrie ne dépasse pas celle d'une distribution de Poisson.

Chapitre II

**Dynamique de la phase de vie
méiobenthique des espèces macrobenthiques
du peuplement à *Abra alba***

CHAPITRE II

Dynamique de la phase de vie méiobenthique des espèces macrobenthiques du peuplement à *Abra alba*

II.1. INTRODUCTION

La majorité des espèces du peuplement des sables fins envasés à *Abra alba* de la Baie sud de la Mer du Nord ont un cycle benthopélagique (Dewarumez *et al.*, 1986). Pour Thiébaud (1994), les fondements de la structuration spatiale prononcée du peuplement macrobenthique observée en baie de Seine sont à rechercher dans les interactions biotiques s'établissant durant les mois suivant la sédentarisation. Il est nécessaire de préciser à ce niveau que le peuplement des sables fins envasés est de type "isolat" en Baie de Seine et de type "continuum" dans la Baie sud de la Mer du Nord qui est notre site d'étude. Cependant, les mécanismes écologiques biotiques intervenant au niveau benthique sont tout à fait comparables et similaires dans les deux zones.

Les interactions biotiques et abiotiques sont de plusieurs ordres comme l'illustre la figure 15 élaborée à partir de différents travaux expérimentaux et *in situ* (notamment Ambrose, 1984, 1991 ; Bachelet *et al.*, 1992 ; Bell & Coull, 1980 ; Danovaro *et al.*, 1993 ; Levin, 1981 ; Olafsson *et al.*, 1994 ; Rhoads & Young, 1970 ; Woodin, 1976).

L'influence de ces facteurs biotiques, abiotiques et leurs interactions sont fondamentalement et fonctionnellement structurés dans l'espace et le temps. Aucune étude n'a pris en compte réellement, à notre connaissance, ces "variables" spatiales et temporelles dans l'étude du devenir des post-larves au niveau d'une communauté macrobenthique subtidale de sédiments meubles. Dans ce chapitre nous chercherons à comprendre l'évolution sur deux années, à plusieurs échelles spatiales, du peuplement méiobenthique temporaire des sables fins envasés de la Baie sud de la Mer du Nord, et d'analyser les principaux facteurs biotiques et abiotiques structurant ce peuplement. Par ailleurs, l'espace et le temps seront introduits dans les analyses comme variables explicatives. Enfin, l'influence du macrobenthos sur le méiobenthos temporaire sera analysée dans un premier temps au niveau des groupes trophiques puis dans un second temps au niveau spécifique.

Etant donné le pas temporel de l'échantillonnage, les données méiobenthiques sont à interpréter en terme de sédentarisation très récente et/ou d'individus survivants d'une

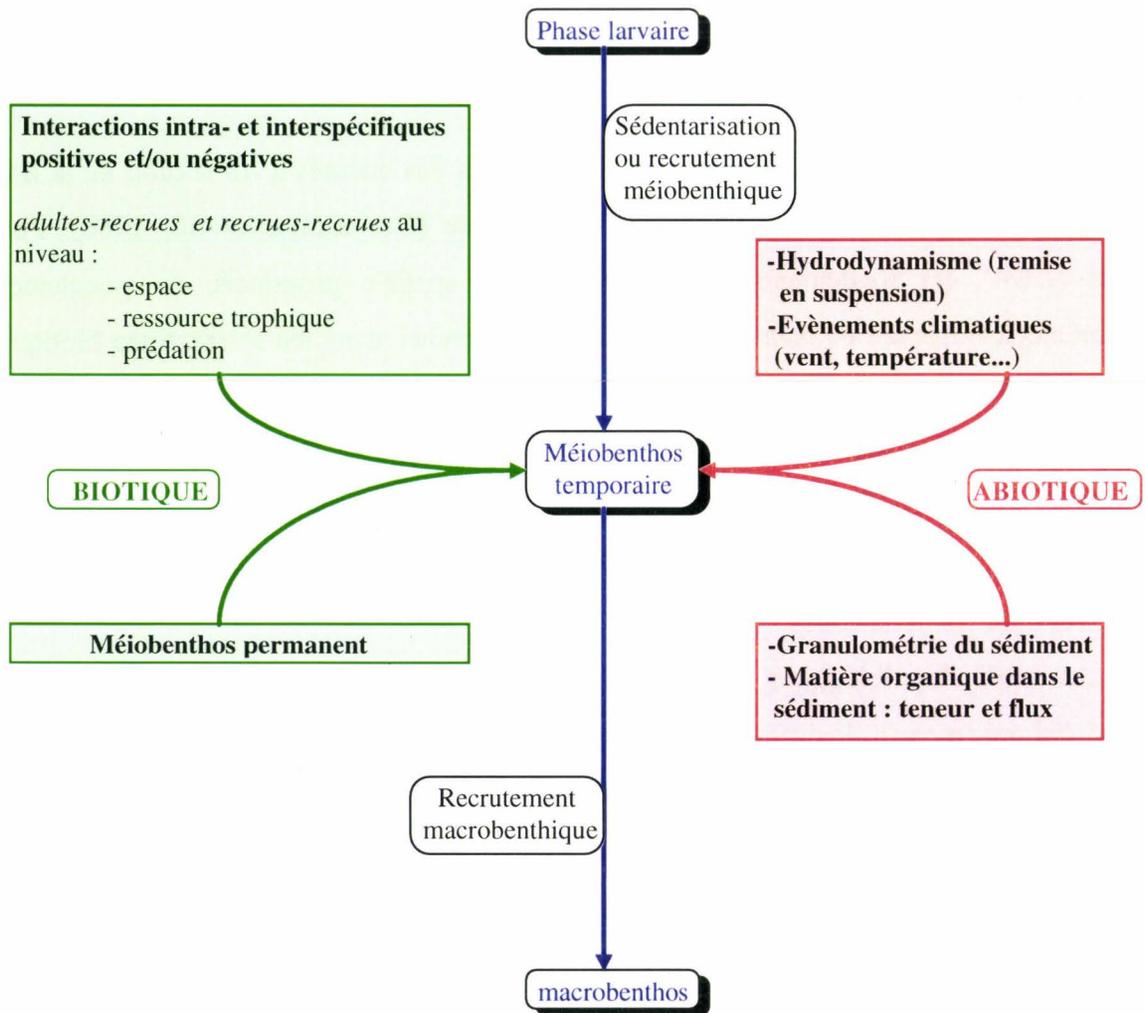


Figure 15 : Schéma des principaux facteurs biotiques et abiotiques susceptibles d'interagir avec le méiobenthos temporaire durant les quelques mois suivant la sédentarisation.

sédentarisation entre deux dates de prélèvements. Par ailleurs, les interactions directes recrues-recrues ne peuvent pas être mises en évidence avec le plan d'échantillonnage adopté. En effet, ce type d'interaction peut difficilement être appréhendé *in situ* car il intervient principalement à une échelle spatiale très petite et nécessite la mise en place d'expérimentations en laboratoire.

II.2. MATERIELS & METHODES

II.2.1. Echelle 2 (1km²)

II.2.1.1. Analyses exploratoires

A.F.C. effectuée sur la matrice [(8 stations x 13 relevés) x 29 taxa⁶ méiobenthiques temporaires], donc [104 objets⁷ x 29 taxa méiobenthiques temporaires]. Les huit stations de la figure 9 et tous les relevés du tableau 1 (sauf le 15.03.1991 où il n'y a pas eu de prélèvements du méiobenthos temporaire) sont pris en compte. 18 stations ne contenant aucun individu, elles ne peuvent être intégrées dans les calculs et sont analysées séparément. La matrice est donc réduite à [86 objets x 29 taxa].

Classification sur la matrice [86 objets x 29 taxa] : la distance de Bray-Curtis (D14) a été utilisée. Le groupement selon l'association moyenne (UPGMA) a été utilisé car cette méthode donne lieu au meilleur coefficient de corrélation cophénétique. Les résultats seront cependant interprétés avec précaution dans la mesure où ce type de groupement ne devrait être utilisé en toute rigueur que lorsqu'un plan d'échantillonnage aléatoire simple a été appliqué (Legendre & Legendre, 1984b).

II.2.1.2. Evolution temporelle du peuplement

Pour le corrélogramme de Mantel, basé sur la matrice [86 objets x 29 taxa], le coefficient d'association utilisé est la distance de Bray-Curtis (D14). En ce qui concerne le groupement chronologique avec contrainte de contiguité temporelle, l'analyse a été effectuée en tenant compte de la somme de toutes les stations à chaque relevé, donc à l'échelle d'observation d'environ 1km² (matrice [13 relevés x 29 taxa]) en utilisant la similarité de

⁶le terme « taxa » est préféré à « espèces » car tous les individus du méiobenthos temporaire ne sont pas identifiés au même niveau taxonomique.

⁷ les objets sont définis comme l'ensemble des stations prises en considération dans les différents relevés.

Steinhaus (S17). L'approche station par station a été réalisée respectivement sur les huit matrices [13 relevés x 29 taxa] en utilisant la similarité de Steinhaus (S17).

II.2.1.3. Analyses systémiques

L'ensemble des analyses a été effectuée en deux séries : une première en prenant en compte les groupes trophiques du macrobenthos comme variables biotiques, la seconde en introduisant les espèces macrobenthiques comme variables biotiques.

Les espèces macrobenthiques du peuplement à *Abra alba* ont été classées en sept groupes trophiques d'après les travaux de Fauchald & Jumars (1979), Dauvin (1984) et la base de données mise en place par Sanvicente-Añorve (1995) :

groupe trophique	abréviation	exemple(s)
suspensivores	S	<i>Ensis directus</i>
dépositivores de surface	DS	<i>Abra alba</i> , <i>Tellina fabula</i> ...
mixtes	M	<i>Lanice conchilega</i> , <i>Owenia fusiformis</i>
dépositivores de sub-surface	DSS	<i>Echinocardium cordatum</i>
carnivores	C	<i>Nephtys hombergii</i> , <i>Eumida sanguinea</i> ...
omnivores	O	<i>Crangon crangon</i>
nécrophages	N	<i>Nassarius reticulatus</i>

Le détail des matrices utilisées pour les différentes analyses de chaque approche est présenté dans le tableau suivant :

	série 1 groupes trophiques du macrobenthos	série 2 espèces macrobenthiques
matrice taxa du meiobenthos temporaire	taxa du méiobenthos temporaire <i>86 objets x 29 taxa</i>	taxa du méiobenthos temporaire <i>86 objets x 29 taxa</i>
matrice environnement	6 catégories granulométriques ; matière organique ; densité de nématodes et des sept groupes trophiques du macrobenthos <i>86 objets x 15 variables</i>	six catégories granulométriques matière organique ; densité de nématodes et des 42 espèces macrobenthiques <i>86 objets x 50 variables</i>
matrice biotique	densités de nématodes et des sept groupes trophiques du macrobenthos <i>86 objets x 8 variables</i>	densité de nématodes et des 42 espèces macrobenthiques <i>86 objets x 43 variables</i>
matrice abiotique	six catégories granulométriques et teneur en matière organique <i>86 objets x 7 variables</i>	six catégories granulométriques et teneur en matière organique <i>86 objets x 7 variables</i>
matrice espace	valeurs du polynôme du 3ème degré des coordonnées x (long.) et y (lat.) de chaque station <i>86 objets x 9 variables</i>	valeurs du polynôme du 3ème degré des coordonnées x (long.) et y (lat.) de chaque station <i>86 objets x 9 variables</i>
matrice temps	-dates en jours juliens de chaque prélèvement par rapport à la 1ère date de prélèvement - mois de prélèvement codés en variable binaire <i>86 objets x 10 variables</i>	-dates en jours juliens de chaque prélèvement par rapport à la 1ère date de prélèvement - mois de prélèvement codés en variable binaire <i>86 objets x 10 variables</i>
matrice espace-temps	combinaison des matrices espace et temps <i>86 objets x 19 variables</i>	combinaison des matrices espace et temps <i>86 objets x 19 variables</i>

II.2.2. Echelle 3 (40km²)

II.2.2.1. Analyses exploratoires

A.F.C. effectuée sur la matrice [(16 stations x 3 relevés) x 22 taxa méiobenthiques temporaires], donc [48 objets x 22 taxa]. Les 16 stations de la figure 9 (échelle 3) et les trois relevés du tableau 1 (échelle 3) sont pris en compte. 18 stations ne contenant aucun individu n'ont pu être intégrés dans les calculs. Ils sont analysés séparément. La matrice est donc réduite à [30 objets x 22 taxa].

Classification sur la matrice [30 objets x 22 taxa] : la distance de Bray-Curtis (D14) a été utilisée. La méthode du groupement selon l'association moyenne a été utilisée car elle présente le meilleur coefficient de corrélation cophénétique.

II.2.2.2. Evolution temporelle du peuplement

Les prélèvements n'ayant été effectués qu'à trois dates, une approche de l'évolution temporelle par corrélogramme de Mantel ou groupement avec contrainte de contiguité n'est pas réalisable.

II.2.2.3. Analyses systématiques

L'ensemble des analyses a été également effectuée en deux séries : une première avec les groupes trophiques du macrobenthos comme variables biotiques, la seconde avec les espèces macrobenthiques.

Le détail des matrices utilisées pour les différentes analyses de chaque approche est présenté dans le tableau suivant :

	série 1 groupes trophiques du macrobenthos	série 2 espèces macrobenthiques
matrice taxa du meiobenthos temporaire	taxa méiobenthiques temporaires <i>30 objets x 22 taxa</i>	taxa méiobenthiques temporaires <i>30 objets x 22 taxa</i>
matrice environnement	6 catégories granulométriques matière organique ; densité de nématodes et des sept groupes trophiques du macrobenthos <i>30 objets x 15 variables</i>	6 catégories granulométriques matière organique ; densité de nématodes et des 42 espèces macrobenthiques <i>30 objets x 50 variables</i>
matrice biotique	densités de nématodes et des sept groupes trophiques du macrobenthos <i>30 objets x 8 variables</i>	densité de nématodes et des 42 espèces macrobenthiques <i>30 objets x 43 variables</i>
matrice abiotique	six catégories granulométriques et teneur en matière organique <i>30 objets x 7 variables</i>	six catégories granulométriques et teneur en matière organique <i>30 objets x 7 variables</i>
matrice espace	valeurs du polynôme du 3ème degré des coordonnées x (long.) et y (lat.) de chaque station <i>30 objets x 9 variables</i>	valeurs du polynôme du 3ème degré des coordonnées x (long.) et y (lat.) de chaque station <i>30 objets x 9 variables</i>
matrice temps	-dates en jours juliens de chaque prélèvement par rapport à la 1ère date de prélèvement - mois de prélèvement codés en variable binaire <i>30 objets x 10 variables</i>	-dates en jours juliens de chaque prélèvement par rapport à la 1ère date de prélèvement - mois de prélèvement codés en variable binaire <i>30 objets x 10 variables</i>
matrice espace-temps	combinaison des matrices espace et temps <i>30 objets x 19 variables</i>	combinaison des matrices espace et temps <i>30 objets x 19 variables</i>

II.3. RESULTATS

II.3.1. Echelle 2 (1 km²)

II.3.1.1. Analyses exploratoires

Les stations sans méiobenthos, 18 sur les 104 échantillonnées n'apparaissent qu'en période hivernale mais jamais au printemps ou en été :

11.09.1991 : station 5

03.12.1991 : stations 5 et 10

20.02.1992 : stations 6 et 9

09.12.1992 : station 6

02.02.1993 : stations 4, 7 et 11

11.03.1993 : stations 4, 5, 6, 8, 10 et 11

09.04.1993 : stations 4, 5 et 11

A cette échelle d'observation, le méiobenthos temporaire est dominé par 14 taxa, domination à la fois au niveau des densités (% domination >1 %) qu'au niveau de la présence dans les prélèvements (% présence >10 %). En effet, les 14 taxa les plus dominants (regroupant 92,4 % des 1184 individus récoltés) sont ceux les plus fréquemment prélevés :

taxa	% domination	rang	% présence	rang
<i>Eumida</i> sp. (EU SP)	30,6	1	45,3	2
<i>Abra alba</i> (AB AL)	9,5	2	48,8	1
<i>Lanice conchilega</i> (LA CO)	8,7	3	34,9	4
<i>Gammaridea</i> ind. (GA SP)	6,9	4	24,4	8
Bivalves ind. (BI SP)	6,8	5	41,9	3
<i>Spio</i> sp. (SO SP)	5,7	6	27,9	6
<i>Nephtys</i> sp. (NP SP)	5,6	7	30,2	5
<i>Spiophanes bombyx</i> (SP BO)	4,4	8	24,4	9
<i>Capitellidae</i> sp. (CA SP)	3,4	9	26,7	7
Cumacés ind. (CU SP)	3,0	10	17,4	11
<i>Phyllodoce</i> sp. (PH SP)	2,5	11	15,1	12
<i>Macoma balthica</i> (MA BA)	2,3	12	22,1	10
Polychètes ind. (PO SP)	1,7	13	14,0	13
<i>Scoloplos armiger</i> (SC AR)	1,3	14	12,8	14

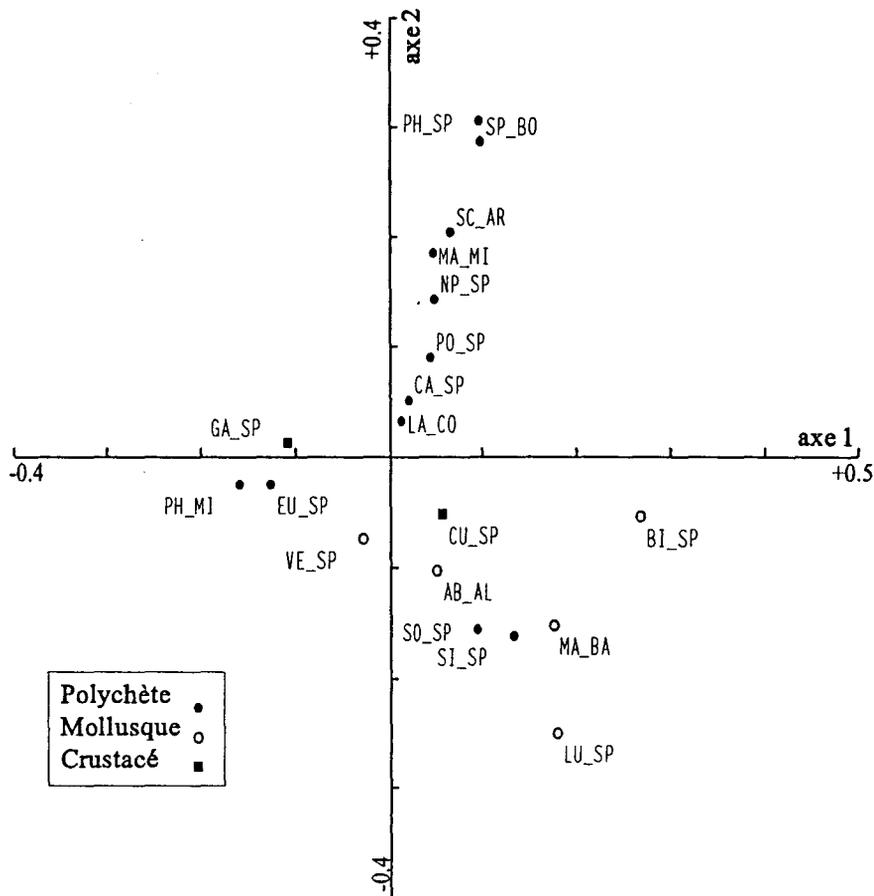


Figure 16 : Plan 1-2 de l'AFC réalisée sur la matrice [29 taxa méiobenthiques temporaires - 86 objets] - échelle 2 - projection des espèces (*Phyllodoce* sp. (PY SP) est caché par SC AR) l'axe 1 explique 12,2% de la variance, l'axe 2, 10,4%.
(pour la signification des abréviations, voir le rabat de la dernière feuille du volume)

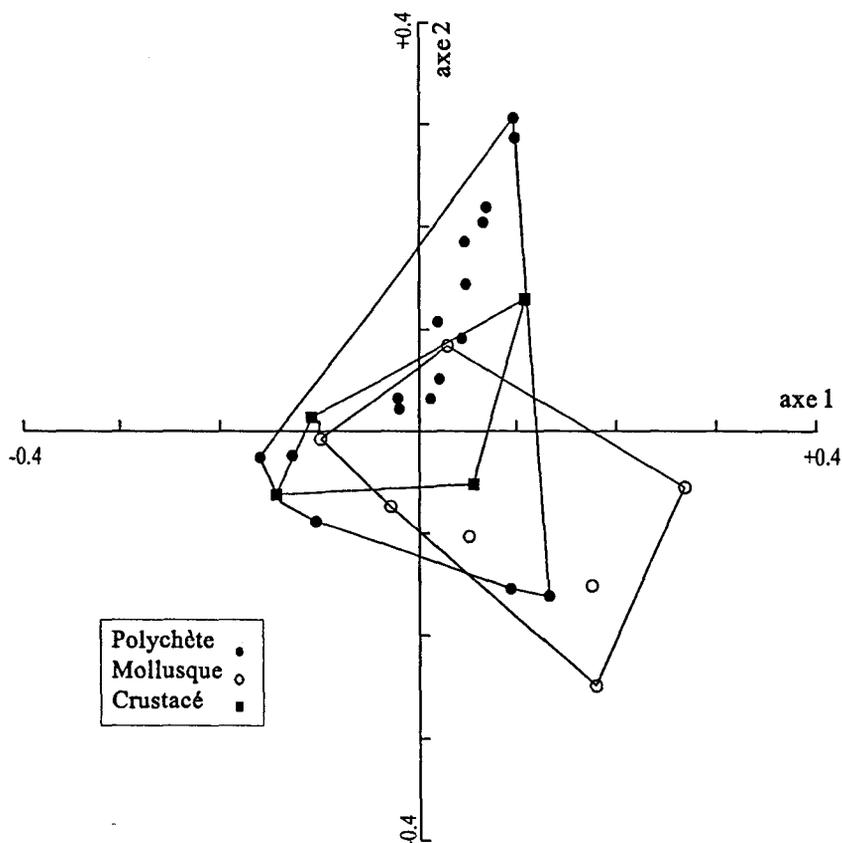


Figure 17 : Plan 1-2 de l'AFC réalisée sur la matrice [29 espèces méiobenthiques temporaires - 86 objets] - échelle 2 - identification des groupes formés par les Polychètes, les Mollusques et les Crustacés.

II.3.1.1.1. A.F.C.

Les trois premiers axes de l'AFC expliquent 31,9 % de la variance totale : 12,2 % pour l'axe 1, 10,4 % pour l'axe 2 et 9,3 % pour l'axe 3. Seuls ces trois axes seront interprétés, le quatrième axe (contribution de 8,2 %) n'apporte pas d'information nouvelle interprétable au niveau écologique. Par souci de clarté, les stations et les taxa sont présentées sur des figures différentes. L'évolution des principaux taxa est présentée en annexe 4.

Les axes 1 et 2 opposent les Polychètes aux Bivalves qui ont tendance à se trouver dans le quadrant inférieur droit du plan factoriel (figures 16 et 17). Les taxa les plus discriminants sont : Bivalves ind., *Macoma balthica*, *Abra alba*, *Lunatra* sp. pour les Bivalves, *Eumida* sp., *Pholoe cf minuta*, *Nephtys* sp., *Scoloplos armiger*, *Phyllodoce* sp., *Spiophanes bombyx* et *Phyllodoce* ind. pour les Polychètes. A noter que les *Gammaridae* ind. apparaissent structurants et associés aux Polychètes ; Quant aux *Spio* sp. et aux *Spionidae* sp., ils sortent dans ce plan factoriel avec les Bivalves. Les Polychètes présentent par ailleurs deux sous-groupes sans apparente discontinuité entre eux : les *Phyllodoce* ind., *Spiophanes bombyx*, *Phyllodoce* sp., *Scoloplos armiger*, *Magelona mirabilis* et *Nephtys* sp. sont isolés sur l'axe 2 (figure 16).

Au niveau des stations, le plan 1x2 reflète surtout l'évolution temporelle du peuplement méiobenthique temporaire (figure 18). Un pseudo-cycle annuel apparaît sur ce plan (figure 19). Il est beaucoup plus net et marqué lorsque les relevés représentant les densités totales (somme de toutes les stations) sont projetés en élément supplémentaire (figure 20) (dans la suite des résultats de l'AFC, la description de l'évolution des taxa fait appel à la figure 16). L'axe 2 a tendance à séparer les prélèvements du printemps à ceux de l'automne-hiver (figures 19 et 20).

Le 02.07.1991 (figure 19) est caractérisé par une domination numérique d'*Eumida* sp. (moyenne de 18,38 ind./20cm²) et de *Gammaridae* ind. (moyenne de 4,50 ind./20 cm²). *Eumida* sp. est toujours dominant le 11.09.1991 (moyenne de 6 ind./20 cm²) surtout dans les stations 4, 6, 7 et 8, mais on note également des densités élevées d'*Abra alba* (moyenne de 4,58 ind./20 cm²) et de *Spio* sp. (moyenne de 1,71 ind./20 cm²) à cette date et notamment à la station 6 (avec respectivement 11 et 21 ind./20 cm²) (annexe 4). A noter que les *Cumacés* ind. sont également présents en densités relativement importantes. Durant l'hiver 91/92 (12.1991 et 02.1992), seule domine *Abra alba*. *Macoma balthica* est par ailleurs observée à cette période. Il faut préciser que cette espèce était déjà présente durant les prélèvements précédents, mais en densité proportionnellement plus faible que les taxa dominants. Quelques individus d'*Eumida* sp. et de *Bivalves* ind. subsistent en 12.1991.

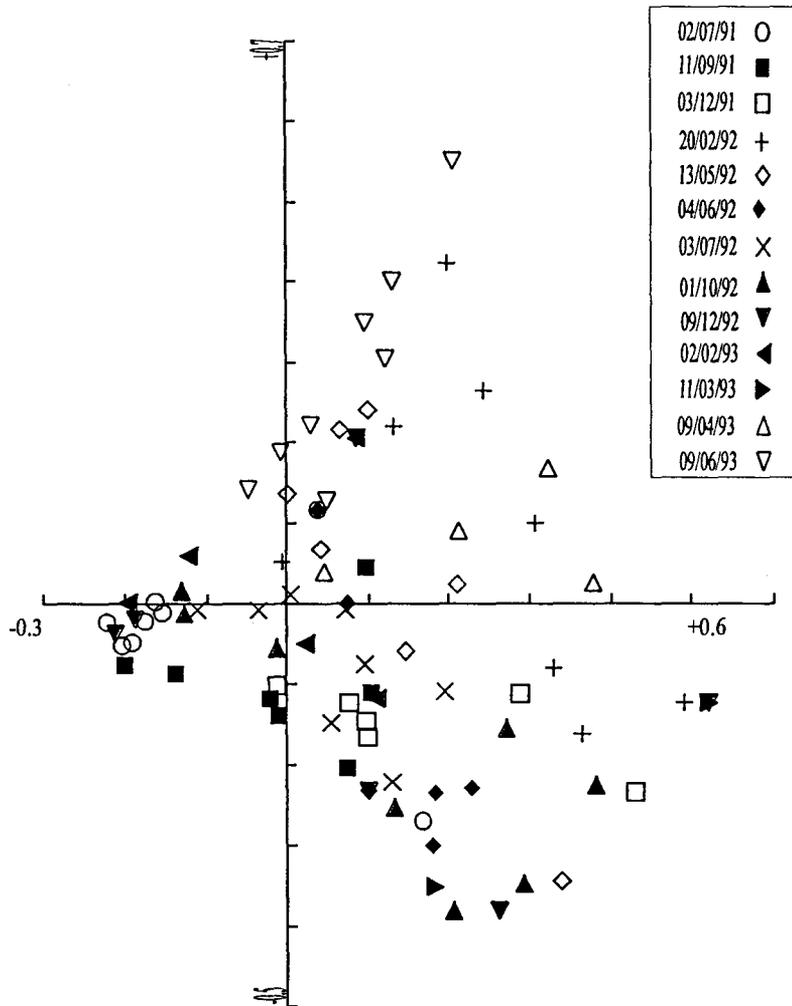


Figure 18 : Plan 1-2 de l'AFC réalisée sur la matrice [29 espèces méiobenthiques temporaires 86 objets] - échelle 2 - projection des objets. L'axe 1 explique 12,2 % de la variance, l'axe 2 10,4 %.

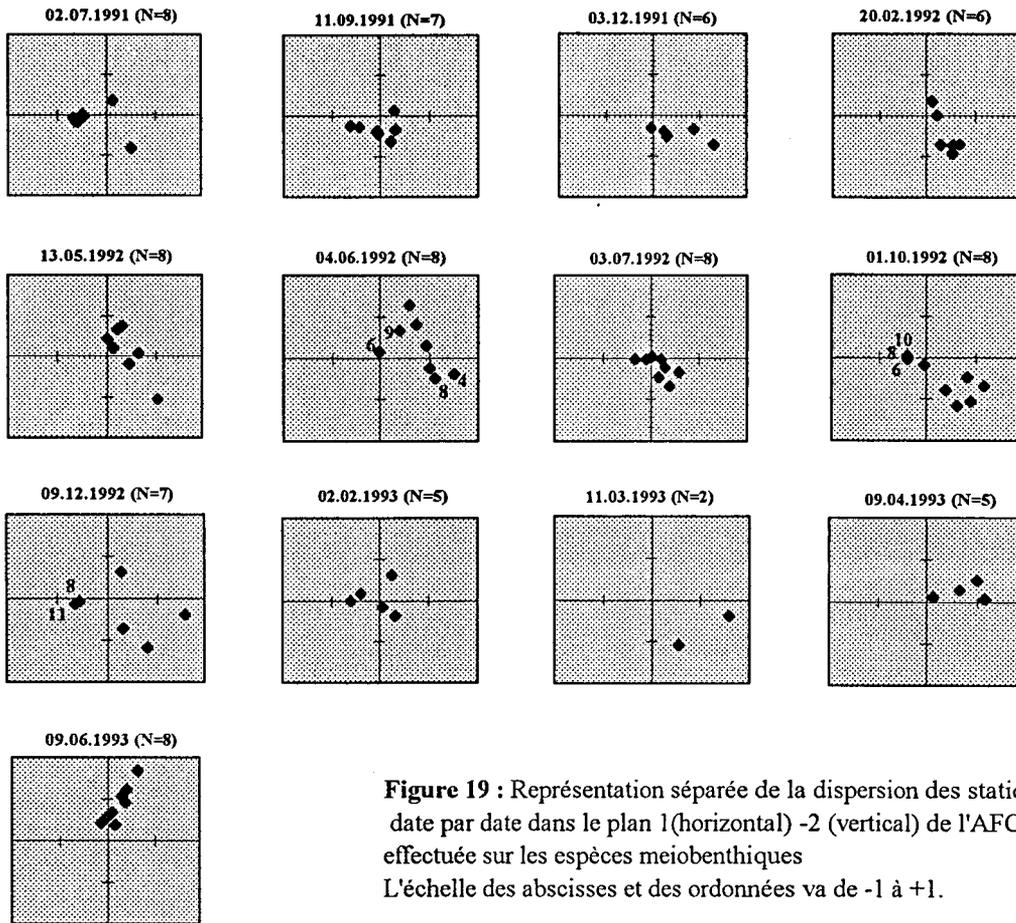


Figure 19 : Représentation séparée de la dispersion des stations date par date dans le plan 1(horizontal) -2 (vertical) de l'AFC effectuée sur les espèces meiobenthiques
L'échelle des abscisses et des ordonnées va de -1 à +1.

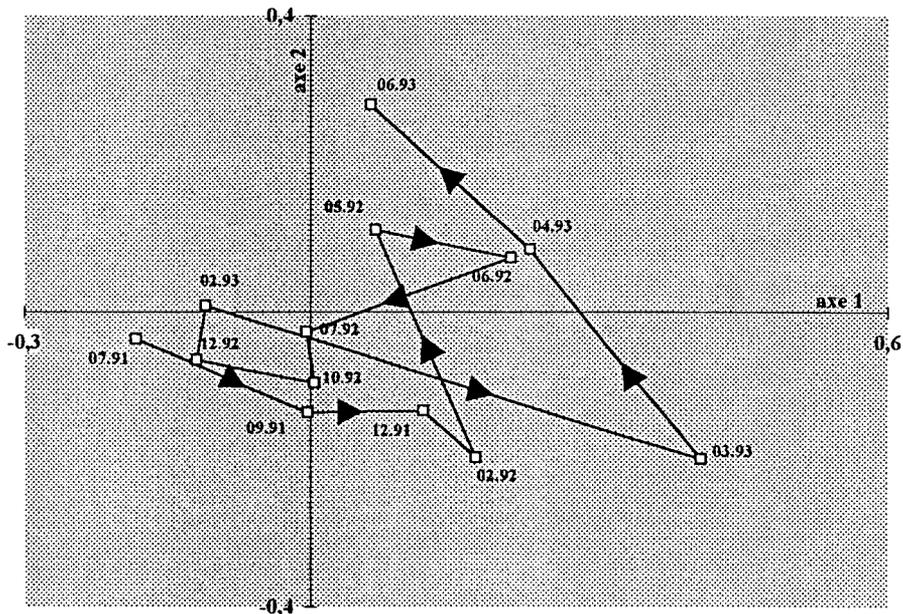


Figure 20 : Projection sur le plan 1-2 de l'AFC des dates de prélèvements placées en éléments supplémentaires. (1 date = somme de toutes les stations à cette date) afin de visualiser l'évolution globale du système.

Le printemps 1992 voit l'apparition de nouveaux taxa dans le méiobenthos se caractérisant sur l'AFC par un déplacement du nuage de points vers le quadrant supérieur droit (figure 19 13.05.92 et 04.06.92). La dispersion du nuage de points dans le plan 1x2 est légèrement plus marquée en mai mais surtout en juin. En mai apparaissent *Nephtys* sp., *Lanice conchilega*, *Spiophanes bombyx* pour les principaux taxa. *Abra alba* est toujours présente (1 ind./20cm²). Les densités globales sont cependant faibles (moyenne de 9,4 ind./20 cm²). En juin, la dispersion du nuage de points sur le plan 1x2 est plus marquée et la densité des post-larves est légèrement plus élevée (12,1 ind./20 cm²). Le peuplement méiobenthique temporaire est alors structuré par les *Bivalves* ind. et *Phyllodoce* sp. (probablement *P.mucosa*). On observe également la présence de *Capitellidae* ind., *Spiophanes bombyx* et *Eumida* sp.. La variabilité spatiale est plus marquée à cette date ; les stations 6 et 9 présentent des densités et un nombre de taxa juvéniles plus important que les autres stations, notamment les stations 4 et 8. Un mois plus tard (03.07.1992), une sédentarisation est observée ; la densité moyenne de post-larves est de 22,5 ind./20 cm². Les trois taxa dominants à cette époque sont : *Lanice conchilega*, *Eumida* sp. et *Abra alba* ; le nuage a tendance à retourner vers le centre du plan. La sédentarisation de *Spio* sp., *Nephtys* sp., *Ensis* sp. et de *Gammaridea* ind. est par ailleurs notée en densité moindre. Les *Bivalves* ind. sont probablement ici des *Abra alba* (l'identification n'étant pas certaine pour ces individus, ils ont été en toute rigueur placés dans la catégorie *indeterminés*). Le nuage de points a tendance à rejoindre celui constitué des prélèvements du 02.07.1991 et du 11.09.1991 (figure 19, 02.07.91 et 03.07.92 ; figure 20).

Les prélèvements de l'automne 1992 (01.10.1992) sont très dispersés sur l'axe 1 de l'AFC (figure 19, 01.10.92) mais se rapprochent de ceux du 11.09.1991 (figure 20). La densité de juvéniles est par ailleurs encore importante (moyenne de 18,8 ind./20 cm²). Les taxa dominants sont pour la majorité les mêmes qu'en juillet, à savoir : *Eumida* sp. et *Bivalves* ind.. *Lanice conchilega* est en densité plus faible pour sa part. Le début d'automne voit également une domination (secondaire) de *Spio* sp. et de *Gammaridea* ind.. Apparaissent par ailleurs *Lunatia* sp. et les *Cumacés* ind.. Au niveau de la variabilité spatiale, les stations 6 et 8 présentent encore des densités méiobenthiques importantes grâce à la présence d'*Eumida* sp. en densité notable (respectivement 12 et 31 ind./20 cm²) et se trouvent par conséquent isolées sur le plan factoriel. La station 10 leur est associée par la domination de la même espèce, en densité moindre cependant.

L'hiver 92/93 est marqué par une diminution drastique des densités de juvéniles de 12/92 à 03/93. La figure 20 illustre la bifurcation dans la trajectoire du système qui intervient à

cette période (passage de 10.92 à 12.92) par rapport aux données de 1991. Ce phénomène se traduit dans l'AFC par une dispersion des nuages de points des stations des relevés de 12.92, 02.93 et 03.93 (figure 19). Seules les stations 8 et surtout 11 possèdent encore des densités relativement importantes d'*Eumida sp.* le 09.12.1992. A noter qu'à ces dates, surtout le 11.03.1993, très peu de stations sont utilisées dans le calcul car les densités de juvéniles sont souvent nulles. Durant cette période sont présents *Eumida sp.* (surtout en décembre et en février) et les *Gammaridea ind.* en février. Quelques *Capitellidae ind.* sont observés en décembre, et des *Bivalves ind.* en décembre et février. En mars, la densité post-larvaire moyenne est de 0,4 ind./20cm².

En avril 93, la densité moyenne augmente légèrement : 1,8 ind./20 cm², et sont observés : *Abra alba*, des *Bivalves ind.*, quelques *Lanice conchilega*, *Nephtys sp.* et *Scoloplos armiger*.

C'est en début d'été (09.06.1993) que la sédentarisation est à nouveau notable : 19,2 ind./20 cm² en moyenne. Les taxa dominants sont les Polychètes *Nephtys sp.*, *Spiophanes bombyx*, *Eumida sp.*, *Phyllodoce sp.*, *Lanice conchilega*, *Capitella sp.* et *Scoloplos armiger*. Quelques *Phyllodocidae ind.* apparaissent également à cette époque. Sur le plan 1x2 de l'AFC, les stations échantillonnées à cette date (et les taxa qui leurs sont associées) structurent principalement l'axe 2 (figures 16 et 19).

L'axe 3 (9,3 % de l'inertie totale) isole des dates de prélèvements où des changements importants dans la structure du peuplement sont apparus (figures 21 et 22) : opposition des prélèvements du 20.02.1992 (présence surtout d'*Abra alba*, *Macoma balthica* et de quelques *Spionidae ind.*) à ceux du 04.06.1992 (recrutement de *Bivalves ind.*). Par ailleurs, les prélèvements du 11.03.1993 et du 09.04.1993 marqués par une densité très faible de juvéniles en fin d'hiver 93 et la présence quasi exclusive de quelques *Bivalves ind.* s'isolent sur ce troisième axe. Cette structure des objets est, ici encore, mieux visualisée par l'introduction dans l'analyse en élément supplémentaire de chaque date de prélèvement représentant les densités totales de chaque groupe systématique (figure 23). Les stations échantillonnées les 04.06.1992, 11.03.1993 et 09.04.1993 sont proches sur cet axe 3 par le fait que leur densité relative en *Bivalves ind.* est importante. Enfin, cet axe fait apparaître l'influence de taxa à densité faible, mais singularisant certains prélèvements, exemple de *Veneridae ind.* le 04.06.1992 et de *Spionidae ind.* en hiver 92.

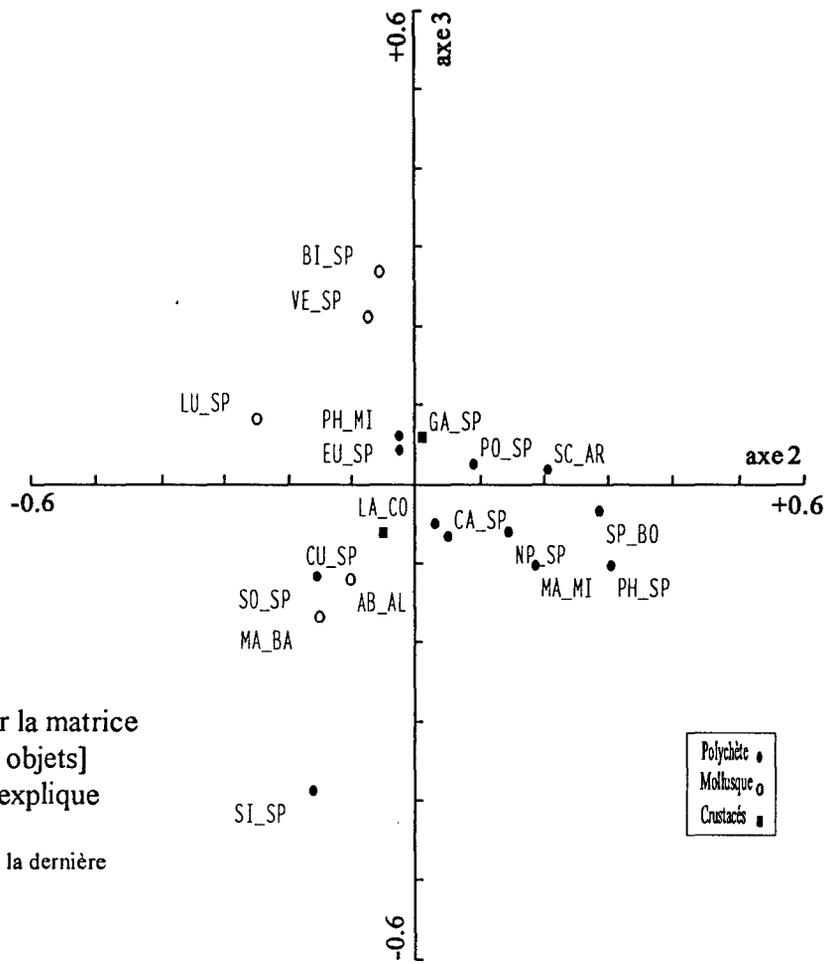


Figure 21 : Plan 2-3 de l'AFC réalisée sur la matrice [29 taxa méiobenthiques temporaires - 86 objets]
 - Echelle 2 - projection des taxa. L'axe 2 explique 10,4% de la variance, l'axe 3 : 9,3%
 (pour la signification des abréviations, voir le rabat de la dernière feuille du volume)

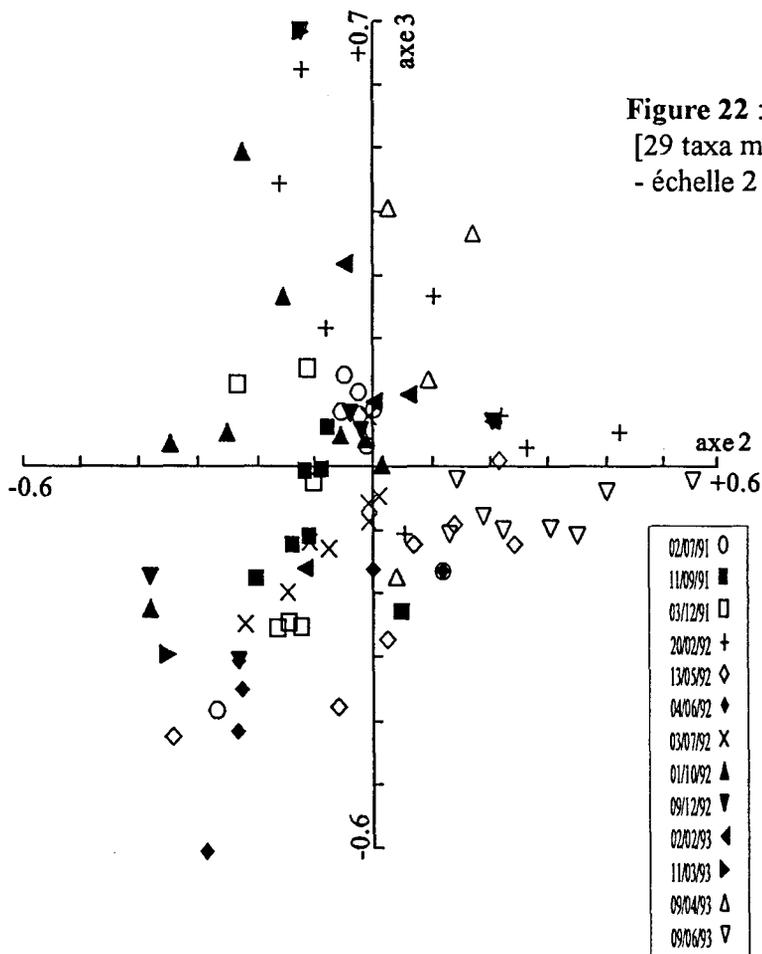


Figure 22 : Plan 2-3 de l'AFC réalisée sur la matrice [29 taxa méiobenthiques temporaires - 86 objets]
 - échelle 2 - projection des objets.

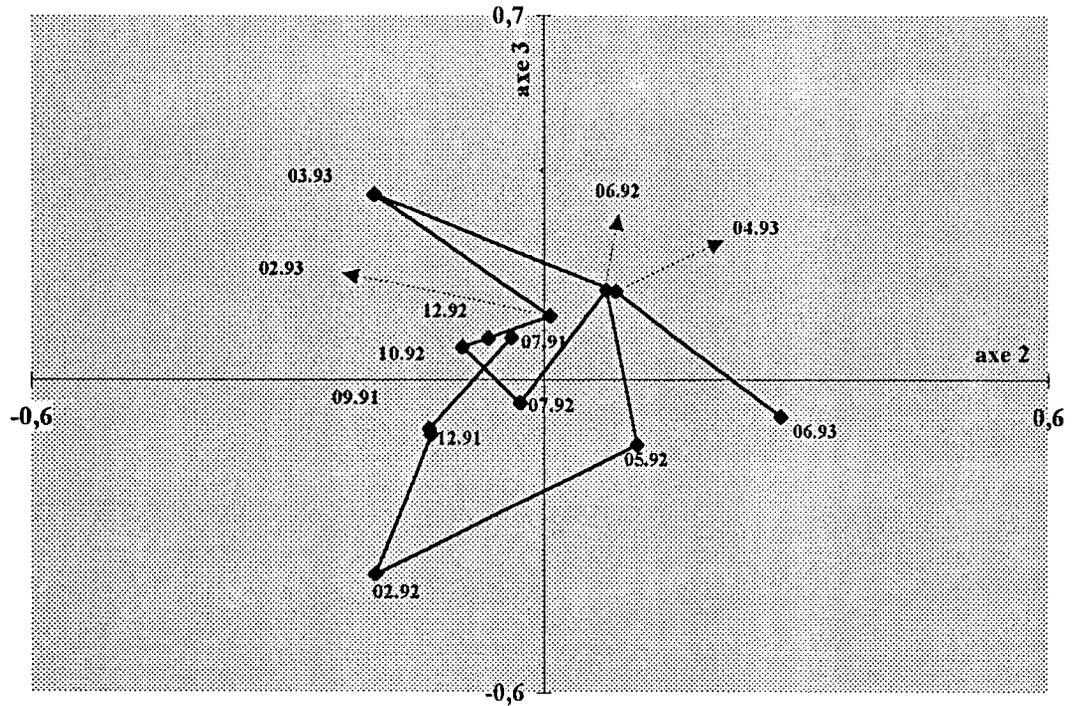


Figure 23 : Projection sur le plan 2-3 de l'AFC des dates de prélèvements placées en élément supplémentaires (1 date = somme de toutes les stations à cette date) afin de visualiser l'évolution globale du système.

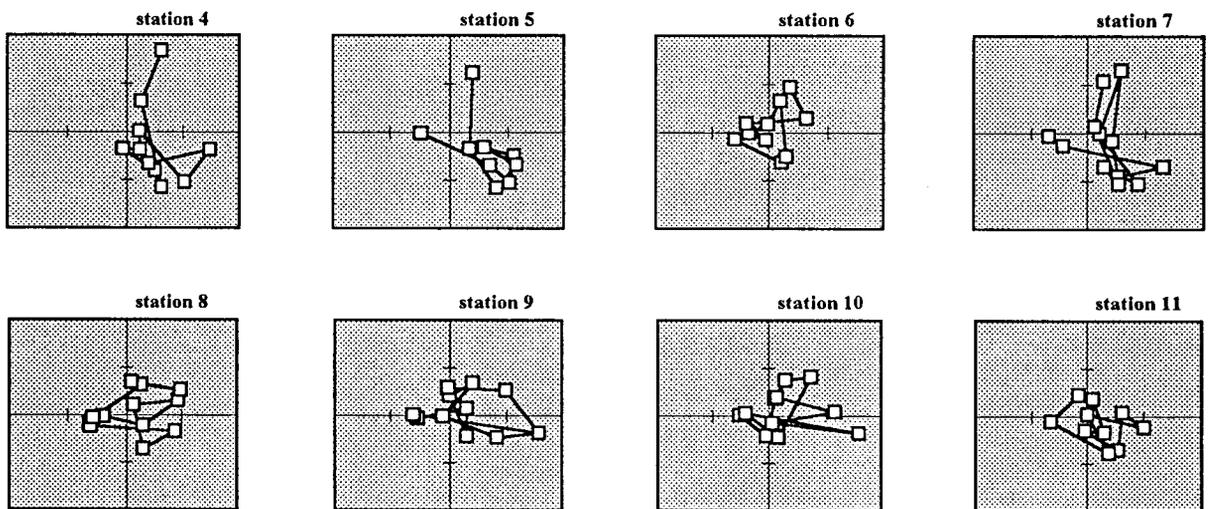


Figure 24 : Représentation de la dispersion des prélèvements station par station dans le plan 1-2 de l'AFC effectuée sur les taxa méiobenthiques. L'échelle des abscisses et des ordonnées va de -1 à +1.

méiobenthos temporaire		
dates	espèces structurantes	espèces "secondaires"
02.07.1991	<i>Eumida</i> sp. <i>Gammaridea</i> ind.	<i>Harmothoe</i> sp.
11.09.1991	<i>Eumida</i> sp. <i>Abra alba</i> <i>Spio</i> sp.	<i>Cumacés</i> ind.
03.12.1991	<i>Abra alba</i>	<i>Macoma balthica</i>
20.02.1992	<i>Abra alba</i>	<i>Macoma balthica</i>
13.05.1992	<i>Nephtys</i> sp. <i>Lanice conchilega</i> <i>Spiophanes bombyx</i>	<i>Abra alba</i>
04.06.1992	<i>Bivalves</i> ind. (<i>Abra alba</i> ?) <i>Phyllodoce</i> sp.	<i>Spiophanes bombyx</i> <i>Eumida</i> sp. <i>Capitellidae</i> sp.
03.07.1992	<i>Lanice conchilega</i> <i>Eumida</i> sp. <i>Abra alba</i> <i>Bivalves</i> ind. (<i>Abra alba</i> ?)	<i>Spio</i> sp. <i>Nephtys</i> sp. <i>Ensis</i> sp. <i>Gammaridea</i> ind.
01.10.1992	<i>Eumida</i> sp. <i>Abra alba</i> <i>Bivalves</i> ind. (<i>Abra alba</i> ?)	<i>Spio</i> sp. <i>Gammaridea</i> sp. <i>Lunatia</i> sp. <i>Cumacés</i> sp.
09.12.1992	<i>Eumida</i> sp.	<i>Capitellidae</i> ind.
02.02.1993		<i>Eumida</i> sp. <i>Gammaridea</i> ind.
11.03.1993		
09.04.1993		<i>Bivalves</i> ind. <i>Lanice conchilega</i>
09.06.1993	<i>Spiophanes bombyx</i> <i>Eumida</i> sp. <i>Phyllodoce</i> ind. <i>Lanice conchilega</i> <i>Capitellidae</i> ind. <i>Nephtys</i> sp.	<i>Scoloplos armiger</i>

Tableau 3 : Identification des taxa structurants à chaque date de prélèvement à l'échelle d'observation 2 (environ 1 km²) suite aux analyses exploratoires.

Afin de mieux visualiser la variabilité spatiale de l'évolution du peuplement, nous avons représenté séparément, dans le plan 1x2 de l'AFC, l'évolution temporelle de chaque station de 07.1991 à 06.1993 (figure 24). Ce type de représentation de sous-nuages sous forme de graphiques juxtaposés, déjà présenté dans un cadre spatio-temporel précédemment (figure 19), permet une interprétation efficace et plus poussée des axes factoriels d'après Lebreton *et al.* (1988b) suivant les recommandations de Auda (1983). La variabilité spatiale apparaît moins importante que la variabilité temporelle dans le plan 1x2 de l'AFC. En effet, la comparaison de l'évolution de chaque station (figure 24) avec la trajectoire de chaque date (= somme de toutes les stations) placée en élément supplémentaire dans l'analyse (figure 20) nous montre que la majorité des stations présente une évolution relativement similaire. Il apparaît cependant un gradient SW-NE au niveau de la typologie des trajectoires, depuis les stations 4, 5 et 7 très proches jusqu'au groupe constitué des stations 9, 10 et 11 en passant par les stations 6 et 8. Les principales différences au niveau spatial entre stations apparaissent, comme l'illustrent déjà les figures 19 et 23 aux dates présentant une rupture dans l'évolution du peuplement : 04.06.1992, 01.10.1992 et 09.12.1992.

Le tableau 3 résume les principales caractéristiques de l'évolution du méiobenthos temporaire tel qu'elles ressortent de l'AFC (espèces structurantes de l'AFC et espèces « secondaires »).

II.3.1.1.2. *Classification*

La figure 25 représente le dendrogramme construit à l'aide du groupement UPGMA (groupement selon l'association moyenne) qui s'est avéré avoir le meilleur coefficient de corrélation cophénétique (C.I.=0,6995). Cinq groupes principaux peuvent être isolés de ce dendrogramme à un seuil de 0,75 (la séparation des groupes 2 et 3 se fait à un seuil de 0,70), seuil apportant le maximum d'information dans ce cas. Les objets qui ne sont pas identifiés en groupes correspondent à des stations très pauvres en méiobenthos temporaire dans des relevés majoritairement hivernaux. Le découpage observé permet de compléter les résultats obtenus par l'AFC.

Le groupe 1 correspond surtout aux relevés printaniers des 04.06.1992 et 09.04.1993 caractérisées par la présence en densités plus importantes de *Bivalves* ind. (*Abra alba* ?). Ces deux dates sont de plus très proches dans l'AFC. A noter également la présence dans ce groupe de quelques stations des 01.10.1992, 09.12.1992 et 09.06.1993.

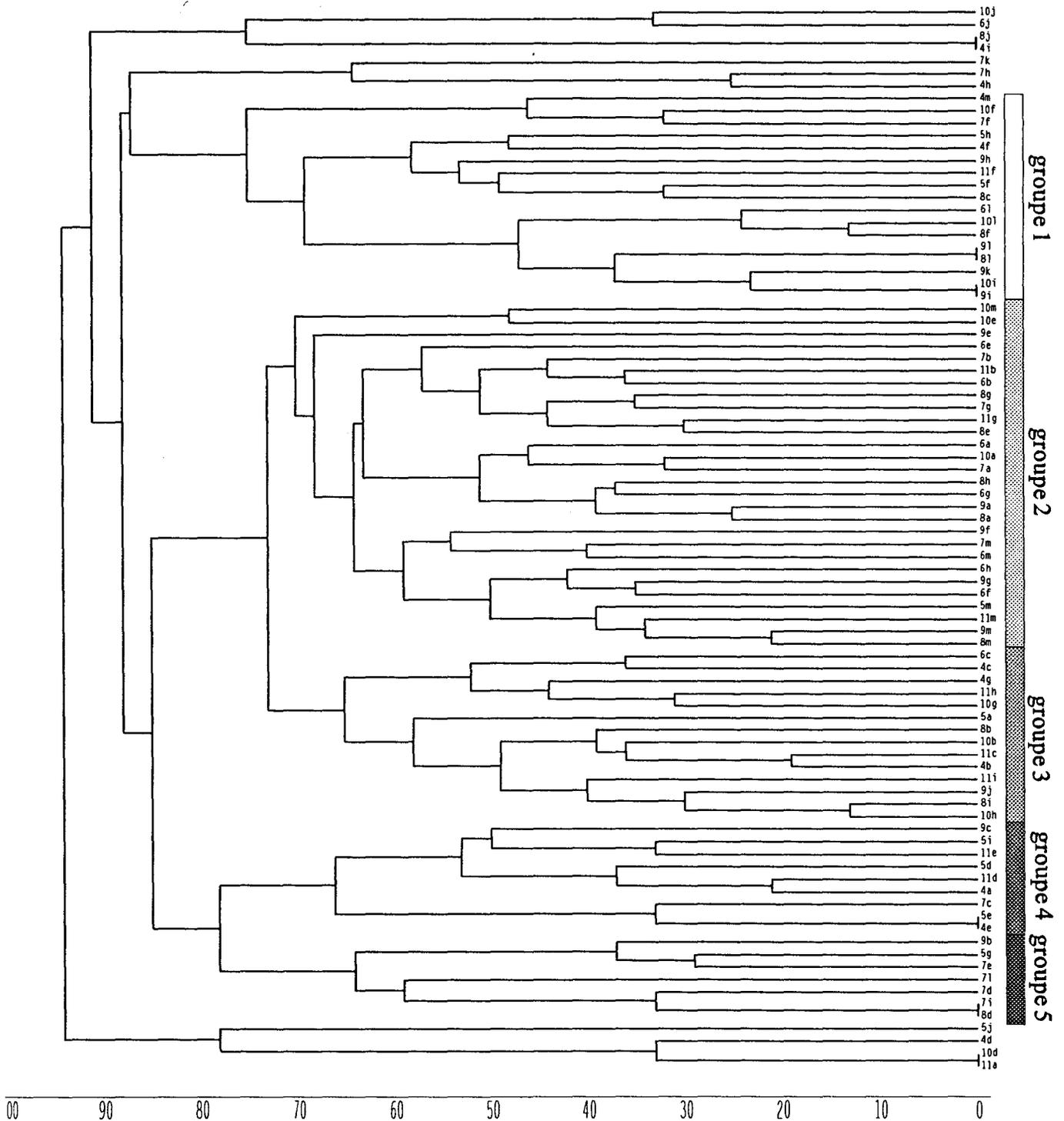


Figure 25 : Dendrogramme des affinités spécifiques entre objets.
 Méioibenthos temporaire - échelle 2 - distance de Bray-Curtis,
 méthode de groupement selon l'association moyenne (UPGMA),
 coefficient de corrélation cophénétiq : 0,6995.

le n° correspond à la station de prélèvement, la lettre à la date : a=03.07.91 ; b=11.09.91 ; c=03.12.91 ;
 d=20.02.92 ; e=13.05.92 ; f=04.06.92 ; g=03.07.92 ; h=01.10.92 ; i=09.12.92 ; j=02.02.93 ; k=11.03.93 ;
 l=09.04.93 ; m=09.06.93

Le groupe 2 est caractérisé par la domination de Polychètes, surtout *Lanice conchilega* et *Eumida* sp.. La majorité des stations formant ce groupe sont dans des relevés de fin de printemps, estivaux et automnaux : 02.07.1991 et 11.09.1991, 03.07.1992 et 01.10.1992, 09.06.1993.

Le groupe 3 regroupe surtout des prélèvements hivernaux de 1991/1992 et quelques stations du début du printemps 1992. Les Bivalves *Abra alba* et *Macoma balthica* y sont dominants.

Le groupe 4 ne renferme aucune structure spatiale ni temporelle, mais regroupe des stations se singularisant par la domination à un moment donné de taxa classés dans le tableau 3 comme "secondaires".

Enfin, le groupe 5 concerne les prélèvements marginaux représentées surtout par les stations hivernales très pauvres. Cela concerne principalement la station 7.

La superposition des groupes issus de cette classification sur les plans 1x2 de l'AFC précédente (figure 26) semble confirmer la ségrégation des stations dominées par les Polychètes de celles plutôt dominées par les Bivalves (groupes 1 et 2) en période de sédentarisation, et la domination de Bivalves en période hivernale (groupe 3).

II.3.1.2. Evolution temporelle du peuplement

⇒ Corrélogramme de Mantel

Le corrélogramme de Mantel (figure 27) est globalement significatif au seuil de 0,05 après avoir appliqué la correction de Bonferroni ($0,05/23=0,0022$)

Les premières classes du corrélogramme mettent en évidence une autocorrélation positive entre prélèvements successifs, mais seule la classe 3 (61-90 jours) est significative, les classes 1 et 2 (respectivement 0-30 et 31-60 jours) présentent un r également positif mais non significatif sans doute à cause du nombre de données utilisées qui est faible. Un cycle annuel apparaît avec un pic significatif apparaissant au niveau de la classe 13, c'est à dire à 361-390 jours. Un autre pic positif intermédiaire est visible pour la classe de distance 10 correspondant à 271-300 jours. Lorsque les paires de données ayant été utilisées pour le calcul de cette classe sont analysées plus précisément, il ressort qu'elles correspondent à des corrélations positives entre la fin d'une saison en 1991 ou 1992, et le début de la même saison l'année suivante, à savoir 1992 ou 1993 : 09.91 et 07.92, 02.92 et 12.92, 06.92 et 03.93 et 07.92 et 04.93 . Au

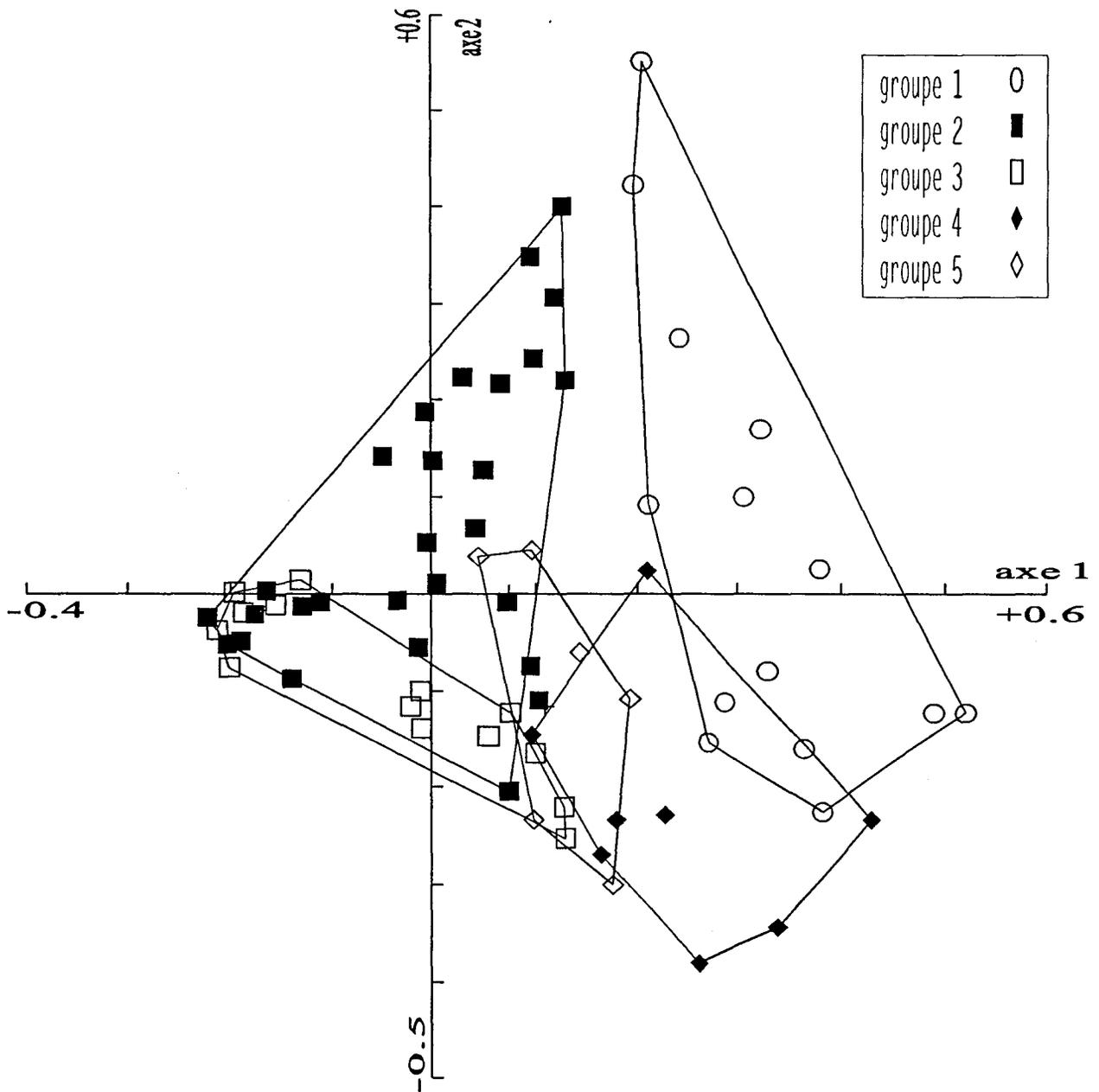


Figure 26 : Projection dans le plan 1-2 de l'AFC des groupes formés par la classification (figure 25)

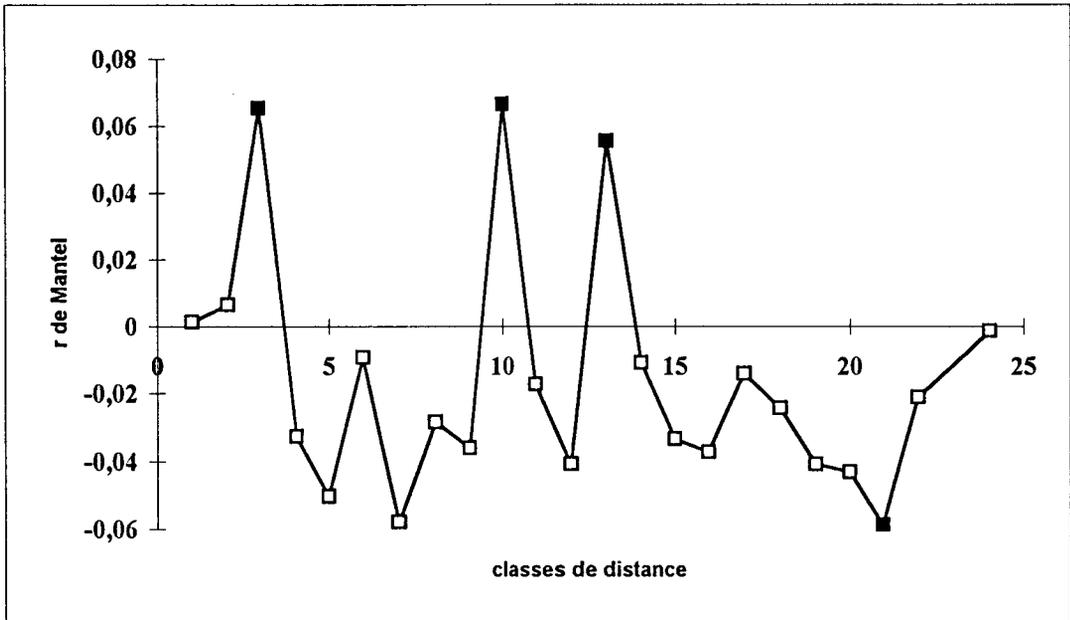


Figure 27 : Corrélogramme de Mantel
 une classe de distance représente 30 jours. les carrés pleins indiquent un r de Mantel significatif au seuil $p=0,05$ après correction de Bonferroni ($0,05/23=0,00217$)

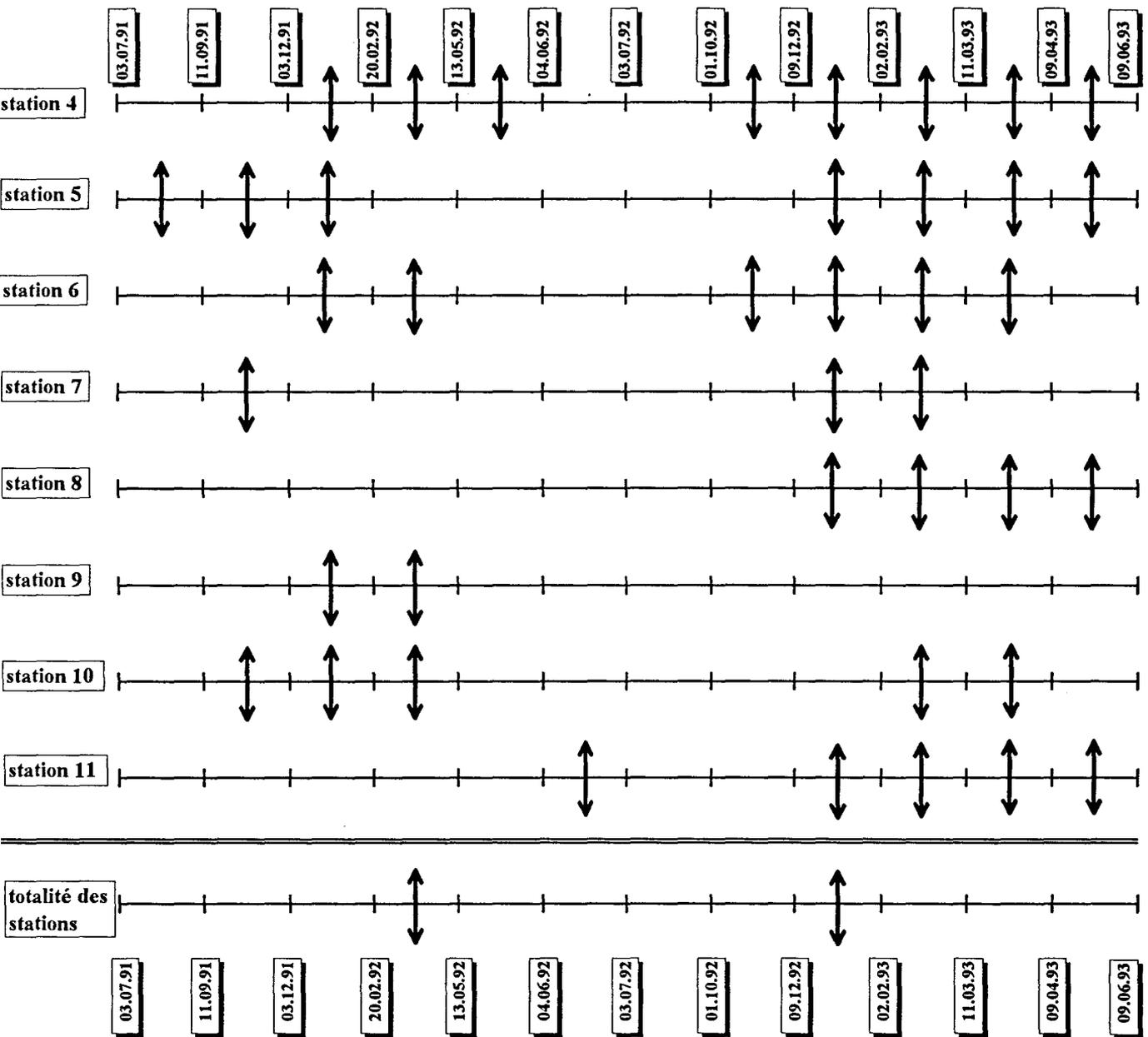


Figure 28 : Résultats des groupements chronologiques avec contrainte de contiguïté effectués station par station et sur la totalité des stations à l'échelle 2 (1 km²). Co = 50% et niveau de probabilité alpha = 0,20. (pas de changement noté entre alpha = 0,20 et 0,05 sauf pour la "totalité des stations" -cf texte -).

double flèche = discontinuité significative dans la série

delà de la classe 13, les valeurs du corrélogramme sont toutes négatives mais non significatives, sauf pour la classe 21. Leur interprétation est cependant difficile, car elles contiennent très peu de paires de données. L'autocorrélation a par ailleurs tendance à remonter à partir de cette classe 21 jusque la dernière classe 24.

⇒ Groupement chronologique avec contrainte de contiguïté

Lorsque l'analyse est effectuée sur la totalité de la zone (figure 28 « totalité des stations »), trois groupes sont isolés au seuil $\alpha=0,20$. Les ruptures apparaissent entre le 20.02.1992 et le 13.05.1992 pour la première, entre le 09.12.1992 et le 02.02.1993 pour la seconde. A partir d'un seuil $\alpha=0,15$, seuls deux groupes se forment, la rupture apparaissant cette fois entre le 02.02.1993 et le 11.03.1993. Ces dates de discontinuité dans la série correspondent aux principales ruptures observées dans l'AFC effectuée précédemment et sont toutes localisées en hiver ou même plus précisément au passage entre l'hiver et le printemps. L'expansion des groupes indique que la principale rupture se situe en 02/1993.

Lorsque la même analyse (seuil $\alpha=0,20$) est effectuée au niveau de chaque station prise individuellement (figure 28), les principales ruptures décelées à l'échelle de la totalité de la zone le sont également à l'échelle de chaque station prise individuellement, mais il est intéressant de noter que les groupes formés sont nombreux et ne sont pas systématiquement les mêmes à chaque station. Cependant, ce résultat reflète plus des modifications locales de haute fréquence à une échelle spatiale fine dans la mesure où le test *a posteriori* d'expansion des groupes montre pour la majorité des stations que les groupes formés sont des "sous-séries" d'évènements inclus dans une succession écologique sans réelle rupture très brutale, sauf pour quelques stations après le 20.02.1992, le 09.12.92 et/ou le 02.02.1993. Par ailleurs, quelle que soit la station, la période du 05/1992 au 10-12/1992 est homogène et ne présente pratiquement aucune rupture. Cette période est caractérisée par la présence en densité plus élevée de méiobenthos. Le nombre de discontinuités est de plus beaucoup plus important suite à la diminution drastique des densités post-larvaires en hiver 1993. Il est enfin intéressant de remarquer que des ruptures observées entre le 11.03.1993 et le 09.06.1993 concernent la majorité des stations prises individuellement, mais elles ne sont pas détectées à l'échelle de la zone prise dans son intégralité.

II.3.1.3. Conclusions des résultats (échelle 2, analyses exploratoires et temporelles).

La densité des taxa méiobenthiques n'est jamais très élevée avec cependant un maximum de la fin du printemps jusqu'au début de l'automne et un minimum en hiver. Une saisonnalité du recrutement méiobenthique est visible : les abondances de Bivalves sont maximales au printemps - début d'été, celles des Polychètes en été et en automne. Au niveau spécifique (pour les individus identifiés à ce niveau taxonomique), cette saisonnalité est « prédictible » à l'échelle de la saison (2-3 mois approximativement), mais pas à l'échelle plus fine du mois.

Des bifurcations dans l'évolution temporelle apparaissent principalement au passage entre l'hiver et le printemps. Ces résultats illustrent l'importance de l'historicité du système : il n'y a jamais de retour de la trajectoire sur le même point. La notion d'irréversibilité sensu Prigogine (1993) est ici approchée.

Certaines ruptures dans l'évolution du méiobenthos temporaire sont communes à l'échelle de la station et à l'échelle de la zone de 1 km² prise dans son intégralité, mais d'autres ruptures plus nombreuses apparaissent à l'échelle de chaque station considérée individuellement. Il est possible de voir dans ce dernier résultat l'impact d'un phénomène agissant à petite échelle spatiale sur toute la zone, cet impact est alors visible à l'échelle de la station, mais il ne se reflète cependant pas à l'échelle de la zone. Il faut de plus préciser que cette rupture détectée au niveau de chaque station (ou de la majorité d'entre elles) est identique, mais le (ou les causes) l'engendrant ne l'est (le sont) peut être pas (par exemple, compétition à petite échelle spatiale concernant des taxa différents selon la station considérée : ce phénomène est visible station par station, mais il est « gommé » à l'échelle de la zone).

II.3.1.4. Analyses systémiques

II.3.1.4.1. Prise en compte des groupes trophiques du macrobenthos comme variables biotiques

⇒ Approche globale

La procédure de sélection progressive des variables (« forward selection ») effectuée avant l'ACC taxa méiobenthiques - variables environnementales a identifié sept variables influençant de manière significative la structure de la communauté ($p < 0,05$ après un

test par permutation de Monte Carlo ; 999 permutations, tableau 4 -matrice environnement-) ; deux sont de type abiotique : pélites et sablons, les cinq autres sont des groupes trophiques du macrobenthos, donc de type biotique : mixtes, dépositives de sub-surface, dépositives de surface, suspensives et carnivores. Il est possible de classer ces variables par ordre d'importance en fonction de leur effet conditionnel sur les taxa d'après la procédure de sélection progressive des variables (« forward selection ») (Ter Braak & Verdonschot, 1995) ; le classement par importance décroissante est celui présenté dans le tableau 4 (matrice environnement), il positionne les deux facteurs abiotiques retenus en dernière position.

Le résultat de l'analyse canonique des correspondances effectuée avec ces sept variables est présenté sur les figures 29 à 32. Les deux premières valeurs propres sont 0,305 et 0,195 ; l'inertie totale est égale à 4,245 et la somme des valeurs propres canoniques 0,743. Le plan 1-2 (figures 29 à 32) explique donc 11,78 % de l'inertie totale et 67,29 % de la variance des taxa contraintes par les variables environnementales (axe 1 : 41,05 % et axe 2 : 26,24 %). Le premier axe canonique et la relation globale taxa-environnement (« overall test ») sont significatifs ($p \leq 0,001$; test par permutation de Monte-Carlo respectivement sur la première valeur propre canonique et sur la somme des valeurs propres canoniques - 999 permutations). Le troisième axe (13,59 % de la variance dans le triplot) n'est pas analysé car il n'apporte aucune information interprétable au niveau écologique.

Le premier axe est surtout un gradient de dépositives de sub-surface, pélites et sablons. Le second axe oppose les mixtes aux suspensives, pélites et dépositives de surface. A noter que les mixtes et dépositives de surface sont pratiquement indépendants des variables sablons et dépositives de sub-surface. La projection des taxa méiobenthiques illustre leur association avec les gradients environnementaux (figure 30) : les taxa localisés dans les stations présentant de fortes densités en dépositives de sub-surface, et des teneurs en pélites et sablons élevées sont des taxa à densités relativement faibles : *Harmothoe* sp., *Leucothoe* sp., *Chaetozone setosa*, *Spionidae* sp., et d'autres taxa dominants : *Gammaridae* ind. et *Eumida* sp.. Ces deux derniers taxa sont également liés à une présence supérieure à la moyenne de carnivores et mixtes. Un gros contingent de taxa est par ailleurs localisé dans des stations ayant des densités en espèces macrobenthiques dépositives de sub-surface faibles et des teneurs en pélites et sablons inférieures à la moyenne, citons pour les principales : *Nephtys* sp., *Spiophanes bombyx*, *Lanice conchilega*, *Capitellidae* ind., *Bivalves* ind. et enfin quelques *Phyllodoceidae* ind.. Ces mêmes taxa sont également dans des prélèvements pauvres en suspensives, dépositives de surface mais relativement riches en mixtes. *Abra alba* et *Spio* sp.

type de facteur	variables sélectionnées	variance expliquée	p
matrice environnement	dépositores de sub-surface (DSS)	0,17	0,001
	mixtes (M)	0,14	0,001
	dépositores de surface (DS)	0,11	0,001
	carnivores (C)	0,11	0,041
	suspensivores (S)	0,09	0,027
	pélites (PEL)	0,09	0,027
	sablons (SAB)	0,06	0,050
matrice espace	xy	0,08	0,040
	x ² y	0,07	0,050
	x	0,05	0,050
matrice temps	juin	0,31	0,001
	juillet	0,14	0,001
	mai	0,13	0,001
	jours	0,11	0,001
	septembre	0,11	0,003
	octobre	0,09	0,002
matrice espace-temps	juin	0,31	0,001
	juillet	0,14	0,001
	mai	0,13	0,001
	septembre	0,11	0,003
	jours	0,11	0,001
	octobre	0,09	0,002
	x ² y	0,07	0,047

Tableau 4 : Variance expliquée par chaque facteur retenu par la procédure de "forward selection" dans chaque matrice environnement, espace, temps et espace-temps utilisée pour les ACC et ACC partielles basée sur la totalité des facteurs environnementaux (*approche globale*).

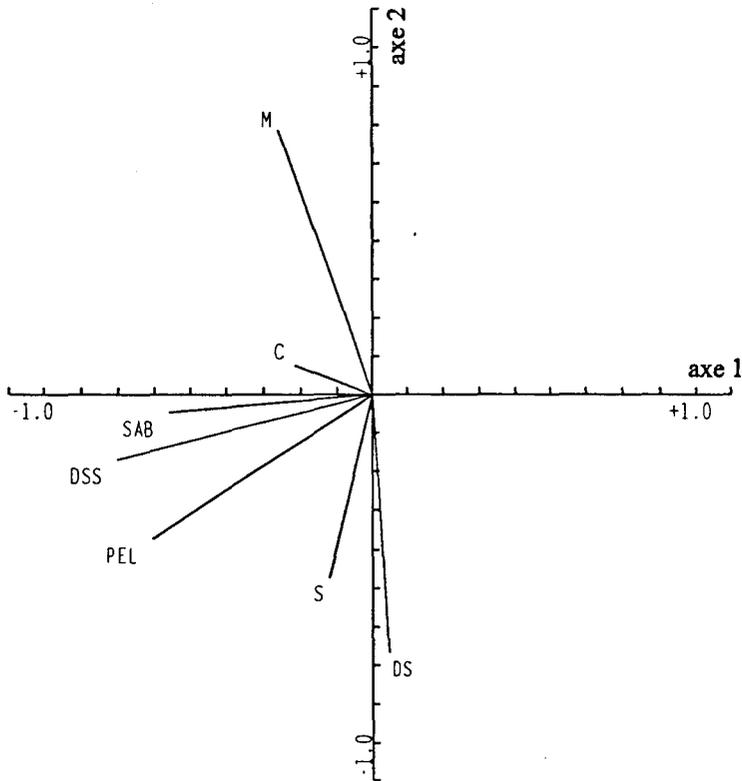


Figure 29 : Analyse Canonique des Correspondances - échelle 2 - [29 taxa meiobenthiques temporaires ; 86 objets et 7 variables environnementales].

Projection des vecteurs environnementaux dans le plan 1-2.

Valeurs propres : axe 1 : 0,305 et axe 2 : 0,195.

(pour la signification des abréviations, voir le rabat de la dernière feuille du volume)

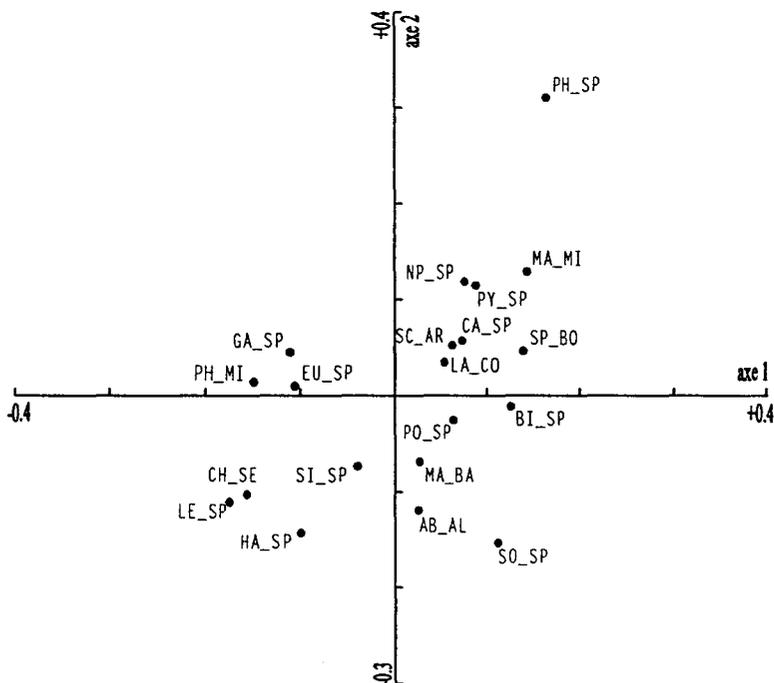


Figure 30 : Analyse Canonique des Correspondances - échelle 2 - [29 taxa meiobenthiques temporaires ; 86 objets et 7 variables environnementales].

Projection des taxa meiobenthiques temporaires dans le plan 1-2.

Valeurs propres : axe 1 : 0,305 et axe 2 : 0,195.

(pour la signification des abréviations, voir le rabat de la dernière feuille du volume)

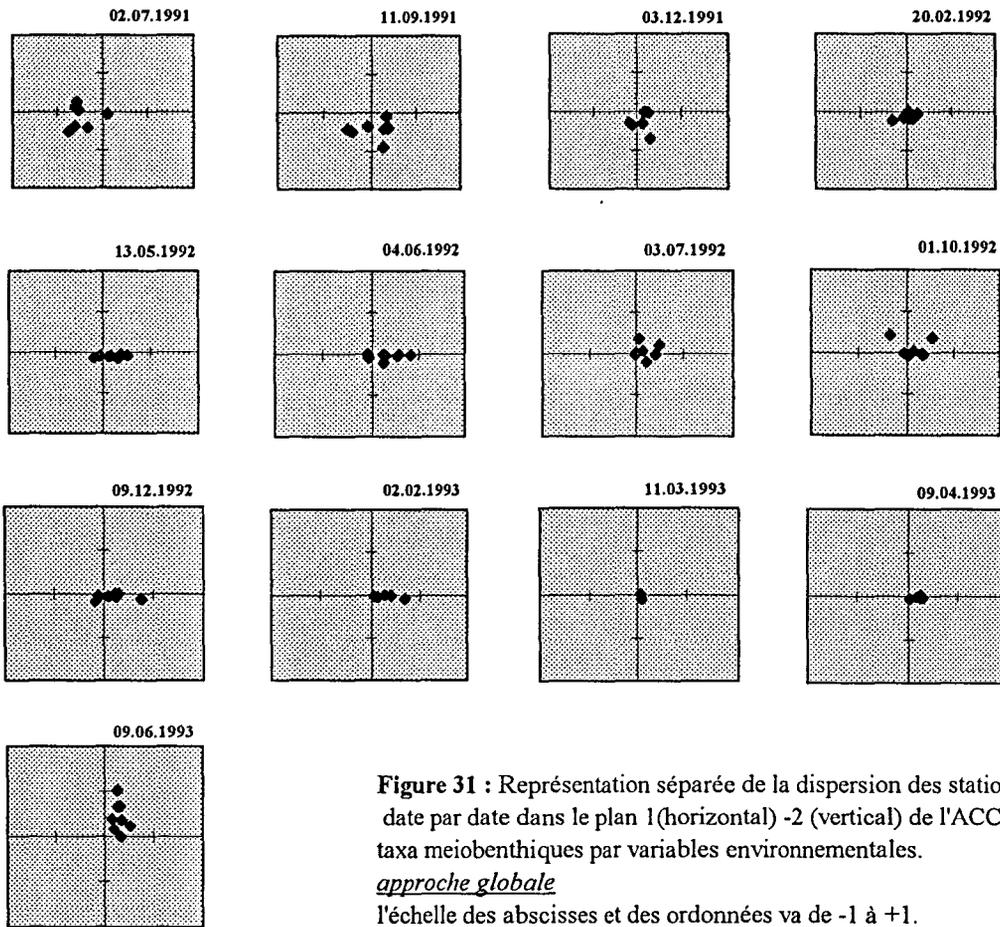


Figure 31 : Représentation séparée de la dispersion des stations date par date dans le plan 1 (horizontal) -2 (vertical) de l'ACC taxa meiobenthiques par variables environnementales.
approche globale
l'échelle des abscisses et des ordonnées va de -1 à +1.

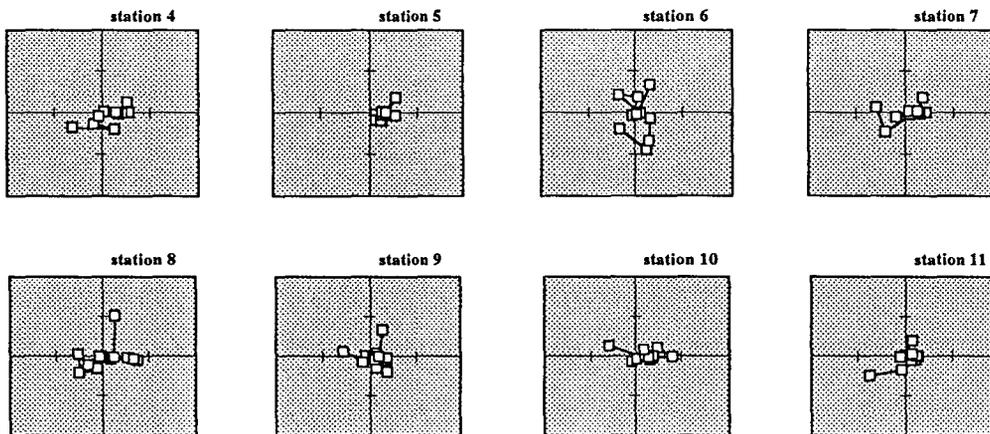


Figure 32 : Représentation de la dispersion des relevés station par station dans le plan 1 (horizontal) -2 (vertical) de l'ACC taxa meiobenthiques par variables environnementales.
Approche globale
l'échelle des abscisses et des ordonnées va de -1 à +1.

se trouvent dans les stations relativement riches en pélites, mais semblent plus influencés par la présence en grand nombre de macrobenthos suspensivores et dépositivores de surface et opposés aux fortes densités de carnivores et mixtes. La présence d'espèces macrobenthiques carnivores ne semble pas par ailleurs jouer un rôle très important dans la structure du peuplement méiobenthique.

Au niveau des stations dans les relevés, donc dans un cadre spatio-temporel, les figures 31 et 32 illustrent une variabilité temporelle *a priori* plus importante que spatiale à cette échelle d'observation, avec un passage des stations de la zone de relevés "riches" en dépositivores de sub-surface, pélites et sablons vers un appauvrissement de ces variables et une augmentation en mixtes en passant par une période autour de la moyenne (02.92 à 05.92, et 03.93 à 04.93). Les dates extrêmes de prélèvements (02.07.1991 et 09.06.1993) sont opposées sur l'axe 1 (figure 31). La variabilité spatiale est relativement faible comme l'illustre la dispersion des points à chaque date (figure 31) et l'évolution de la majorité des stations (figure 22) est similaire à l'exception de quelques stations présentant des divergences de trajectoire : les plus différentes sont la station 5, toujours dans la zone de faibles densités en dépositivores de sub-surface, en pélites et sablons (figure 32), et la station 6 participant à la structuration de l'axe 2 avec une période d'abondance en dépositivores de surface (figure 32).

La variabilité de la composition du peuplement méiobenthique temporaire semble donc plus structurée dans le temps que dans l'espace à cette échelle spatiale d'observation.

La procédure de sélection progressive des variables appliquée aux matrices espace, temps et espace-temps a par ailleurs sélectionné pour l'approche globale respectivement 3 facteurs spatiaux, six facteurs temporels et sept facteurs spatio-temporels (tableau 4). Il est intéressant de remarquer à ce niveau que les six facteurs retenus dans la matrice temporelle le sont également dans la matrice spatio-temporelle, alors que des trois facteurs spatiaux, un seul (x^2y) est retenu (en dernière position) dans la matrice spatio-temporelle. Par ailleurs, les variables spatiales sélectionnées tendent à confirmer l'existence d'un léger gradient SW-NE.

Le tableau 5a et la figure 33a illustrent l'importance relative de la fraction environnementale pure (a1), de la fraction environnementale structurée dans l'espace (b1), de la fraction spatiale pure (c1) et de la fraction indéterminée (d1) sur la variation du peuplement méiobenthique suivant l'approche globale. La contribution totale de l'environnement (fraction $a1+b1$: 17,5 %) est significative ($p \leq 0,001$). La fraction environnementale pure (a1) est relativement faible (16,44 %) mais significative ($p \leq 0,001$). Par contre, la contribution spatiale

-a-	ACC		ACC partielle		inertie totale
	espèces.envirt	espèces.espace	(espèces.envirt)/espace	(espèces.espace)/envirt	
somme des valeurs propres canoniques	0,743	0,202	0,698	0,157	4,245
"overall test"	***	*	***	NS (p=0,19)	

-b-	ACC		ACC partielle		inertie totale
	espèces.envirt	espèces.temps	(espèces.envirt)/temps	(espèces.temps)/envirt	
somme des valeurs propres canoniques	0,743	0,894	0,455	0,606	4,245
"overall test"	***	***	***	***	

-c-	ACC		ACC partielle		inertie totale
	espèces.envirt	espèces.espace-temps	(espèces.envirt)/espace-temps	(espèces.espace-temps)/envirt	
somme des valeurs propres canoniques	0,743	0,962	0,438	0,657	4,245
"overall test"	***	***	***	***	

* : $p \leq 0,05$ ** : $p \leq 0,01$ *** : $p \leq 0,001$ NS : non significatif

tableau 5 : Somme des valeurs propres canoniques issues des ACC et ACC partielles et résultats des tests par permutations (999 permutations) effectués pour *l'approche globale*.

Analyses effectuées avec :

-a- les variables environnementales et l'espace comme variables explicatives ; -b- les variables environnementales et le temps comme variables explicatives ; -c- les variables environnementales et l'espace-temps comme variables explicatives

pure est très faible (3,7 %) et non significative ($p=0,19$). La comparaison des fractions (a1) et (a1+b1) indique que l'influence des variables environnementales sur le peuplement méiobenthique temporaire ne change presque pas, quelque soit la localisation spatiale des prélèvements ($16,44/(16,44+1,06) = 93,94 \%$). La fraction inexpliquée (d1) est cependant très importante (78,8 %).

La même analyse effectuée en remplaçant l'espace par le temps (tableau 5b et figure 33b) diminue légèrement la part de la fraction inexpliquée (d2 : 68,22 %). La contribution de la fraction environnementale pure (a2) est significative ($p \leq 0,001$) malgré une importance relative assez faible (10,72 %). La contribution temporelle pure (c2) est plus élevée (14,28 %) et significative ($p \leq 0,001$). La comparaison des fractions (a2+b2) et (a2) illustre ici un effet des facteurs environnementaux dont la variation dans le temps a une importance sur la dynamique du peuplement méiobenthique temporaire.

L'introduction combinée de l'espace et du temps ne permet qu'une diminution très faible de la part inexpliquée (fraction d3 : 67,02 %) (tableau 5c et figure 33c). Ce résultat n'est pas étonnant dans la mesure où les variables temporelles sélectionnées par la procédure de sélection progressive des variables sont les mêmes que dans la matrice temps et seule une variable spatiale a été retenue en dernière position avec une variance explicative faible : 0,07 (tableau 4 -matrice espace-temps).

⇒ Approche indépendante

Dans cette approche sont analysées séparément les variables biotiques et les variables abiotiques, en contrôlant successivement les structures spatiales, temporelles et spatio-temporelles.

Les résultats de la procédure de sélection progressive des variables appliquée à chaque matrice confirment les résultats obtenus dans l'approche globale ; en effet, les cinq variables retenues pour la matrice biotique et les deux pour la matrice abiotique (tableau 6) sont exactement les mêmes que celles retenues sur la matrice environnement de l'approche globale. La figure 34 et les tableaux 7 et 8 illustrent l'importance relative des différentes fractions suivant la même séquence et la même notation que dans l'approche globale, la matrice environnement étant ici remplacée successivement par la matrice biotique puis la matrice abiotique. Il est important de noter à ce niveau que le groupe sélectionné au niveau des variables abiotiques n'est pas unique. En effet, le premier pas de la procédure de sélection progressive des variables abiotiques donne les pélites et le sable fin avec la même part de

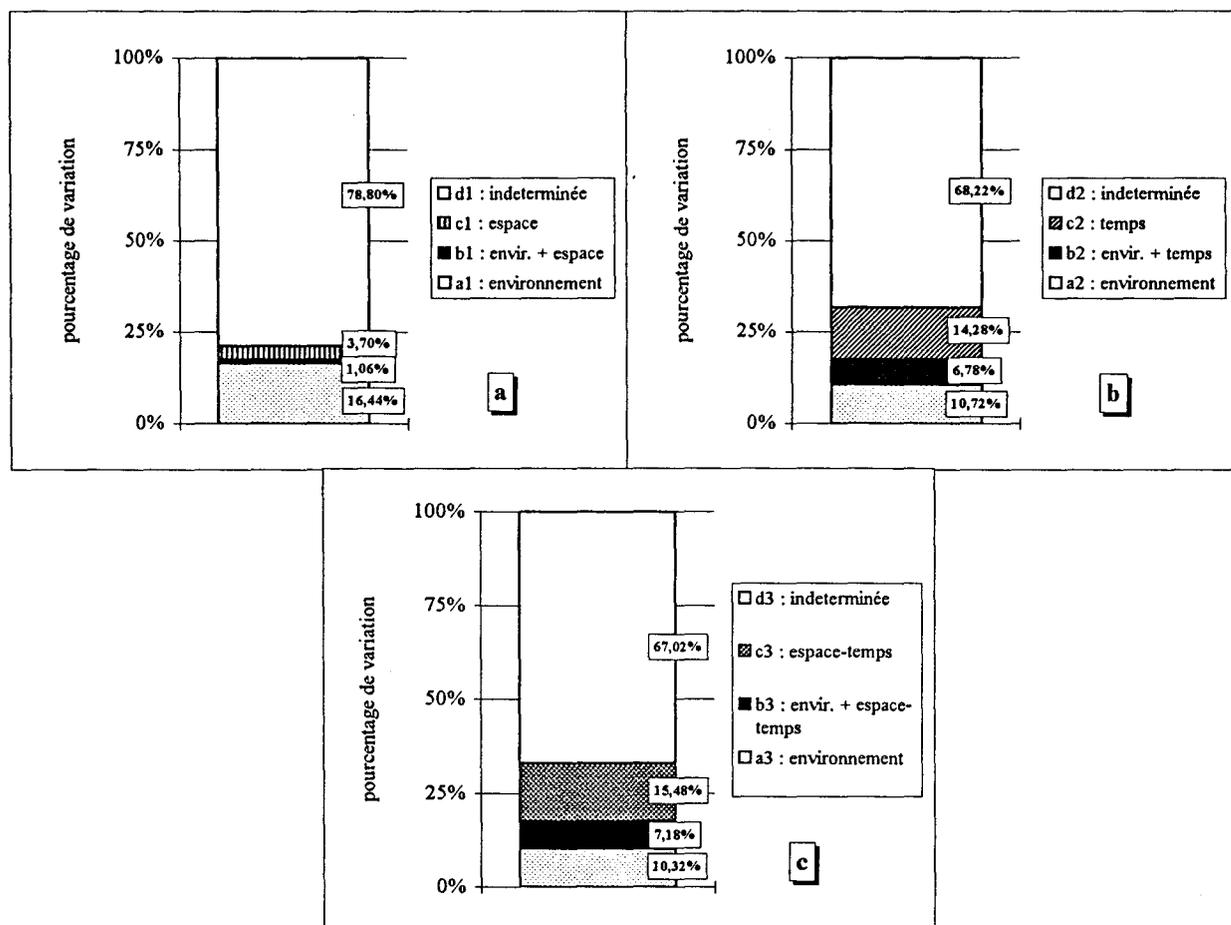


Figure 33 : Partitionnement de la variance de la matrice meiobenthos temporaire suivant l'*approche globale*
 a- analyse avec les variables environnementales et l'espace comme variables explicatives
 b- analyse avec les variables environnementales et le temps comme variables explicatives
 c- analyse avec les variables environnementales et l'espace-temps comme variables explicatives

type de facteur	variables sélectionnées	variance expliquée	p
matrice biotique	dépositives de sub-surface (DSS)	0,17	0,001
	mixtes (M)	0,14	0,001
	dépositives (DS)	0,11	0,001
	carnivores (C)	0,11	0,041
	suspensives (S)	0,09	0,027
matrice abiotique	pélites (PEL)	0,16	0,001
	sablons (SAB)	0,08	0,037
matrice espace	xy	0,08	0,040
	x ² y	0,07	0,050
	x	0,05	0,050
matrice temps	juin	0,31	0,001
	juillet	0,14	0,001
	mai	0,13	0,001
	jours	0,11	0,001
	septembre	0,11	0,003
	octobre	0,09	0,002
matrice espace-temps	juin	0,31	0,001
	juillet	0,14	0,001
	mai	0,13	0,001
	septembre	0,11	0,003
	jours	0,11	0,001
	octobre	0,09	0,002
	x ² y	0,07	0,047

Tableau 6 : Variance expliquée par chaque facteur retenu par la procédure de "forward selection" dans chaque matrice biotique, abiotique, espace, temps et espace-temps utilisée pour les ACC et ACC partielles dans *l'approche indépendante*.

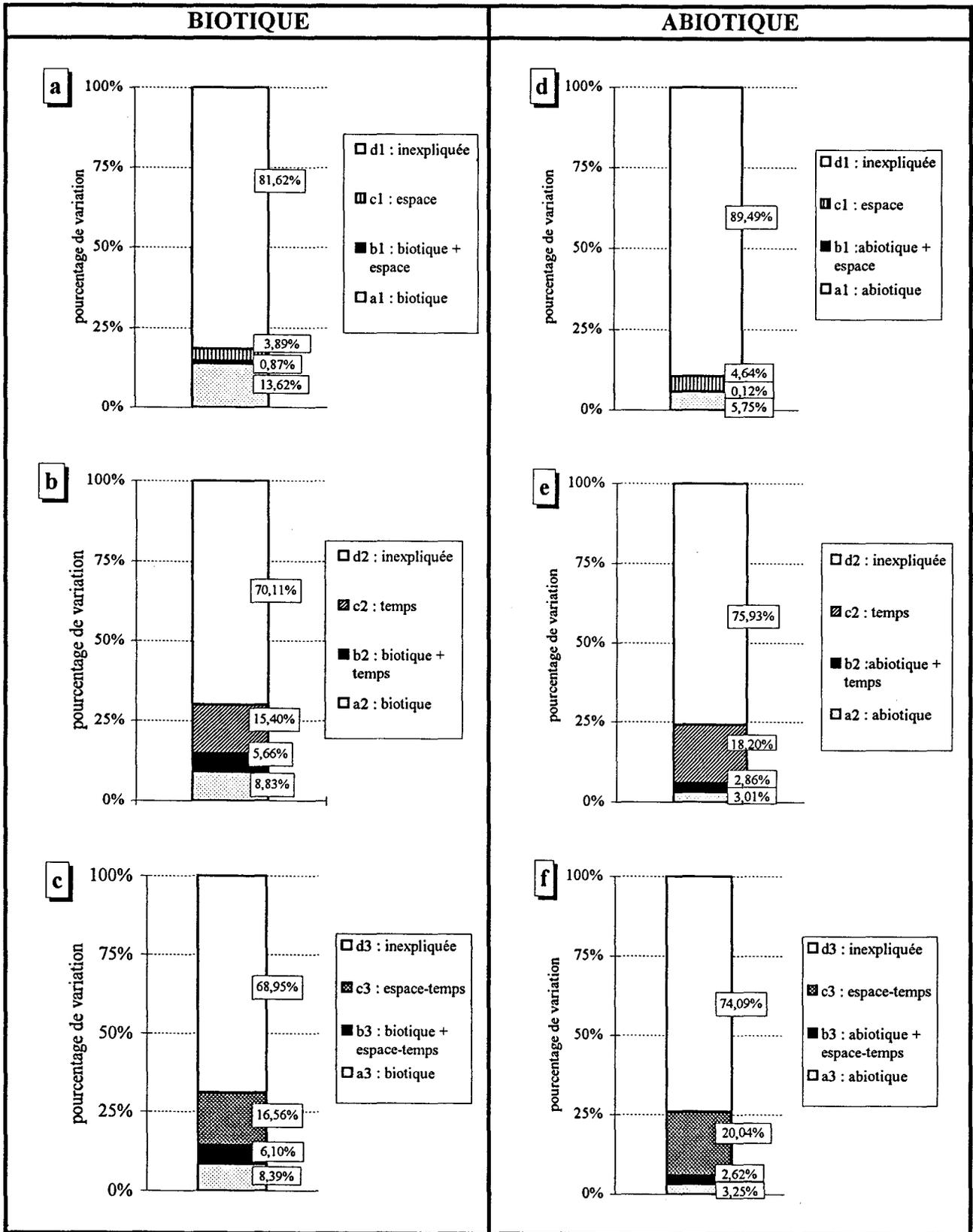


figure 34 : Partitionnement de la variance de la matrice meiobenthos temporaire suivant l'approche indépendante;

colonne gauche : matrice biotique a- avec l'espace comme variable explicative
b- avec le temps comme variable explicative
c- avec l'espace-temps comme variable explicative
colonne droite : matrice abiotique d- avec l'espace comme variable explicative
e- avec le temps comme variable explicative
f- avec l'espace-temps comme variable explicative

variance expliquée (0,16). Les pélites ayant l'influence la plus importante dans l'approche globale au niveau des variables abiotiques, cette variable a donc été sélectionnée en premier, d'où l'extraction en seconde phase des sablons. Si le choix s'était porté sur le sable fin, un groupe de variables abiotiques différent constitué de sable fin, sable moyen et sable grossier aurait été obtenu. La somme des valeurs propres canoniques et la distribution de celles-ci sont peu différentes de celles obtenues avec les pélites et les sablons et ne changent en tout cas rien à l'analyse et l'interprétation des résultats. Ce résultat constitue par ailleurs un gain en information concernant le gradient sédimentaire présent.

La contribution totale biotique est toujours supérieure à la contribution totale abiotique, que ce soit dans un contexte spatial, temporel ou spatio-temporel. La comparaison des fractions (a1) et (a1+b1) nous indique que l'influence des variables biotiques et abiotiques sur le peuplement méiobenthique temporaire ne change pratiquement pas suivant la localisation spatiale des prélèvements : $a1/(a1+b1)$ vaut respectivement 94 % et 97,96 % (figure 34a & d).

Le temps apparaît avoir une grande importance dans la structuration du peuplement méiobenthique temporaire : l'influence des variables biotiques et abiotiques varie au cours du temps comme l'illustre la comparaison des fractions (a2) et (a2+b2) (figure 34b, e). La fraction temps (c2) est par ailleurs systématiquement la plus importante ($p \leq 0,001$), et ce, de manière beaucoup plus nette que dans l'approche globale. Ce résultat indique que chaque groupe de variable pris indépendamment, donc « sans interaction », est encore moins capable d'expliquer les variations temporelles de la communauté méiobenthique temporaire que pris dans son ensemble, c'est à dire « avec interactions ». Comme dans l'approche globale, la matrice espace-temps apporte très peu de modification dans les résultats par rapport à la matrice temps seule (tableaux 7 & 8 ; figure 34c, f). Enfin, la fraction inexpliquée (d1, d2 et d3) reste dans tous les cas très élevée (68,95 % à 89,49 %).

Le résultat de l'ACC entre la matrice méiobenthos temporaire et les variables biotiques est pratiquement identique à celui obtenu lors de l'approche globale. Cela illustre, une fois de plus, la prédominance des facteurs biotiques sur les facteurs abiotiques à cette échelle d'observation

Les deux seules valeurs propres extraites de l'ACC entre le méiobenthos et les facteurs abiotiques sont très faibles : 0,194 et 0,056, mais significatives (tableau 8). Le plan 1-2 explique donc 5,87 % de l'inertie totale. Cette analyse illustre le passage d'une période avec une proportion moyenne plus importante en pélites et sablons : de 07.1991 à 02.1992 vers une période où la teneur en ces fractions granulométriques est moins importante que la moyenne :

-a-	ACC		ACC partielle		inertie totale
	espèces.biotiq	espèces.espace	(espèces.biotiq)/espace	(espèces.espace)/biotiq	
somme des valeurs propres canoniques	0,615	0,202	0,578	0,165	4,245
"overall test"	***	*	***	NS (p=0,12)	

-b-	ACC		ACC partielle		inertie totale
	espèces.biotiq	espèces.temps	(espèces.biotiq)/temps	(espèces.temps)/biotiq	
somme des valeurs propres canoniques	0,615	0,894	0,375	0,655	4,245
"overall test"	***	***	***	***	

-c-	ACC		ACC partielle		inertie totale
	espèces.biotiq	espèces.espace-temps	(espèces.biotiq)/espace-temps	(espèces.espace-temps)/biotiq	
somme des valeurs propres canoniques	0,615	0,962	0,356	0,704	4,245
"overall test"	***	***	**	***	

* : p≤0,05 ** : p≤0,01 *** : p≤0,001 NS : non significatif

tableau 7 : Somme des valeurs propres canoniques issues des ACC et ACC partielles et résultats des tests par permutations (999 permutations) effectués pour *l'approche indépendante*. Analyses effectuées avec les variables biotiques et :

-a- l'espace comme variables explicatives ; -b- le temps comme variables explicatives ;
-c- l'espace-temps comme variables explicatives

-a-	ACC		ACC partielle		inertie totale
	espèces.abiot	espèces.espace	(espèces.abiot)/espace	(espèces.espace)/abiot	
somme des valeurs propres canoniques	0,249	0,202	0,244	0,197	4,245
"overall test"	***	*	***	*	

-b-	ACC		ACC partielle		inertie totale
	espèces.abiot	espèces.temps	(espèces.abiot)/temps	(espèces.temps)/abiot	
somme des valeurs propres canoniques	0,249	0,894	0,128	0,773	4,245
"overall test"	***	***	*	***	

-c-	ACC		ACC partielle		inertie totale
	espèces.abiot	espèces.espace-temps	(espèces.abiot)/espace-temps	(espèces.espace-temps)/abiot	
somme des valeurs propres canoniques	0,249	0,962	0,138	0,851	4,245
"overall test"	***	***	*	***	

* : p≤0,05 ** : p≤0,01 *** : p≤0,001 NS : non significatif

tableau 8 : Somme des valeurs propres canoniques issues des ACC et ACC partielles et résultats des tests par permutations (999 permutations) effectués pour *l'approche indépendante*. Analyses effectuées avec les variables abiotiques et :

-a- l'espace comme variables explicatives ; -b- le temps comme variables explicatives ;
-c- l'espace-temps comme variables explicatives

de 05.1992 à 06.1993. La prise en compte du second groupe de variables : sables fins, sables moyens et sables grossiers met en évidence une corrélation négative entre ce groupe et les variables pélites et sablons. Le premier axe représente donc un gradient sédimentaire sablo-vaseux. Au niveau spatial, très peu de remarques peuvent être faites sans risque dans la mesure où seulement 0,12 % de la variabilité du peuplement méiobenthique est expliquée par la structuration des variables abiotiques dans l'espace.(figure 34d)

⇒ Approche différentielle

Cette approche est utilisée afin de déterminer l'importance relative des différents groupes de facteurs environnementaux, en l'occurrence deux dans ce travail, sans tenir compte de la structuration spatiale, temporelle et spatio-temporelle. Le but est donc d'obtenir une hiérarchisation des facteurs environnementaux.

Une ACC partielle a été effectuée en utilisant les facteurs biotiques comme variables environnementales et en éliminant l'effet des facteurs abiotiques (covariables) ; le test du premier axe canonique de cette analyse et le test global sont tous deux significatifs ($p \leq 0,001$ après 999 permutations). Il y a donc toujours une influence importante et marquée des facteurs biotiques même lorsque l'influence des facteurs abiotiques est éliminée. Par contre, cette première valeur propre canonique et le test global ne sont pas significatifs ($p=0,06$ et $0,08$ respectivement après 999 permutations) lorsque l'ACC partielle est effectuée avec les variables abiotiques en variables environnementales et les variables biotiques en covariables.

Ce résultat confirme donc la domination de l'influence des facteurs biotiques par rapport aux facteurs abiotiques sur la structure du peuplement méiobenthique temporaire à l'échelle d'observation considérée (tableau 6).

⇒ Approche additive

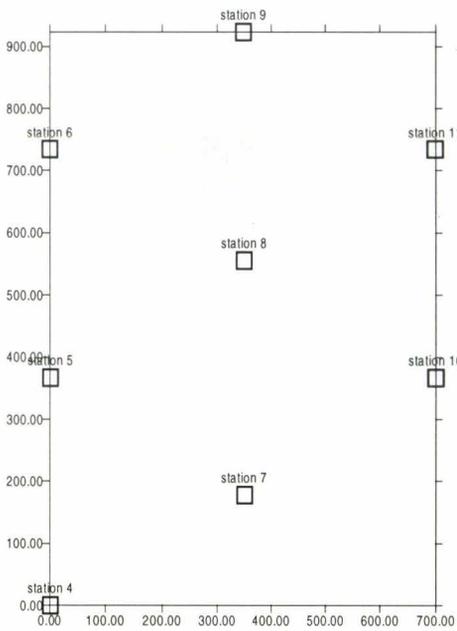
L'approche additive consiste à effectuer des ACC et ACC partielles, (en contrôlant respectivement l'espace, le temps et l'espace-temps) en utilisant comme variables de l'environnement celles qui ont été retenues par la procédure de sélection progressive des variables dans chaque matrice biotique et abiotique lors de l'approche indépendante (tableau 6). Il s'avère cependant que cette matrice est identique à celle utilisée lors de l'approche globale (tableau 4). Les résultats exposés dans le paragraphe "approche globale" sont donc identiques au modèle final de l'approche additive.

La cartographie date par date des deux premiers axes canoniques de la fraction environnementale totale ($a_1+b_1=a_2+b_2=a_3+b_3=17,50\%$) illustre la prédominance relative du facteur temps sur le facteur espace dans l'influence de la structure du peuplement méiobenthique (axe 1 : figure 35 et axe 2 : figure 36) et résume visuellement les informations spatio-temporelles des analyses précédentes. Bien que n'apportant pas d'informations nouvelles par rapport aux analyses précédentes, ces cartes permettront une comparaison plus rapide des résultats avec ceux obtenus lorsque les espèces sont prises comme variables biotiques (§ II.3.1.2.2, modèle final). Par ailleurs, la structure spatiale, pour faible qu'elle soit, n'en est pas moins toujours influente, car il s'avère que la première valeur propre et la somme des valeurs propres canoniques d'une ACC partielle avec les variables spatiales comme matrice explicative et l'élimination de l'effet du temps sont significatives ($p=0,022$ et $0,016$ respectivement après 999 permutations). L'influence du temps, dans l'analyse inverse, est toujours quant à elle significative ($p\leq 0,001$ avec 999 permutations). L'examen des résultats de la procédure de sélection progressive des variables appliquée à la matrice temps (tableau 4 - matrice temps-) montre que les mois expliquant le plus la structure du peuplement sont juin, juillet et mai, donc la fin du printemps et le début de l'été. Le résultat est le même dans le cas de la matrice espace-temps (tableau 4 - matrice espace-temps-).

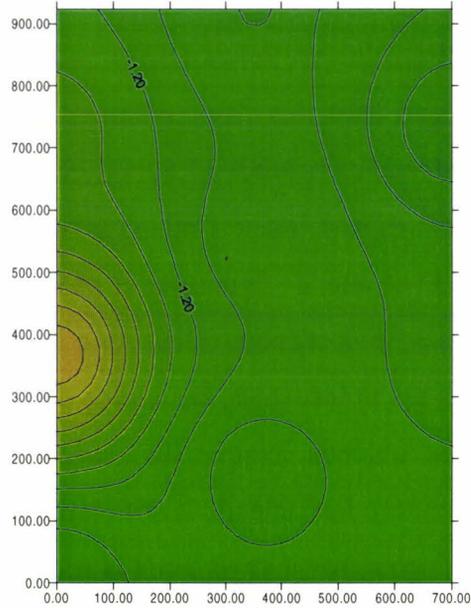
Il s'ajoute à ce facteur temps la structuration temporelle des facteurs biotiques, et plus précisément des groupes trophiques du macrobenthos. Les groupes les plus influents sont les déposivores de sub-surface, les mixtes et les déposivores de surface. Secondairement apparaissent les carnivores (tableau 4). Les facteurs abiotiques sont comparativement négligeables à ce niveau. Cependant, il reste toujours une fraction de variation inexpliquée très importante, de l'ordre de 67 %, et une fraction espace-temps "pure" relativement grande (15,48 %).

II.3.1.4.2. Conclusions des résultats (échelle 2, analyses systémiques prenant en compte les groupes trophiques du macrobenthos comme variables biotiques).

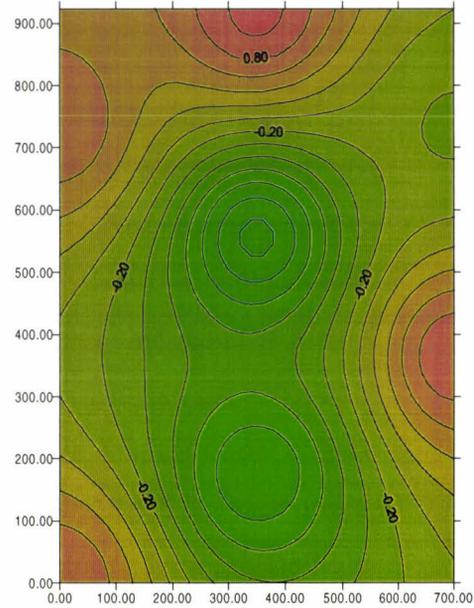
Les variables « temps » permettent d'expliquer plus de variabilité du méiobenthos temporaire que les variables « espace » à cette échelle d'observation de 1 km². Ce sont surtout les mois de mai, juin et juillet, donc les périodes de recrutement méiobenthique principales qui ont une importance. Du point de vue spatial, il existe un léger gradient SW-NE modélisé par le polynôme d'ordre 3.



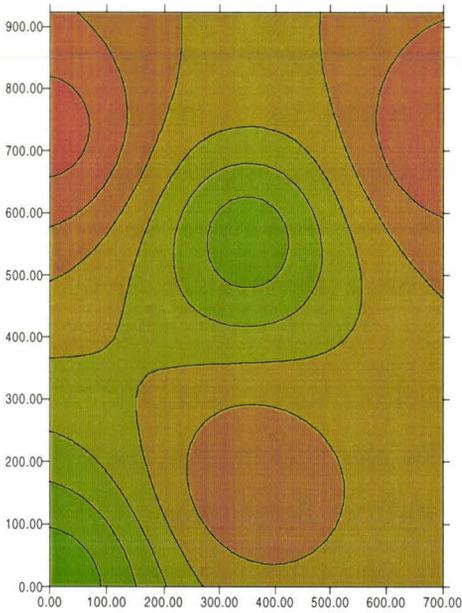
Localisation des stations



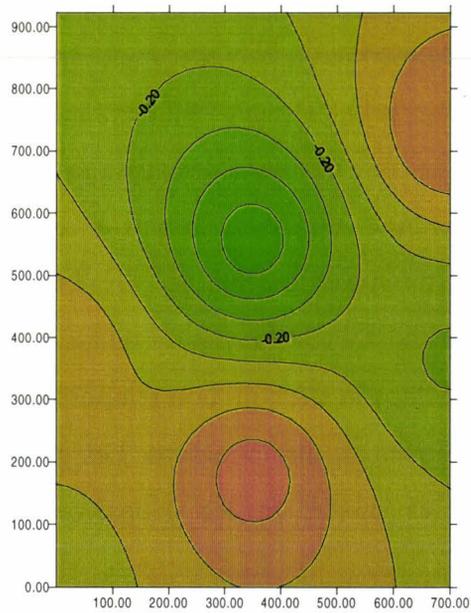
02.07.1991



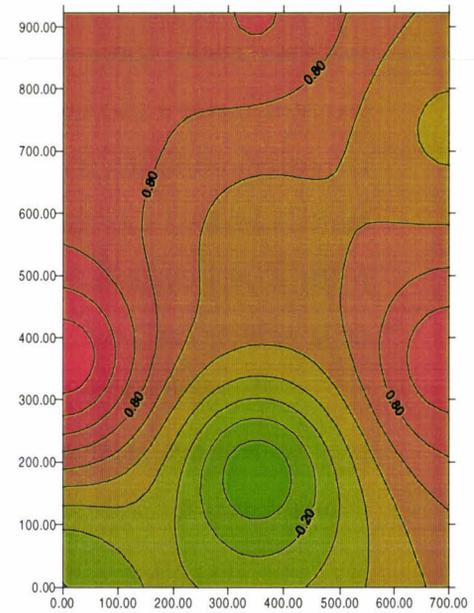
11.09.1991



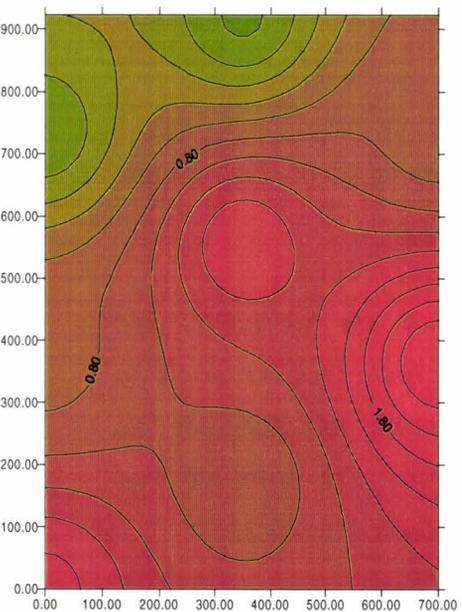
03.12.1991



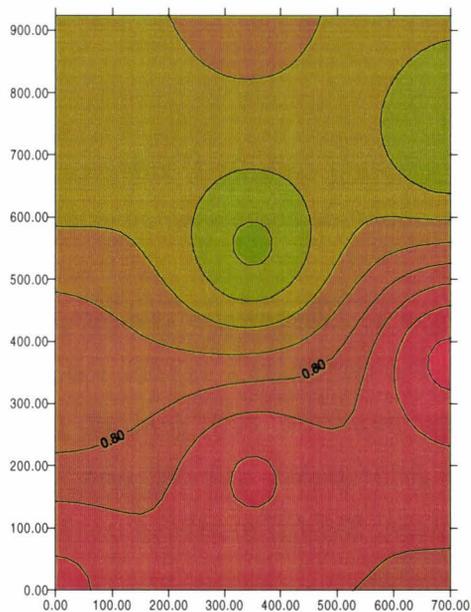
20.02.1992



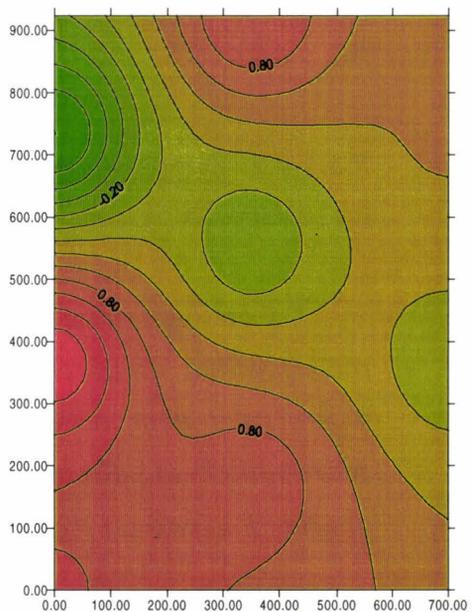
13.05.1992



04.06.1992



03.07.1992



01.10.1992

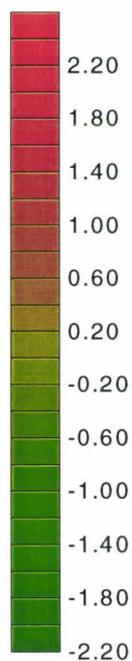
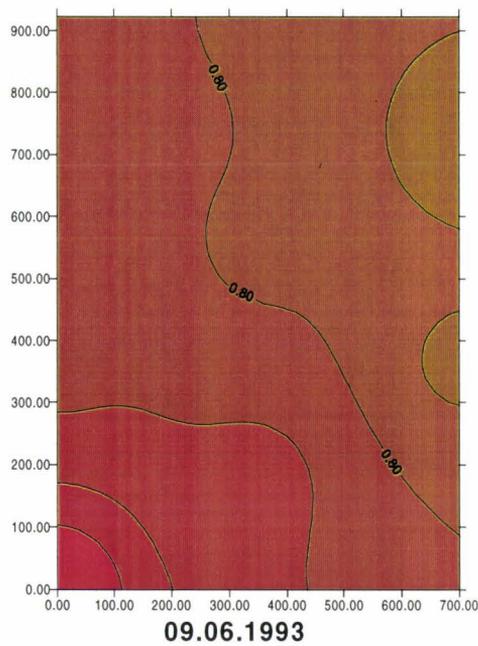
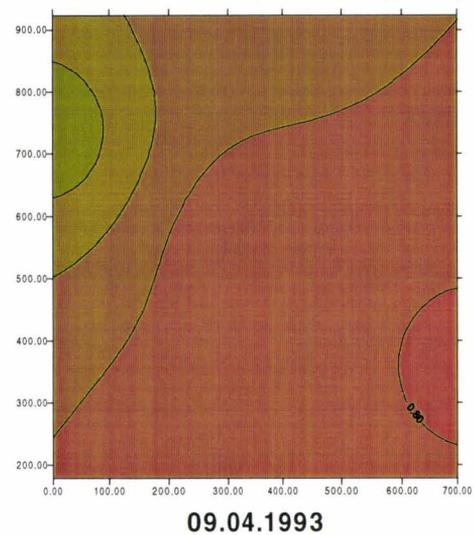
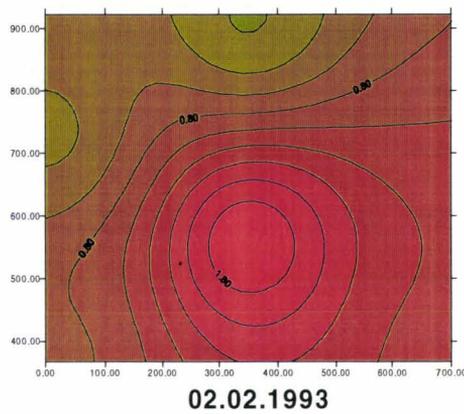
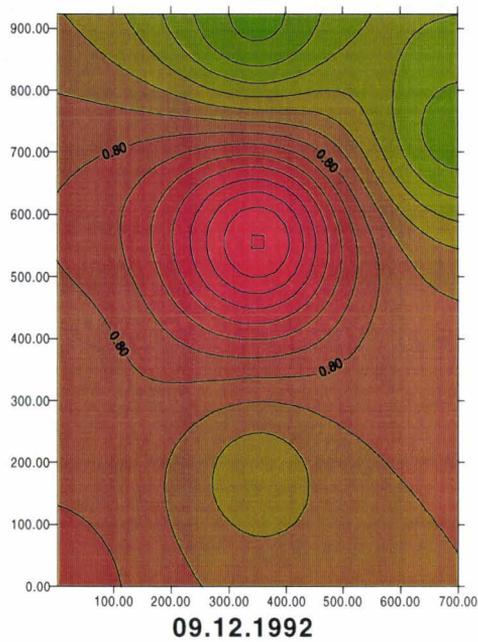


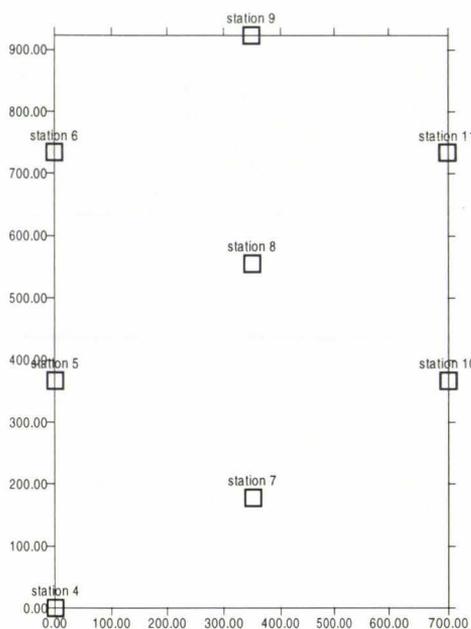
Figure 35 : Cartographie date par date du premier axe canonique issu du modèle final : ACC taxa méiobenthiques par variables environnementales. L'interpolation a été effectuée par la méthode de l'inverse du carré de la distance. Les isolignes ont un pas de 0,2. La carte du 11.03.1993 n'est pas présentée car seules deux stations présentent des densités non nulles.

La carte du 02.02.1993 est effectuée à partir de 5 stations (5, 6, 8, 9 et 10).

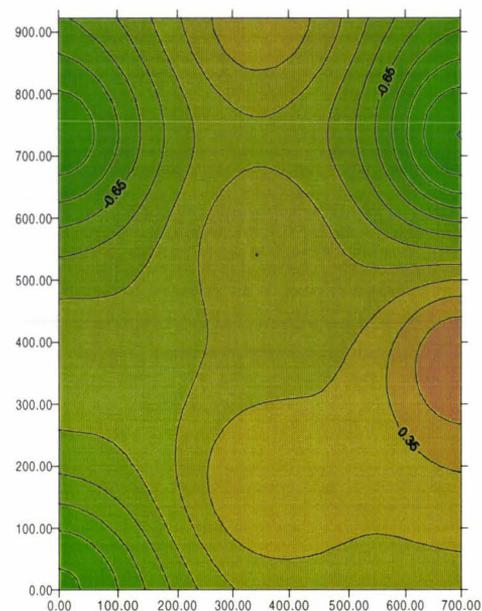
La carte du 09.04.1993 est effectuée à partir de 5 stations (6, 7, 8, 9 et 10).

abscisse : longitude (en mètres)

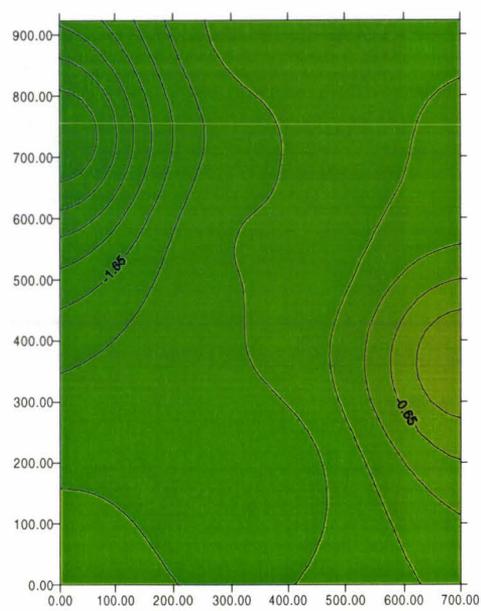
ordonnée : latitude (en mètres)



Localisation des stations



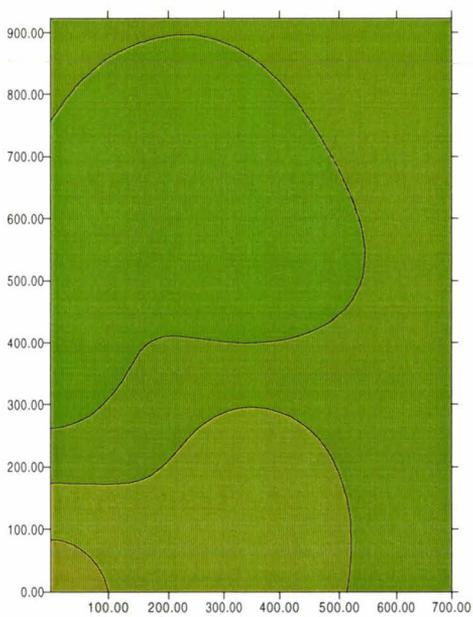
02.07.1991



11.09.1991



03.12.1991



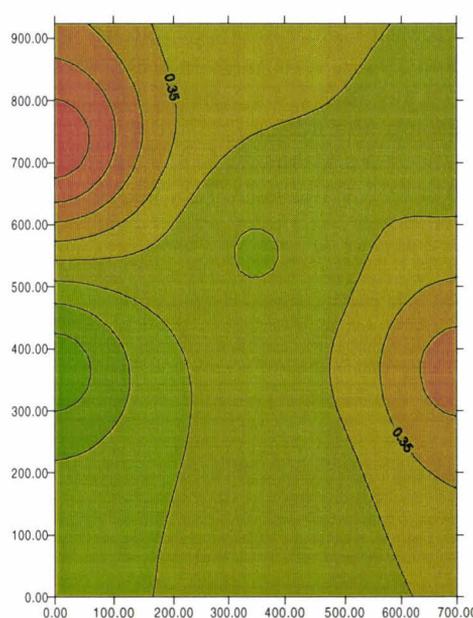
20.02.1992



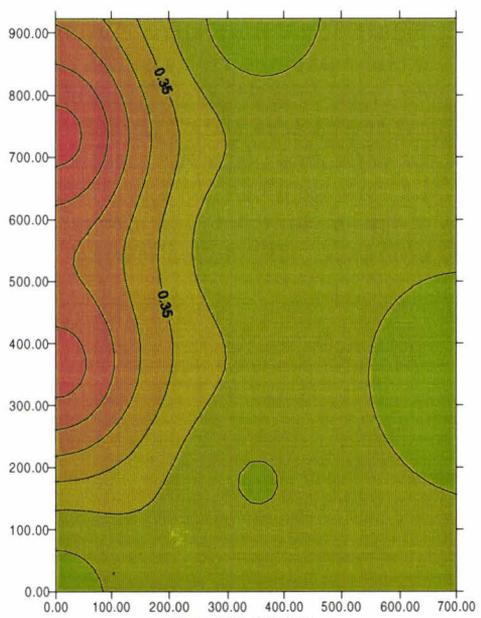
13.05.1992



04.06.1992



03.07.1992



01.10.1992

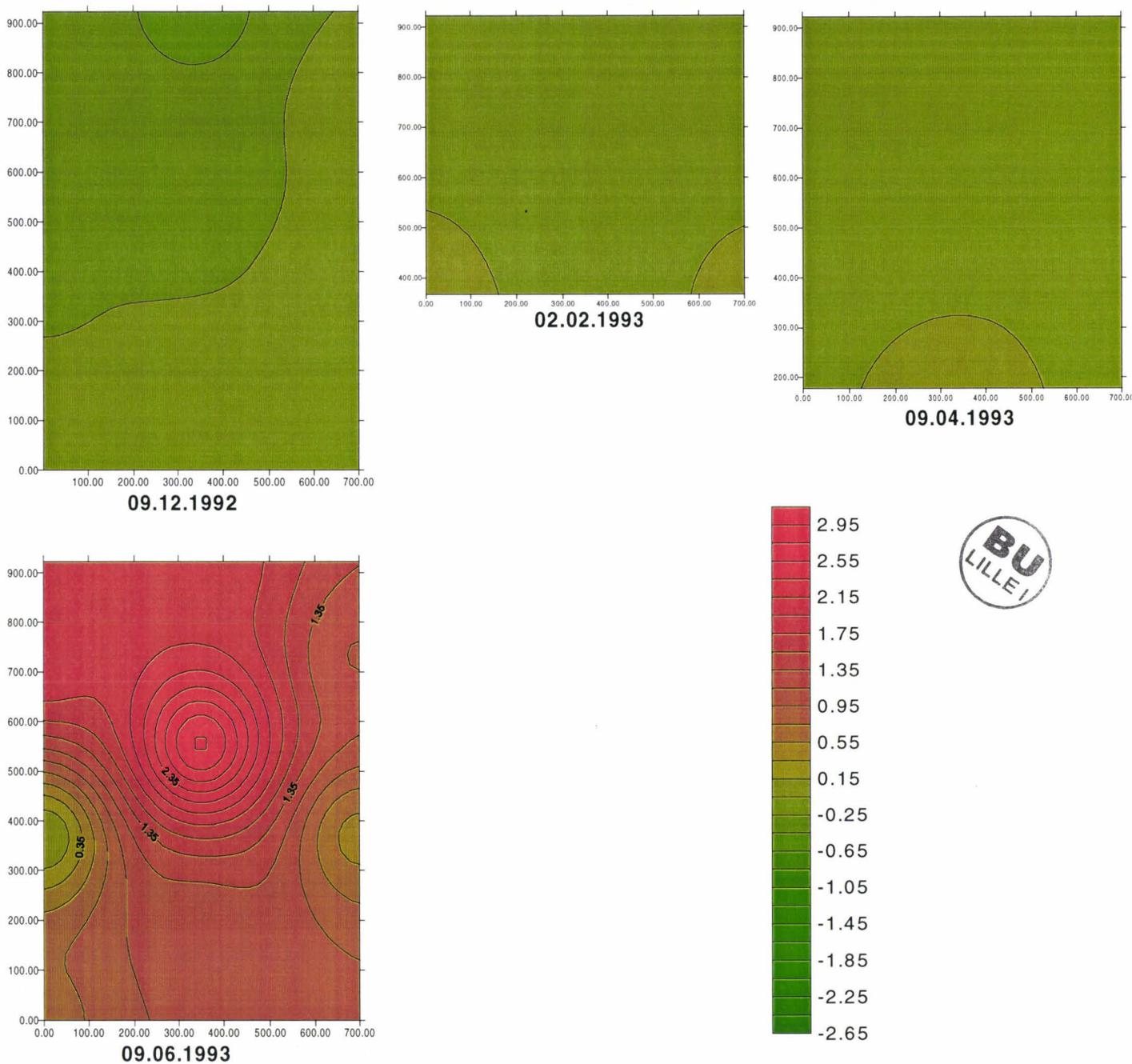


Figure 36 : Cartographie date par date du second axe canonique issu du modèle final : ACC taxa méiobenthiques par variables environnementales. L'interpolation a été effectuée par la méthode de l'inverse du carré de la distance. Les isolignes ont un pas de 0,2. La carte du 11.03.1993 n'est pas présentée car seules deux stations présentent des densités non nulles.

La carte du 02.02.1993 est effectuée à partir de 5 stations (5, 6, 8, 9 et 10).

La carte du 09.04.1993 est effectuée à partir de 5 stations (6, 7, 8, 9 et 10).

abscisse : longitude (en mètres)

ordonnée : latitude (en mètres)

type de facteur	variables sélectionnées	variance expliquée	p
matrice environnement	<i>Notomastus latericeus</i> (NO LA)	0,21	0,001
	<i>Spio martinensis</i> (SP MA)	0,17	0,001
	<i>Lanice conchilega</i> (LA CO)	0,12	0,001
	<i>Eunereis longissima</i> (EU LO)	0,11	0,004
	<i>Spiophanes bombyx</i> (SP BO)	0,10	0,031
	<i>Ensis directus</i> (EN DI)	0,09	0,025
	<i>Atylus svammerdami</i> (AT SW)	0,09	0,034
	<i>Pholoe minuta</i> (PH MI)	0,08	0,027
	Pélites (PEL)	0,07	0,050
matrice espace	xy	0,08	0,040
	x ² y	0,07	0,050
	x	0,05	0,050
matrice temps	juin	0,31	0,001
	juillet	0,14	0,001
	mai	0,13	0,001
	jours	0,11	0,001
	septembre	0,11	0,003
	octobre	0,09	0,002
matrice espace-temps	juin	0,31	0,001
	juillet	0,14	0,001
	mai	0,13	0,001
	septembre	0,11	0,003
	jours	0,11	0,001
	octobre	0,09	0,002
	x ² y	0,07	0,047

Tableau 9 : Variance expliquée par chaque facteur retenu par la procédure de "forward selection" dans chaque matrice environnement, espace, temps et espace-temps utilisée pour les ACC et ACC partielles basée sur la totalité des facteurs environnementaux (*approche globale*)

Il y a une dominance de l'influence des facteurs biotiques (dépositives de sous-surface, mixtes, dépositives de surface et carnivores) sur les facteurs abiotiques (gradient sablo-vaseux ; opposition des pélites et sablons aux sables fins, sables moyens et sables grossiers) dans l'explication de la variabilité du méiobenthos temporaire à cette échelle d'observation. La structuration dans le temps de ces facteurs biotiques est également importante pour expliquer les variations du méiobenthos temporaire.

Dans l'approche globale (modèle final retenu), la fraction de variance inexpliquée est importante : 67 %. La fraction « espace-temps » pure est également importante : 15.48 %. Des facteurs primordiaux pour l'explication de la structuration du méiobenthos temporaire à cette échelle d'observation n'ont donc pas été pris en compte (les hypothèses quant à ces facteurs sont présentées dans la partie discussion § II.4).

II.3.1.4.3. Prise en compte des espèces macrobenthiques comme variables biotiques

⇒ Approche globale

La procédure de sélection progressive des variables effectuée sur la matrice environnement a isolé neuf variables expliquant de manière significative ($p < 0,05$ après 999 permutations) la structure de la communauté méiobenthique temporaire (tableau 9-matrice environnement-) : une seule variable est de type abiotique : les pélites, elle est de plus sélectionnée en dernière position. Les huit autres sont toutes des espèces macrobenthiques (tableau 9). Parmi ces espèces figurent les trois plus abondantes dans le peuplement macrobenthique durant la période de l'étude à l'échelle d'observation considérée : *Lanice conchilega*, *Spiophanes bombyx* et *Ensis directus*. Une fait partie des 10 plus abondantes : *Notomastus latericeus* (5ème rang). Les 4 autres espèces apparaissent au niveau de leur abondance totale au 12ème rang (*Spio martinensis*), 18^{ème} rang (*Pholoe cf minuta*), 29ème rang (*Atylus swammerdami*) et 31ème rang (*Eunereis longissima*). Toutes ces espèces macrobenthiques sont présentes dans plus de 30 % des prélèvements. Les nématodes ne sont pas sélectionnés et ne présentent donc pas d'influence marquée sur les post-larves et juvéniles à cette échelle d'observation. Il en est de même de certaines espèces pourtant abondantes dans les prélèvements : *Abra alba*, *Tellina fabula*, *Nephtys hombergii* et *Mysella bidentata* pour les plus notables. Il ressort de cette sélection que ce sont encore les interactions biotiques qui

semblent dominer la part explicable de la structure du méiobenthos temporaire lorsque sont pris en considération les variables biotiques au rang spécifique.

Les deux premiers axes de l'ACC (valeurs propres respectives : 0,317 et 0,228) expliquent 12,84 % de l'inertie totale et 53,07 % de la variance des espèces contraintes par les variables de l'environnement. (axe 1 : 30,87 % et axe 2 : 22,20 %). Les facteurs environnementaux ont une influence globalement significative sur la structure du peuplement méiobenthique ($p \leq 0,001$; 999 permutations).

L'axe 1 (significatif ; $p \leq 0,001$; 999 permutations ; figure 37) est surtout négativement corrélé avec les abondances macrobenthiques de *Notomastus latericeus*, et secondairement de *Pholoe cf minuta*, *Ensis directus*, *Eunereis longissima* et le taux de pélites. Sont associés à ces espèces et à ce type granulométrique *Eumida* sp., *Gammaridea* ind., *Leucothoe* sp., *Pholoe cf minuta*, *Chaetozone setosa*, *Harmothoe* sp. et des *Spionidae* ind. (figure 38). Ce sont surtout les premières dates de prélèvements (02.07 et 11.09.1991) qui sont principalement associées à ces variables environnementales (figure 39). L'axe 2 est corrélé positivement aux densités macrobenthiques élevées de *Lanice conchilega* et *Spio martinensis* auxquelles sont associées les taxa méiobenthiques suivants : *Spiophanes bombyx*, *Nephtys* sp., *Magelona mirabilis* et *Phyllodoce* sp. ; Les *Gammaridea* ind. sont également présents dans les prélèvements "riches" en *Lanice conchilega*. Ce groupe est constitué en grande partie des stations du relevé du 06.1993. L'axe 2 est par contre corrélé négativement aux densités macrobenthiques élevées de *Spiophanes bombyx*, *Ensis directus*, *Eunereis longissima* et la présence importante de pélites dans le sédiment. Le méiobenthos proche de ce dernier groupe est constitué des taxa suivants : *Spio* sp., *Abra alba*, *Cumacés* ind., *Macoma balthica* et dans une moindre mesure les *Bivalves* ind.. Ce groupe rassemble quelques prélèvements du 09.1991 et du 07.1992, mais surtout des 12.1991 et 02.1992. Les autres dates de prélèvements se situent au centre de l'analyse sans variabilité très marquée, mais avec des densités macrobenthiques de *Notomastus latericeus*, *Spio martinensis* et *Lanice conchilega* plus faibles que la moyenne et des densités de *Spiophanes bombyx*, *Ensis directus*, *Eunereis longissima* et une teneur en pélites plus élevées que la moyenne.

Deux faits intéressants sont également à noter : les *Gammaridea* sp. sont liés à *Atylus swammerdami*, et les deux seules stations contenant des *Ensis* sp. en 07.1992 sont localisées dans des stations riches en *Lanice conchilega* (figures 37 et 38).

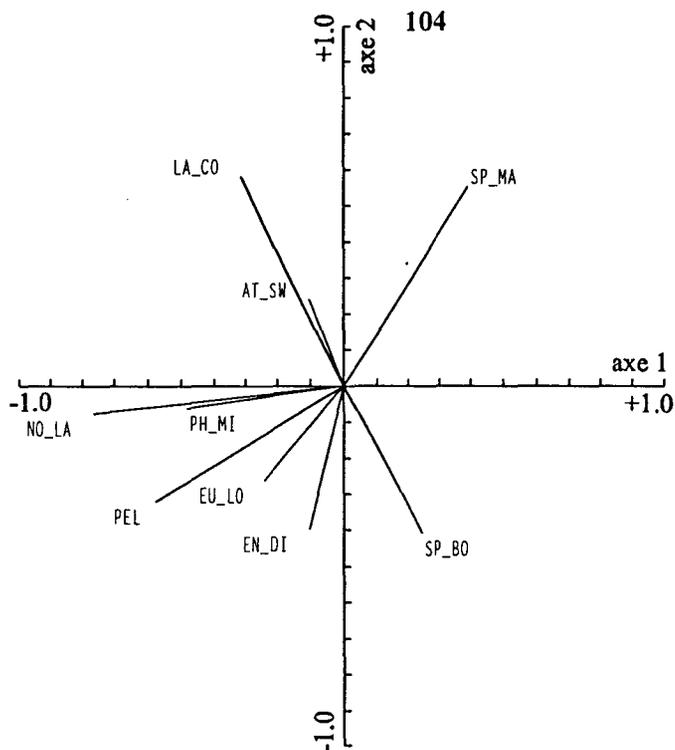


Figure 37 : Analyse Canonique des Correspondances - échelle 2 - [29 taxa meiobenthiques temporaires ; 86 objets et 9 variables environnementales] - Approche globale - projection des vecteurs environnementaux dans le plan 1-2.
 Valeurs propres : axe 1 : 0,317 et axe 2 : 0,228.
 (pour la signification des abréviations, voir le rabat de la dernière feuille du volume)

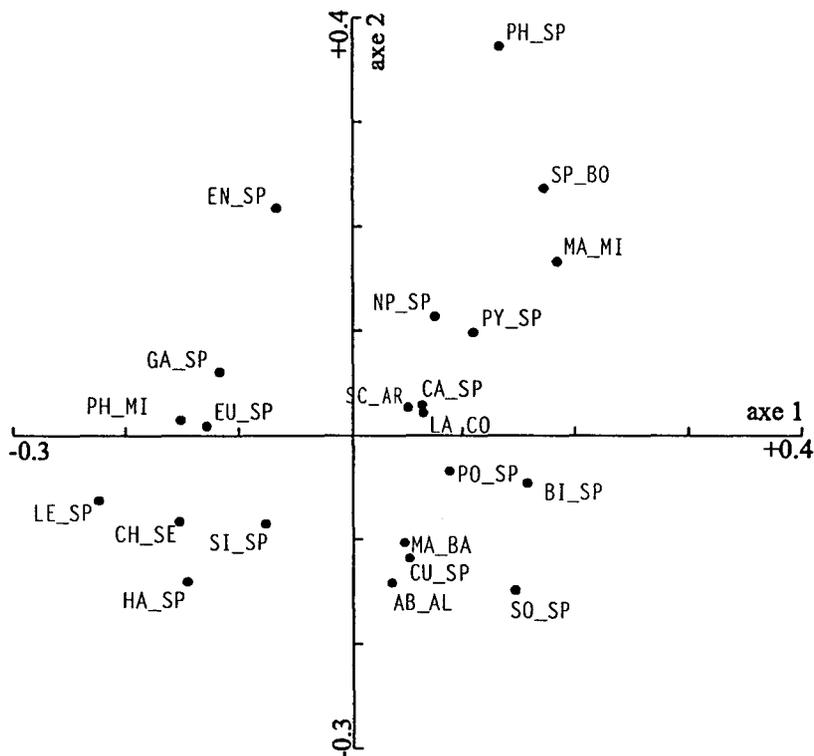


Figure 38 : Analyse Canonique des Correspondances - échelle 2 - [29 taxa meiobenthiques temporaires ; 86 objets et 7 variables environnementales] - Approche globale - projection des taxa meiobenthiques temporaires dans le plan 1-2.
 Valeurs propres : axe 1 : 0,317 et axe 2 : 0,228.
 (pour la signification des abréviations, voir le rabat de la dernière feuille du volume)

Les résultats de la procédure de sélection progressive des variables appliquée aux matrices espace, temps et espace-temps sont identiques aux résultats précédents où les groupes trophiques étaient pris en compte comme variables biotiques. (tableau 9).

Le tableau 10 et la figure 40 illustrent les résultats du partitionnement de la variance. Le fait de descendre au niveau spécifique pour le macrobenthos dans la matrice environnement diminue la part de variance inexpliquée. L'influence des facteurs biotiques (le macrobenthos) sur la structure et la dynamique du peuplement méiobenthique temporaire semble donc être *a priori* plus localisée à l'échelle des espèces qu'à l'échelle des groupes trophiques. La contribution totale de l'environnement est plus importante que pour les groupes trophiques ($a_1+b_1=a_2+b_2=a_3+b_3=24,61\%$) et elle est statistiquement significative ($p \leq 0,001$).

Lorsque l'espace est introduit dans l'analyse (tableau 10a et figure 40a), la fraction spatiale pure n'est pas significative ($c_1=1,58\%$; $p=0,356$). La comparaison des fractions (a_1) et (a_1+b_1) indique que l'influence des variables environnementales sur le méiobenthos temporaire reste la même indépendamment de la position des stations ($22,61/(22,61+1,58)=93,47\%$). Par rapport à la prise en considération des groupes trophiques, la part inexpliquée est ici plus faible : (d_1)= $72,63\%$. Cette fraction diminue encore ($d_2=62,17\%$) quand le temps est introduit dans le calcul à la place de l'espace (tableau 10b & figure 40b). Toutes les fractions sont dans ce dernier cas significatives ($p < 0,001$) et mettent en évidence l'importance de la structuration des variables environnementales dans le temps au niveau de leur impact sur le peuplement méiobenthique. La comparaison des fractions (a_2) et (a_2+b_2) illustre ce résultat : $16,77/(16,77+7,42)=69,32\%$. La fraction temporelle "pure" reste toujours élevée ($c_2 = 13,64\%$) mais n'est plus la fraction dominante contrairement aux analyses prenant en considération les groupes trophiques. C'est ici l'environnement qui domine les fractions "explicables".

Enfin, quand l'espace et le temps sont simultanément introduits en variables explicatives (tableau 10c et figure 40c), la fraction inexpliquée diminue encore pour atteindre $60,85\%$ (d_3), mais les résultats sont très peu différents de ceux obtenus avec le temps seul pour les mêmes raisons que celles invoquées au niveau des groupes trophiques, à savoir la sélection d'une seule variable spatiale dans la matrice spatio-temporelle par rapport à six variables temporelles.

⇒ Approche indépendante

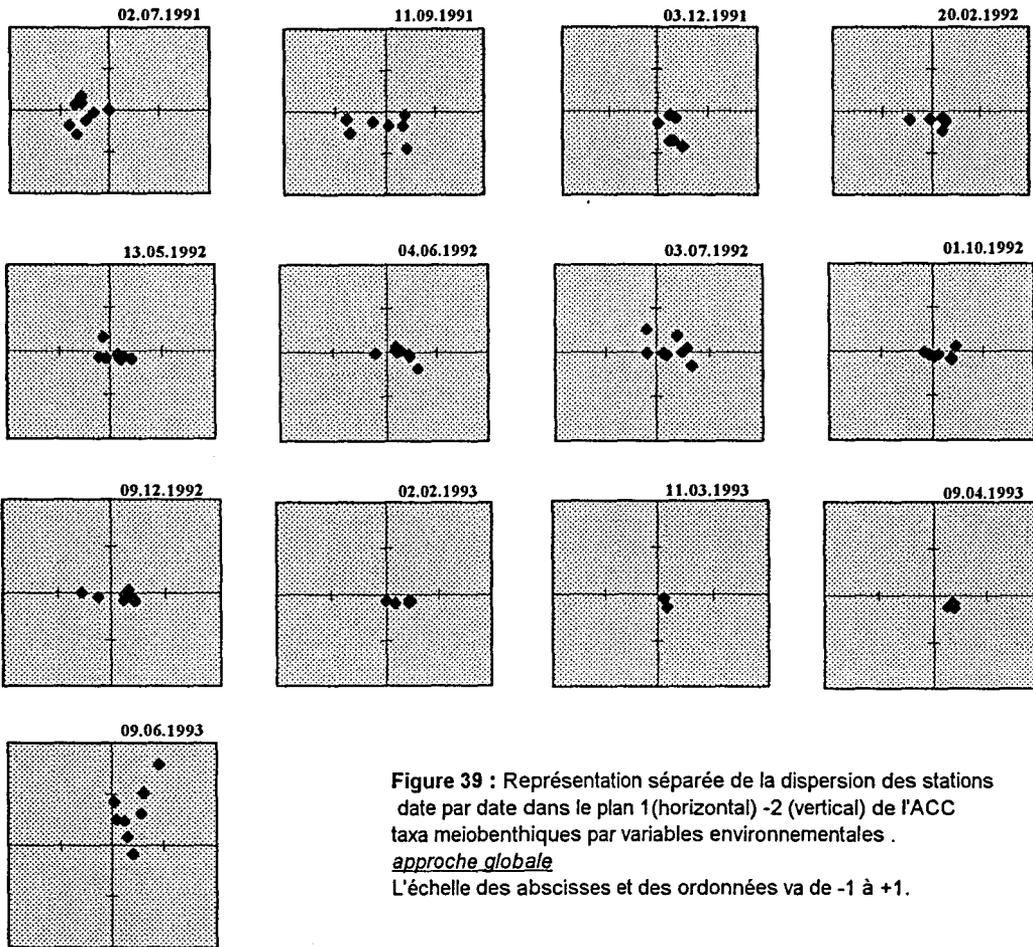


Figure 39 : Représentation séparée de la dispersion des stations date par date dans le plan 1(horizontal) -2 (vertical) de l'ACC taxa meiobenthiques par variables environnementales .
approche globale
 L'échelle des abscisses et des ordonnées va de -1 à +1.

-a-	ACC		ACC partielle		inertie totale
	espèces.envirt	espèces.espace	(espèces.envirt)/espace	(espèces.espace)/envirt	
somme des valeurs propres canoniques	1,027	0,202	0,960	0,135	4,245
"overall test"	***	*	***	NS (p=0,356)	

-b-	ACC		ACC partielle		inertie totale
	espèces.envirt	espèces.temps	(espèces.envirt)/temps	(espèces.temps)/envirt	
somme des valeurs propres canoniques	1,027	0,894	0,712	0,579	4,245
"overall test"	***	***	***	***	

-c-	ACC		ACC partielle		inertie totale
	espèces.envirt	espèces.espace-temps	(espèces.envirt)/espace-temps	(espèces.espace-temps)/envirt	
somme des valeurs propres canoniques	1,027	0,962	0,700	0,635	4,245
"overall test"	***	***	***	***	

* : p<0,05 ** : p<0,01 *** : p<0,001 NS : non significatif

tableau 10 : Somme des valeurs propres canoniques issues des ACC et ACC partielles et résultats des tests par permutations (999 permutations) effectués pour *l'approche globale*.

Analyses effectuées avec :

- a- les variables environnementales et l'espace comme variables explicatives
- b- les variables environnementales et le temps comme variables explicatives
- c- les variables environnementales et l'espace-temps comme variables explicatives

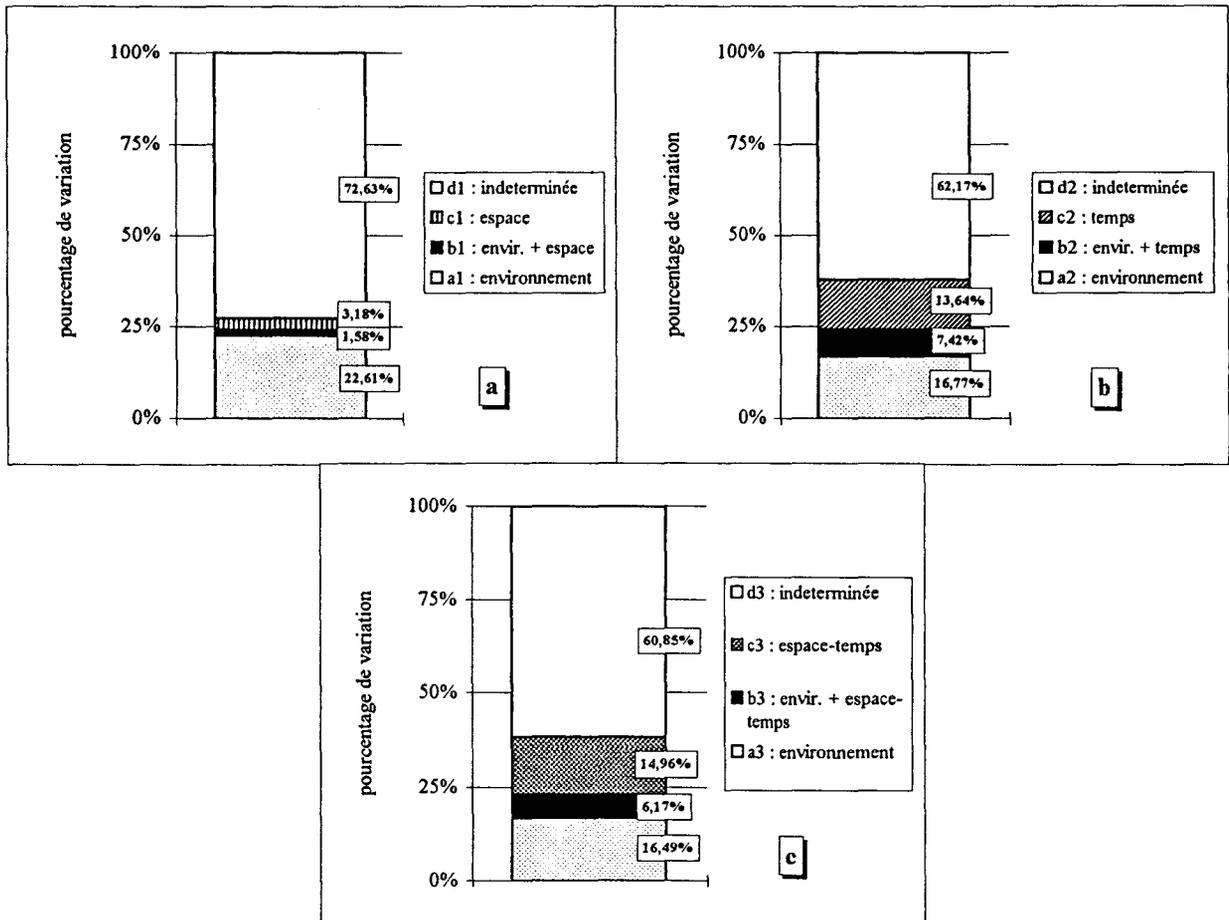


Figure 40 : Partitionnement de la variance de la matrice meiobenthos temporaire suivant *l'approche globale*
 a- analyse avec les variables environnementales et l'espace comme variables explicatives
 b- analyse avec les variables environnementales et le temps comme variables explicatives
 c- analyse avec les variables environnementales et l'espace-temps comme variables explicatives

Les résultats concernant la matrice abiotique sont identiques à l'approche indépendante prenant en compte les groupes trophiques (tableau 8). Ces résultats sont cependant repris dans les tableaux 11 et 13, et la figure 41.

La procédure de sélection progressive des variables appliquée à la matrice biotique a retenu sept variables : elles sont identiques au sept premières déjà sélectionnées dans la matrice environnement du modèle global précédent (tableau 11).

Par rapport aux mêmes analyses effectuées avec les groupes trophiques, la part expliquée par les facteurs biotiques est dans tous les cas plus importante (figures 34 et 41-colonne biotique-) : le gain est de 4,79 % à 5,70 % suivant les cas.

La contribution biotique est, comme dans le cas des groupes trophiques, systématiquement supérieure à la contribution abiotique (figure 41). La structuration dans l'espace de l'influence des espèces macrobenthiques sélectionnées est faible ($1,39/(19,32+1,39)=6,71$ %) et la fraction spatiale "pure" n'est pas significative ($p=0,273$) (tableau 12). Le temps joue ici une fois de plus un rôle très important (figure 41b et c) et la structuration des facteurs biotiques dans le temps est notable $7,09/(13,62+7,09)=34,23$ %. Le résultat des analyses avec la matrice "espace-temps" introduite comme variable explicative modifie peu ceux obtenus avec la matrice "temps" seule, ce qui illustre une nouvelle fois la prédominance du temps sur l'espace dans l'explication de la dynamique du peuplement méiobenthique.

Les résultats des plans factoriels de l'ACC sont identiques à l'approche globale, ce qui n'est pas surprenant dans la mesure où les pérites et *Pholoe cf minuta* jouent un rôle très faible dans l'approche globale (variances expliquées respectives : 0,07 et 0,08 avec des probabilités de 0,050 et 0,027). Ces facteurs sont par ailleurs associés dans cette approche globale à *Notomastus latericeus*, *Eunereis longissima* et *Ensis directus* qui ont des poids plus importants.

⇒ Approche différentielle

L'influence des facteurs biotiques (espèces macrobenthiques) est toujours significative, même lorsque l'effet des variables abiotiques est enlevé (covariable) : le test du premier axe canonique et le test global issus de cette ACC partielle sont significatifs à $p \leq 0,001$ (999 permutations). Par contre, l'influence des facteurs abiotiques n'est plus significative lorsque l'effet des variables biotiques est éliminé : test du premier axe canonique et test global issus de cette ACC partielle non significatifs après 999 permutations : $p=0,181$ et $0,242$ respectivement.

type de facteur	variables sélectionnées	variance expliquée	p
matrice biotique	<i>Notomastus latericeus</i> (NO LA)	0,21	0,001
	<i>Spio martinensis</i> (SP MA)	0,17	0,001
	<i>Lanice conchilega</i> (LA CO)	0,12	0,001
	<i>Eunereis longissima</i> (EU LO)	0,11	0,003
	<i>Spiophanes bombyx</i> (SP BO)	0,11	0,025
	<i>Ensis directus</i> (EN DI)	0,09	0,025
	<i>Atylus swammerdami</i> (AT SW)	0,09	0,034
matrice abiotique	PEL	0,16	0,001
	SAB	0,08	0,037
matrice espace	xy	0,08	0,040
	x ² y	0,07	0,050
	x	0,05	0,050
matrice temps	juin	0,31	0,001
	juillet	0,14	0,001
	mai	0,13	0,001
	jours	0,11	0,001
	septembre	0,11	0,003
	octobre	0,09	0,002
matrice espace-temps	juin	0,31	0,001
	juillet	0,14	0,001
	mai	0,13	0,001
	septembre	0,11	0,003
	jours	0,11	0,001
	octobre	0,09	0,002
	x ² y	0,07	0,047

Tableau 11 : Variance expliquée par chaque facteur retenu par la procédure de "forward selection" dans chaque matrice biotique, abiotique, espace, temps et espace-temps utilisée pour les ACC et ACC partielles dans *l'approche indépendante*.

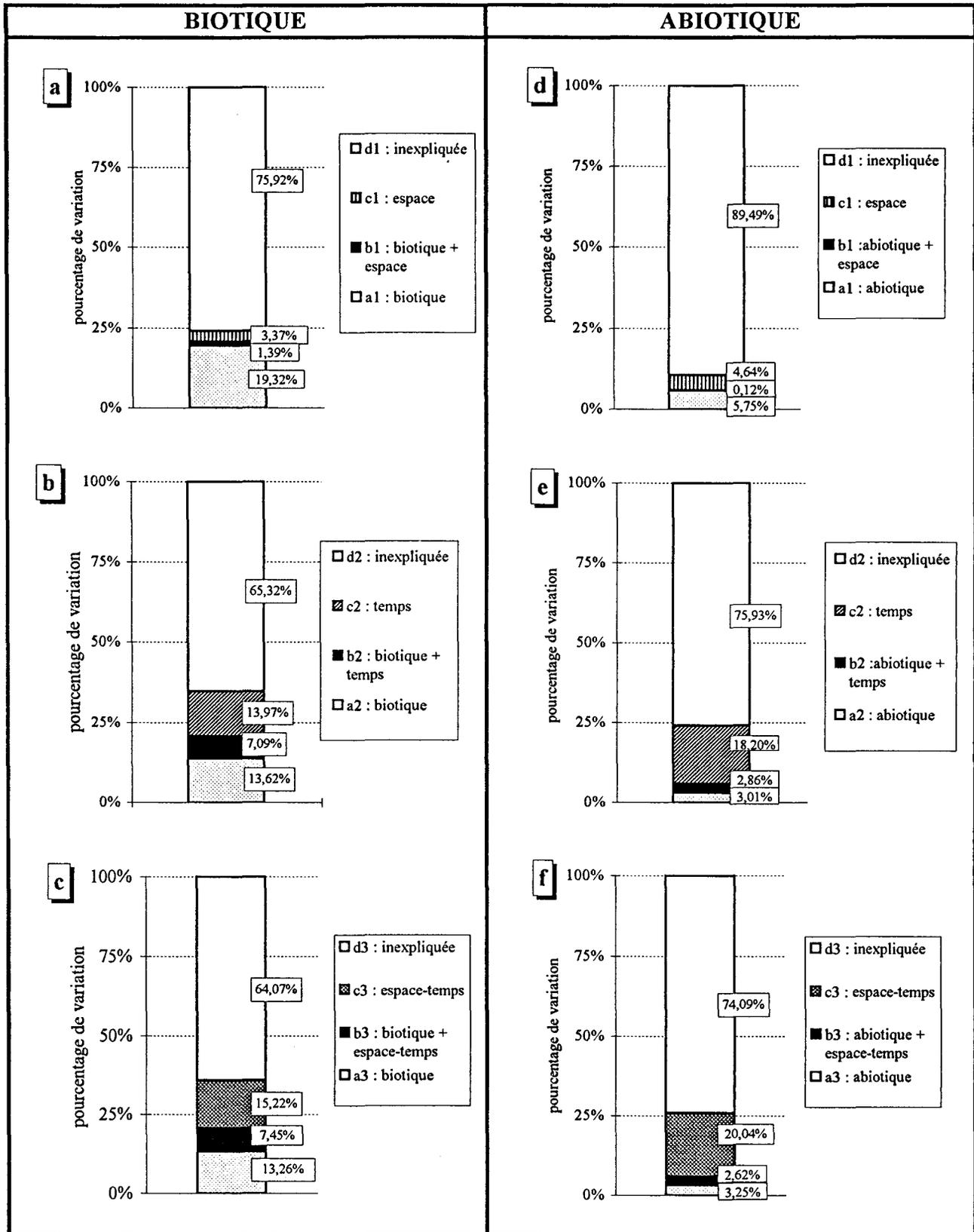


figure 41 : Partitionnement de la variance de la matrice meiobenthos temporaire suivant *l'approche indépendante* ;

colonne gauche : matrice biotique a- avec l'espace comme variable explicative

b- avec le temps comme variable explicative

c- avec l'espace-temps comme variable explicative

colonne droite : matrice abiotique d- avec l'espace comme variable explicative

e- avec le temps comme variable explicative

f- avec l'espace-temps comme variable explicative

-a-	ACC		ACC partielle		inertie totale
	espèces.biotique	espèces.espace	(espèces.biotiq)/espace	(espèces.espace)/biotiq	
somme des valeurs propres canoniques	0,879	0,202	0,820	0,143	4,245
"overall test"	***	*	***	NS (p=0,273)	

-b-	ACC		ACC partielle		inertie totale
	espèces.biotique	espèces.temps	(espèces.biotiq)/temps	(espèces.temps)/biotiq	
somme des valeurs propres canoniques	0,879	0,894	0,578	0,593	4,245
"overall test"	***	***	***	***	

-c-	ACC		ACC partielle		inertie totale
	espèces.biotique	espèces.espace-temps	(espèces.biotiq)/espace-temps	(espèces.espace-temps)/biotiq	
somme des valeurs propres canoniques	0,879	0,962	0,563	0,646	4,245
"overall test"	***	***	***	***	

* : p≤0,05 ** : p≤0,01 *** : p≤0,001 NS : non significatif

tableau 12: Somme des valeurs propres canoniques issues des ACC et ACC partielles et résultats des tests par permutations (999 permutations) effectués pour *l'approche indépendante*; analyses effectuées avec les variables biotiques et :

- a- l'espace comme variables explicatives ;
- b- le temps comme variables explicatives ;
- c- l'espace-temps comme variables explicatives.

-a-	ACC		ACC partielle		inertie totale
	espèces.abiotique	espèces.espace	(espèces.abiot)/espace	(espèces.espace)/abiot	
somme des valeurs propres canoniques	0,249	0,202	0,244	0,197	4,245
"overall test"	***	*	***	*	

-b-	ACC		ACC partielle		inertie totale
	espèces.abiotique	espèces.temps	(espèces.abiot)/temps	(espèces.temps)/abiot	
somme des valeurs propres canoniques	0,249	0,894	0,128	0,773	4,245
"overall test"	***	***	*	***	

-c-	ACC		ACC partielle		inertie totale
	espèces.abiotique	espèces.espace-temps	(espèces.abiot)/espace-temps	(espèces.espace-temps)/abiot	
somme des valeurs propres canoniques	0,249	0,962	0,138	0,851	4,245
"overall test"	***	***	*	***	

* : p≤0,05 ** : p≤0,01 *** : p≤0,001 NS : non significatif

tableau 13 : Somme des valeurs propres canoniques issues des ACC et ACC partielles et résultats des tests par permutations (999 permutations) effectués pour *l'approche indépendante*; analyses effectuées avec les variables abiotiques et :

- a- l'espace comme variables explicatives ;
- b- le temps comme variables explicatives ;
- c- l'espace-temps comme variables explicatives.

La domination de l'influence des facteurs biotiques, pris à l'échelle des espèces macrobenthiques, par rapport aux variables abiotiques sur la structure du peuplement méiobenthique temporaire est mise en évidence par ces résultats à l'échelle d'observation d'environ 1km².

⇒ Approche additive

Dans cette approche, la matrice des variables de l'environnement correspond au cumul des variables biotiques et abiotiques sélectionnées lors de l'approche indépendante, à savoir : sablons, pélites, *Notomastus latericeus*, *Spio martinensis*, *Spiophanes bombyx*, *Eunereis longissima*, *Lanice conchilega*, *Ensis directus* et *Atylus swammerdami*.

Les résultats de l'ACC de la matrice méiobenthos temporaire contrainte par les facteurs environnementaux sont très peu différents de ceux obtenus lors de l'approche globale. La seule différence provient de la présence ici des sablons qui n'ont qu'une influence très faible sur la variabilité du peuplement méiobenthique et qui apparaissent simplement fortement corrélés à *Notomastus latericeus* sans modifier notablement la position des taxa et des stations. Ce facteur "prend" en fait la place de *Pholoe cf minuta* dans l'approche globale mais la part de variation expliquée par l'environnement est dans cette approche additive légèrement plus faible que dans l'approche globale. Les conclusions quant aux autres résultats introduisant l'espace, le temps et l'espace-temps sont similaires à celles de l'approche globale (tableau 14 & figure 42) mais la fraction inexpliquée est, dans cette approche additive, plus élevée.

Les facteurs sablons et *Pholoe cf minuta* ont donc à la vue de la totalité des résultats une influence significative mais très faible sur la structure du peuplement méiobenthique temporaire.

Le modèle final retenu est donc celui de l'approche globale.

La cartographie date par date des deux premiers axes canoniques de la fraction environnementale totale ($a_1+a_2=b_1+b_2=c_1+c_2=24,19\%$) permet de résumer « visuellement » les informations des analyses effectuées et met en évidence la domination relative de l'évolution temporelle sur la variabilité spatiale (axe 1 : figure 43 et axe 2 : figure 44). Les cartes obtenues sont très proches de celles obtenues avec les groupes trophiques pris en compte comme facteurs biotiques (cf figures 35 et 36). 60,85 % de la variabilité reste cependant toujours inexpliquée, et la part de la fraction "espace-temps" est toujours importante : 14,96 %.

-a-	ACC		ACC partielle		inertie totale
	espèces.envirt	espèces.espace	(espèces.envirt)/espace	(espèces.espace)/envirt	
somme des valeurs propres canoniques	0,979	0,202	0,918	0,142	4,245
"overall test"	***	*	***	NS (p=0,280)	

-b-	ACC		ACC partielle		inertie totale
	espèces.envirt	espèces.temps	(espèces.envirt)/temps	(espèces.temps)/envirt	
somme des valeurs propres canoniques	0,979	0,894	0,658	0,573	4,245
"overall test"	***	***	***	***	

-c-	ACC		ACC partielle		inertie totale
	espèces.envirt	espèces.espace-temps	(espèces.envirt)/espace-temps	(espèces.espace-temps)/envirt	
somme des valeurs propres canoniques	0,979	0,962	0,644	0,628	4,245
"overall test"	***	***	***	***	

* : $p \leq 0,05$ ** : $p \leq 0,01$ *** : $p \leq 0,001$ NS : non significatif

tableau 14 : Somme des valeurs propres canoniques issues des ACC et ACC partielles et résultats des tests par permutations (999 permutations) effectués pour *l'approche additive*.

Analyses effectuées avec :

-a- les variables environnementales et l'espace comme variables explicatives ; -b- les variables environnementales et le temps comme variables explicatives ; -c- les variables environnementales et l'espace-temps comme variables explicatives

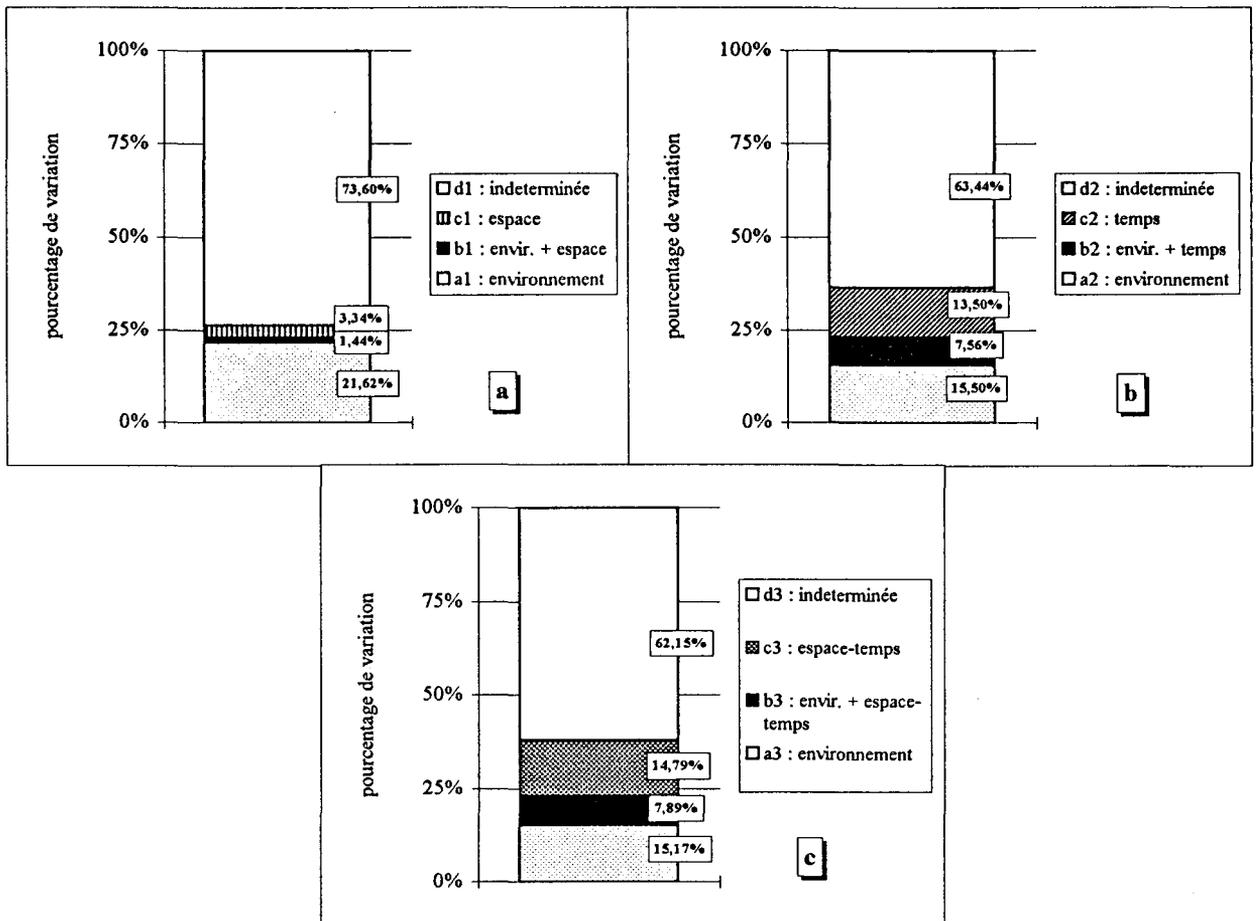
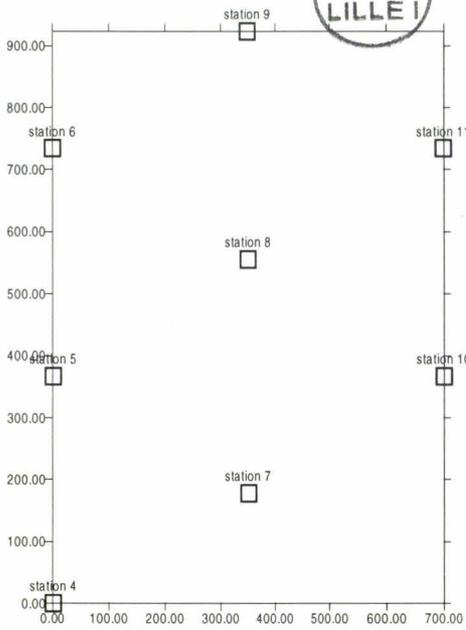
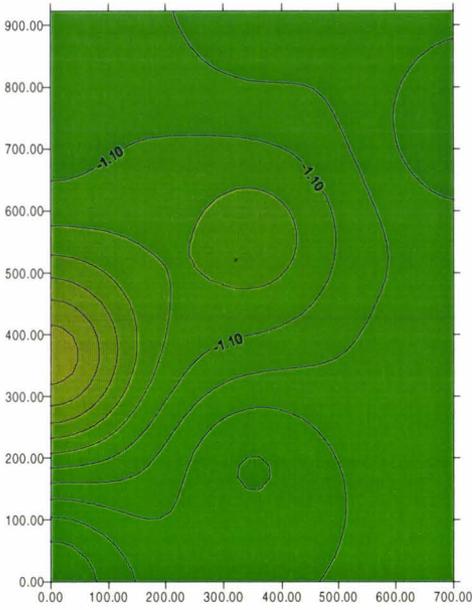


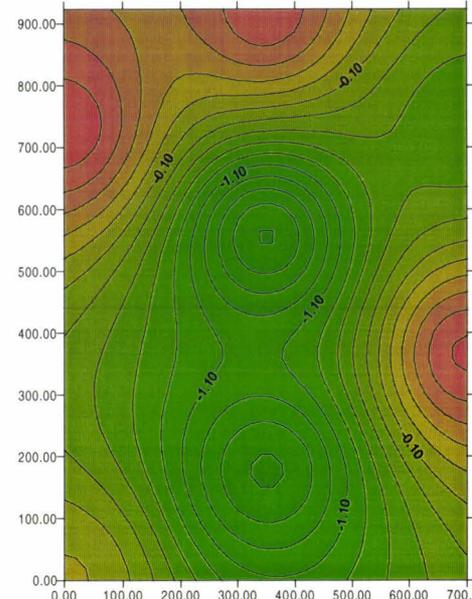
Figure 42 : Partitionnement de la variance de la matrice meiobenthos temporaire suivant *l'approche additive*
 a- analyse avec les variables environnementales et l'espace comme variables explicatives
 b- analyse avec les variables environnementales et le temps comme variables explicatives
 c- analyse avec les variables environnementales et l'espace-temps comme variables explicatives



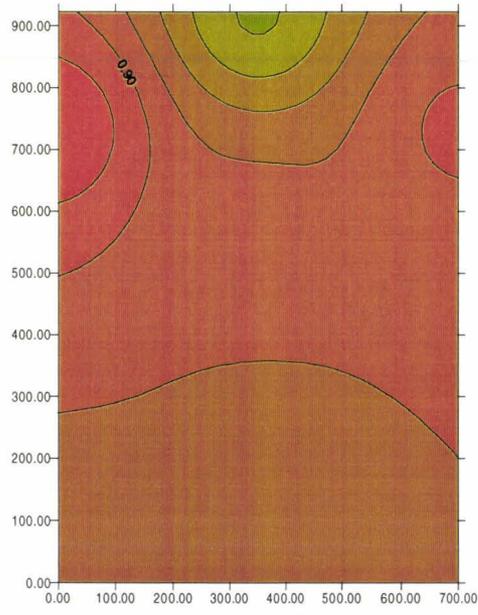
Localisation des stations



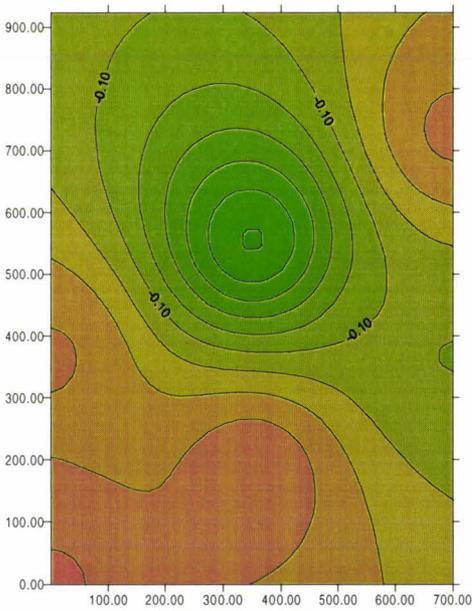
02.07.1991



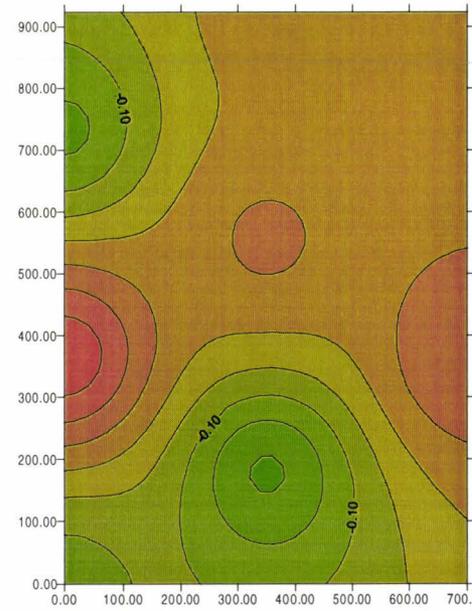
11.09.1991



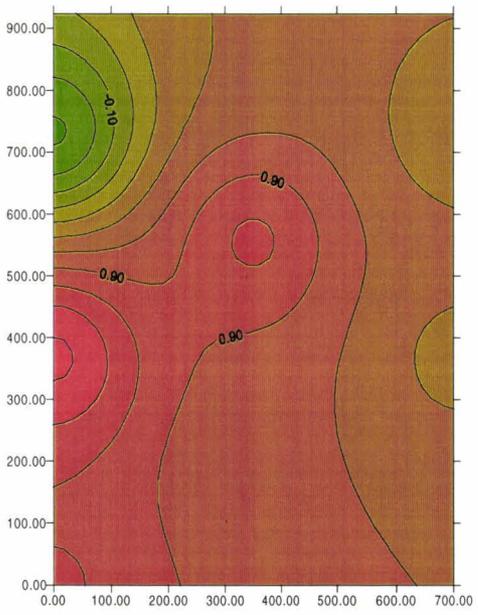
03.12.1991



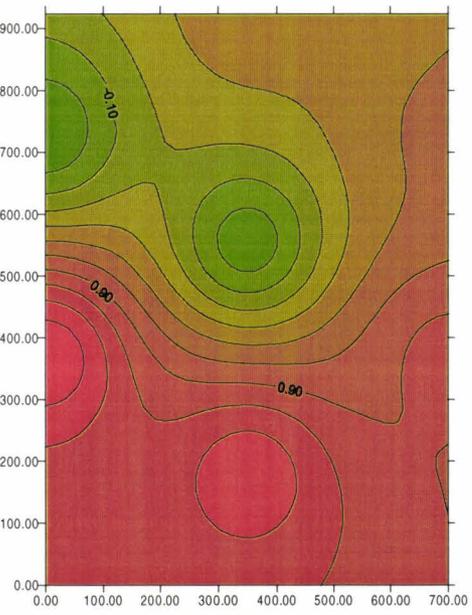
20.02.1992



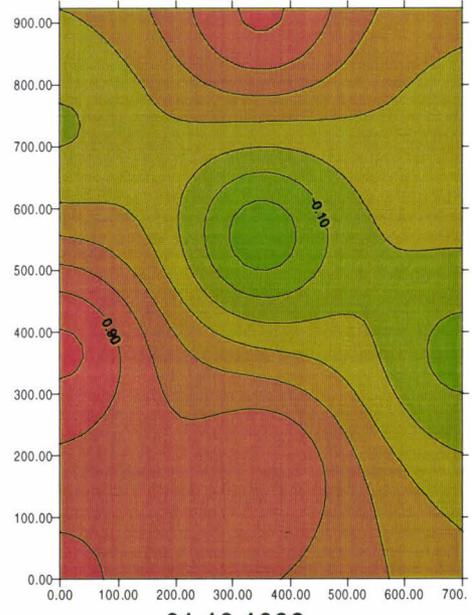
13.05.1992



04.06.1992



03.07.1992



01.10.1992

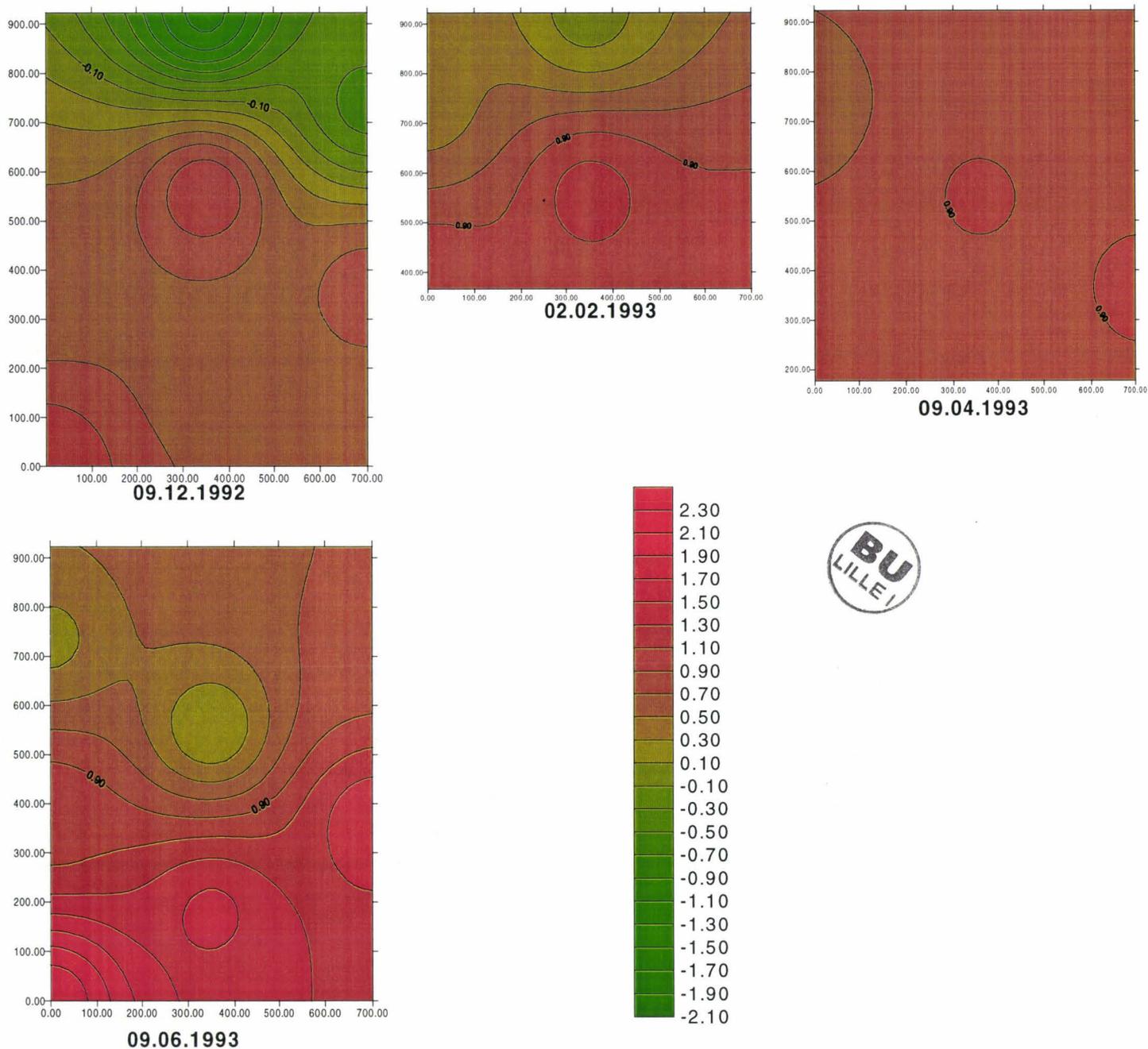
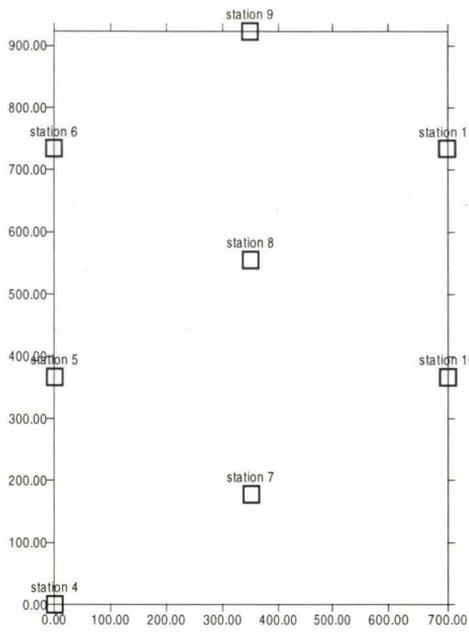
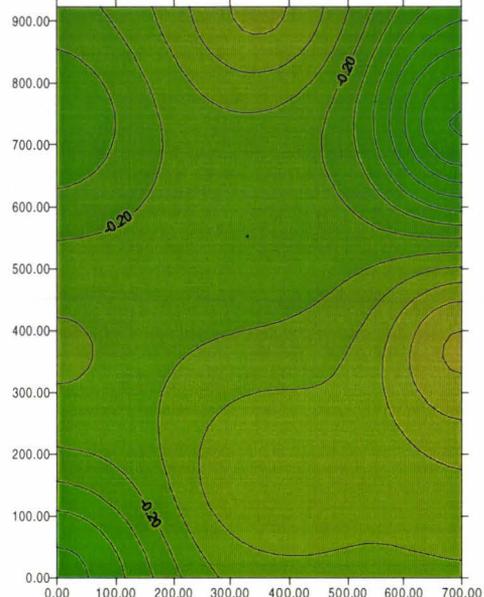


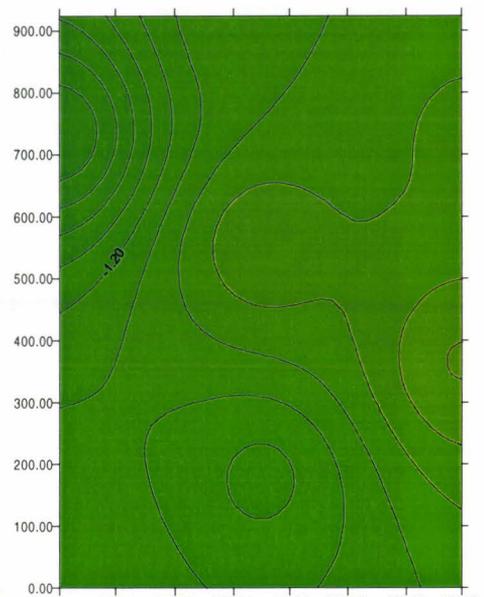
Figure 43 : Cartographie date par date du premier axe canonique issu du modèle final : ACC taxa méiobenthiques par variables environnementales (espèces macrobenthiques). L'interpolation a été effectuée par la méthode de l'inverse du carré de la distance. Les isolignes ont un pas de 0,2. La carte du 11.03.1993 n'est pas présentée car seules deux stations présentent des densités non nulles. La carte du 02.02.1993 est effectuée à partir de 5 stations (5, 6, 8, 9 et 10). La carte du 09.04.1993 est effectuée à partir de 5 stations (6, 7, 8, 9 et 10).
 abscisse : longitude (en mètres)
 ordonnée : latitude (en mètres)



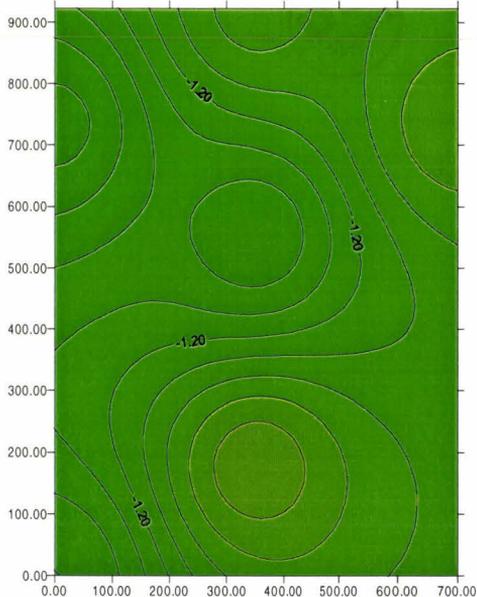
Localisation des stations



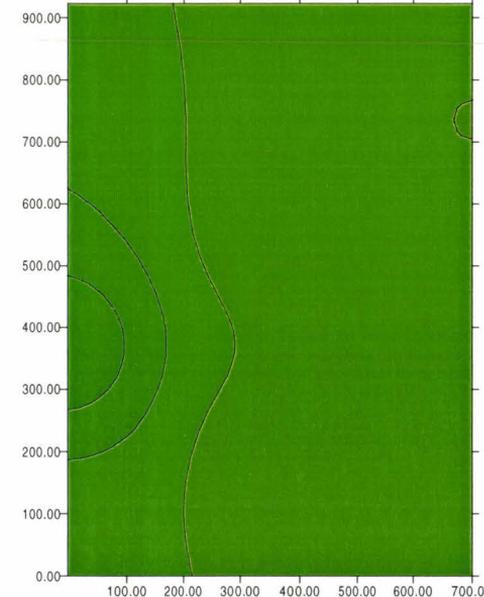
02.07.1991



11.09.1991



03.12.1991



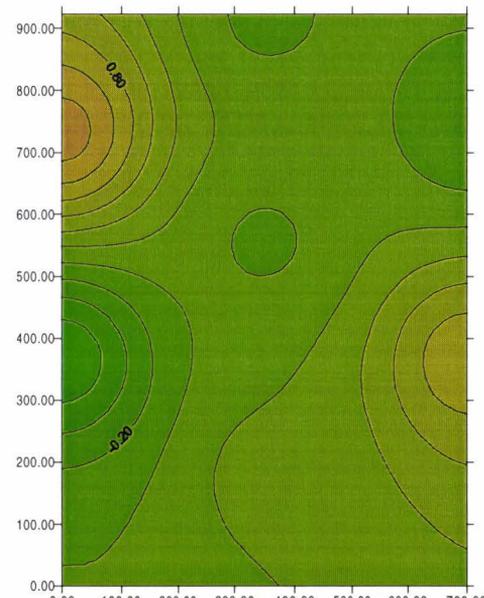
20.02.1992



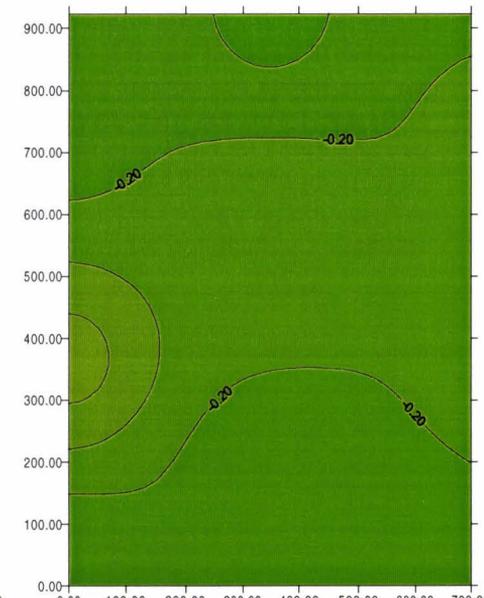
13.05.1992



04.06.1992



03.07.1992



01.10.1992

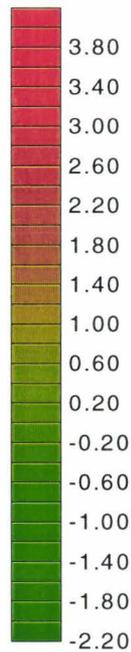
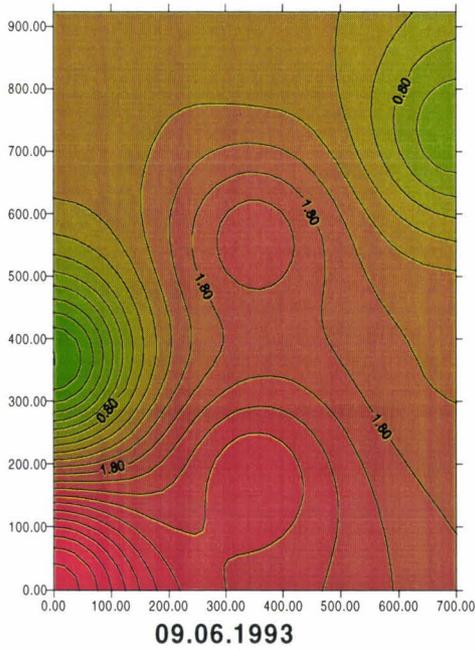
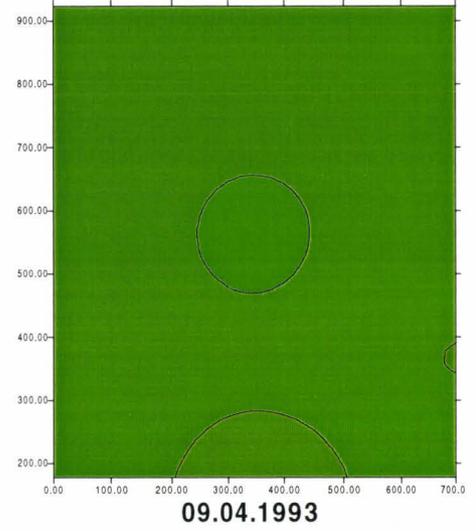
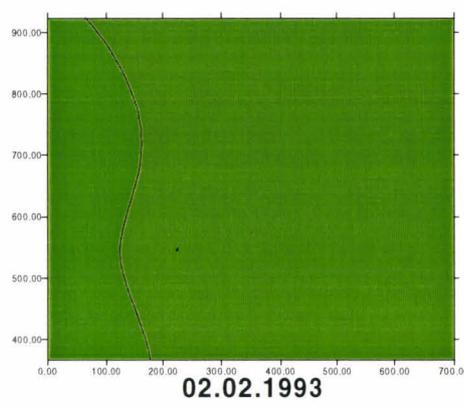
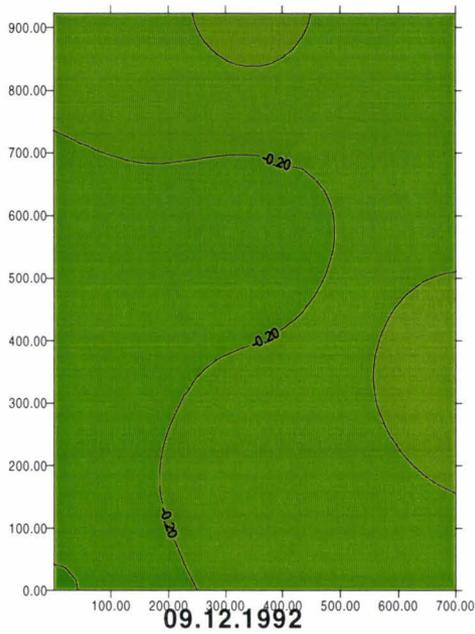


Figure 44 : Cartographie date par date du second axe canonique issu du modèle final : ACC taxa méiobenthiques par variables environnementales. L'interpolation a été effectuée par la méthode de l'inverse du carré de la distance. Les isolignes ont un pas de 0,2. La carte du 11.03.1993 n'est pas présentée car seules deux stations présentent des densités non nulles.

La carte du 02.02.1993 est effectuée à partir de 5 stations (5, 6, 8, 9 et 10).

La carte du 09.04.1993 est effectuée à partir de 5 stations (6, 7, 8, 9 et 10).

abscisse : longitude (en mètres)

ordonnée : latitude (en mètres)

II.3.1.4.4. Conclusions des résultats (échelle 2, analyses systémiques prenant en compte les espèces macrobenthos comme variables biotiques).

Il y a une prédominance des facteurs biotiques (macrobenthos au rang spécifique) sur les facteurs abiotiques (seuls les pélites sont retenus comme significativement structurants) pour expliquer la variabilité du méiobenthos temporaire à l'échelle d'observation de 1 km². Les espèces macrobenthiques retenues ne sont pas systématiquement les plus abondantes : Notomastus latericeus, Spio martinensis, Lanice conchilega, Eunereis longissima, Spiophanes bombyx, Ensis directus et Atylus swammerdami. Les régimes alimentaires prédominants dans cette sélection sont les dépositores de sub-surface, les dépositores de surface et les mixtes. Une seule espèce est suspensivore : le couteau Ensis directus

De manière identique à l'approche prenant en considération les groupes trophiques du macrobenthos, les variables « temps » permettent d'expliquer plus de variabilité du méiobenthos temporaire que les variables « espace » à cette échelle d'observation de 1 km². Mai, juin et juillet ont la plus grande importance, donc la période principale de recrutement méiobenthique. De plus, la structuration dans le temps des facteurs biotiques est notable pour expliquer l'évolution des taxa méiobenthiques.

Par rapport à la prise en compte des groupes trophiques du macrobenthos dans la matrice biotique (§ II.3.1.3.2.), le fait de descendre au niveau taxonomique spécifique a permis de diminuer la part de variabilité inexpliquée qui est ici de 60,85 % dans le modèle final (approche globale). La fraction « espace-temps » pur est importante : 14,96 %. Il y a donc toujours des facteurs du milieu et/ou comportementaux capitaux pour l'explication de la structuration du méiobenthos temporaire à cette échelle d'observation qui n'ont donc pas été pris en compte (les hypothèses quant à ces facteurs sont présentées dans la partie discussion § II.4). Le choix des variables explicatives sélectionnées dans la stratégie de départ peut également être peu judicieux ou à un niveau de précision en inadéquation avec les phénomènes écologiques étudiés. Cependant, cette diminution de la part inexpliquée permet d'émettre l'hypothèse d'une interaction entre la méiofaune temporaire et le macrobenthos plus au niveau spécifique (le régime alimentaire de ces espèces macrobenthiques entrant alors en ligne de compte) qu'au niveau seul des groupes trophiques de la totalité des espèces macrobenthiques.

II.3.2. Echelle 3 (40km²)

II.3.2.1. Analyses exploratoires

Sur les trois campagnes de prélèvements (02.02.1992, 03.07.1992 et 09.06.1993) représentant 48 objets (16 stations x 3 relevés), 17 présentent une densité en méiobenthos temporaire nulle. Ces derniers sont répartis de la manière suivante : 02.02.1992 : 7, 03.07.1992 : 6 et 09.06.1993 : 4 (figure 45). Contrairement à l'échelle 2, les densités nulles sont détectées quelque soit la période de l'année et pas uniquement en hiver. Aucune structure spatiale liée à cette absence de méiobenthos n'a pu être mise en évidence. Parmi les facteurs biotiques et abiotiques du milieu, seul le taux de pélites dans le sédiment est significativement plus faible dans ces stations sans méiobenthos (test U de Mann-Whitney, $p < 0,05$).

Au niveau des 31 stations dans lesquelles le méiobenthos temporaire a pu être observé, le peuplement est dominé par neuf taxa. Cette domination apparaît au niveau des densités (% domination) et au niveau de la fréquence dans les prélèvements (% présence) : ces neuf taxa regroupent 79,40 % des 316 individus prélevés :

taxa	% domination	rang	% présence	rang
<i>Eumida</i> sp. (EU SP)	21,5	1	12,9	7
<i>Lanice conchilega</i> (LA CO)	17,4	2	12,9	7
<i>Abra alba</i> (AB AL)	8,2	3	29	3
<i>Spio</i> sp. (SO SP)	7,6	4	32,3	2
<i>Magelona mirabilis</i> (MA MI)	7,0	5	19,4	5
Bivalves ind. (BI SP)	6,3	6	38,7	1
<i>Capitella</i> sp. (CA SP)	4,7	7	29	3
<i>Nephtys</i> sp. (NP SP)	3,5	8	16,1	6
<i>Spiophanes bombyx</i> (SP BO)	3,2	9	12,9	7

Les densités globales de méiobenthos temporaire sont les plus faibles en 02.1992 avec une moyenne de 2,67 ind./20cm². Cette densité passe par une moyenne maximale de 21 ind./cm² en 07.1992 pour atteindre 6,83 ind./cm² en 06.1993.

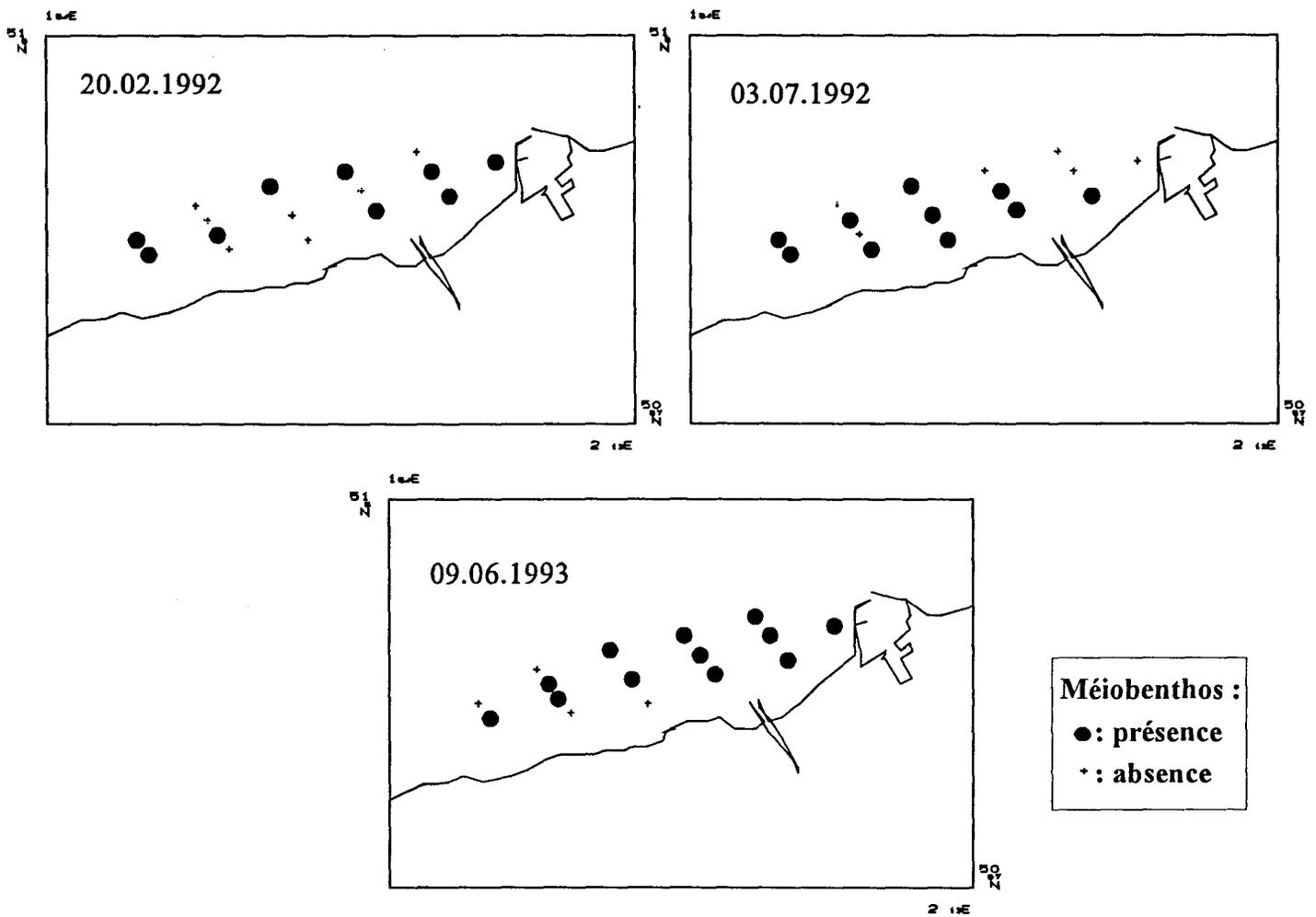


Figure 45 : Localisation de la présence et de l'absence de méiobenthos temporaire dans les prélèvements à l'échelle 3 (40 km²) aux 3 dates d'échantillonnage.

II.3.2.1.1. A.F.C.

Les quatre premiers axes expliquent 50,9 % de la variance sans réelle discontinuité dans la distribution des valeurs propres : l'axe 1 explique 14,4 %, l'axe 2 13,2 %, l'axe 3 11,8 % et l'axe 4 11,5 %.

Le plan 1-2 (figure 46 et 47) isole une partie des stations du 09.06.1993 caractérisées par la présence principalement de *Magelona mirabilis*, et également à un degré moindre de *Scoloplos armiger*, *Bivalves* ind., *Capitellidae* ind. et *Spiophanes bombyx*. L'axe 2 isole les stations L et N le 20.02.1992 et H et I le 03.07.1992 se singularisant par la présence de *Chaetozone setosa*. Bien que ce résultat soit moins net, il est possible de distinguer une partie des stations du 03.07.1992 associées à *Eumida* sp. (probablement *E. sanguinea*), *Lanice conchilega*, *Abra alba* et des *Bivalves* ind. (peut être *Abra alba*). A noter que les *Gammaridea* ind. sont présents uniquement à cette date en quelques stations (C2, G2 et K2).

Les axes 3 et 4 isolent des stations particulières de par leur composition taxonomique originale : l'axe 3 isole par exemple les stations J & M le 20.02.1992 et A le 03.07.1992 qui sont les seules à posséder des exemplaires de *Macoma balthica*.

Le plan 1-2 et les résultats sur les différents axes mettent en évidence une variabilité spatiale *a priori* aussi importante que les variations temporelles.

Bien que ce résultat ne soit pas valide pour l'ensemble de l'aire échantillonnée à chaque date, il est quand même possible de résumer les principaux traits de l'évolution du peuplement méiobenthique temporaire telle qu'elle ressort de l'A.F.C. (tableau 15)

II.3.2.1.2. Classification

La figure 48 représente le dendrogramme issu du groupement selon l'association moyenne (UPGMA). Cette méthode de groupement présente le coefficient de corrélation cophénétique le plus élevé : C.I. = 0,7848.

Une coupure au seuil de 0,85 semble être la plus informative : six groupes sont isolés plus un singleton. Le groupe 1 et le singleton correspondent presque exclusivement au 20.02.1992. Le groupe 2 (stations L1, H2 et I2) renferme les stations caractérisés par *Chaetozone setosa*. Le groupe 3 renferme majoritairement les échantillons du 09.06.1993 avec *Magelona mirabilis*. Le groupe 4 correspond aux deux stations les plus riches en densités méiobenthique du 03.07.1992 à savoir les stations G (111 ind./20 cm²) et K (58 ind./ 20 cm²). Ces stations sont dominées par *Eumida sanguinea* (respectivement 53 et 13 ind./ 20 cm²), *Lanice conchilega* (29 et 24 ind./20 cm²) et *Abra alba* (13 et 5 ind./20 cm²). le groupe 5

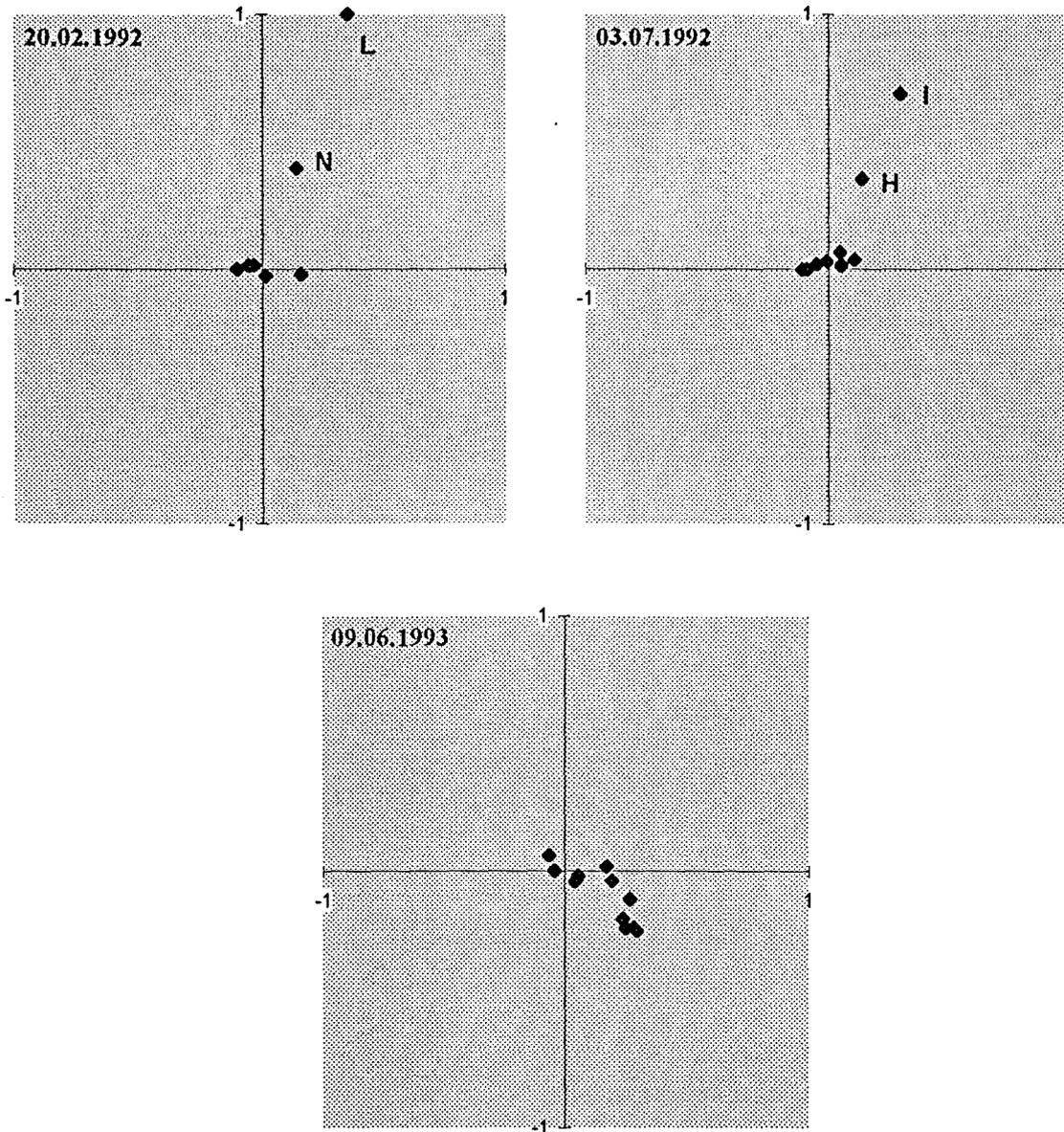


Figure 46 : Plan 1 (horizontal) - 2 (vertical) de l'AFC réalisée sur la matrice [22 taxa meiobenthiques temporaires - 30 objets]- échelle 3 - représentation séparée de la projection des stations date par date. L'axe 1 explique 14,4% de la variance, l'axe 2, 13,2%

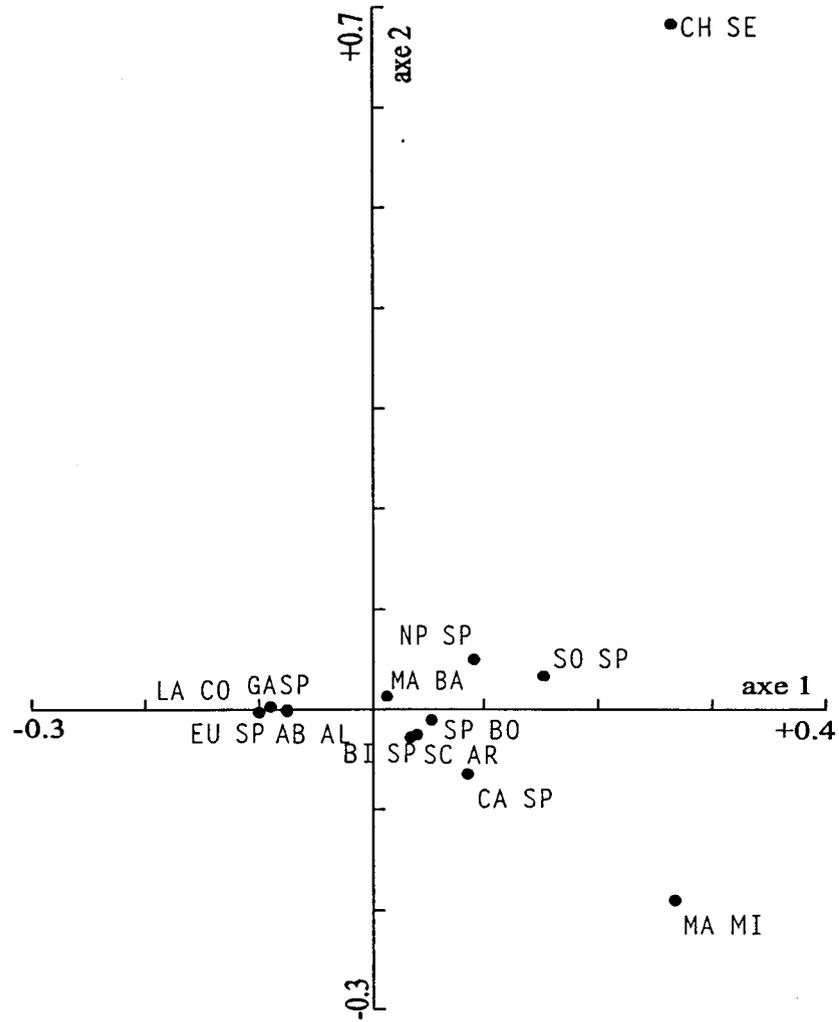


Figure 47 : Plan 1-2 de l'AFC réalisée sur la matrice [22 taxa meiobenthiques temporaire - 30 objets] - échelle 3 - projection des taxa.
 L'axe 1 explique 14,4% de la variance et l'axe 2, 13,2%
 (pour la signification des abréviations, voir le rabat de la dernière feuille du volume)

méiobenthos temporaire		
dates	taxa structurants	taxa "secondaires"
20.02.1992	<i>Abra alba</i> <i>Macoma balthica</i>	<i>Chaetozone setosa</i> <i>Scoloplos armiger</i>
03.07.1992	<i>Eumida</i> sp. <i>Lanice conchilega</i> <i>Abra alba</i> <i>Bivalves</i> ind. (<i>Abra alba</i> ?)	<i>Gammaridea</i> ind.
09.06.1993	<i>Magelona mirabilis</i> <i>Spio</i> sp. <i>Capitellidae</i> ind.	<i>Spiophanes bombyx</i> <i>Scoloplos armiger</i>

Tableau 15 : Identification des taxa méiobenthiques structurants à chaque date de prélèvements à l'échelle d'observation 3 (40 km²) suite aux analyses exploratoires

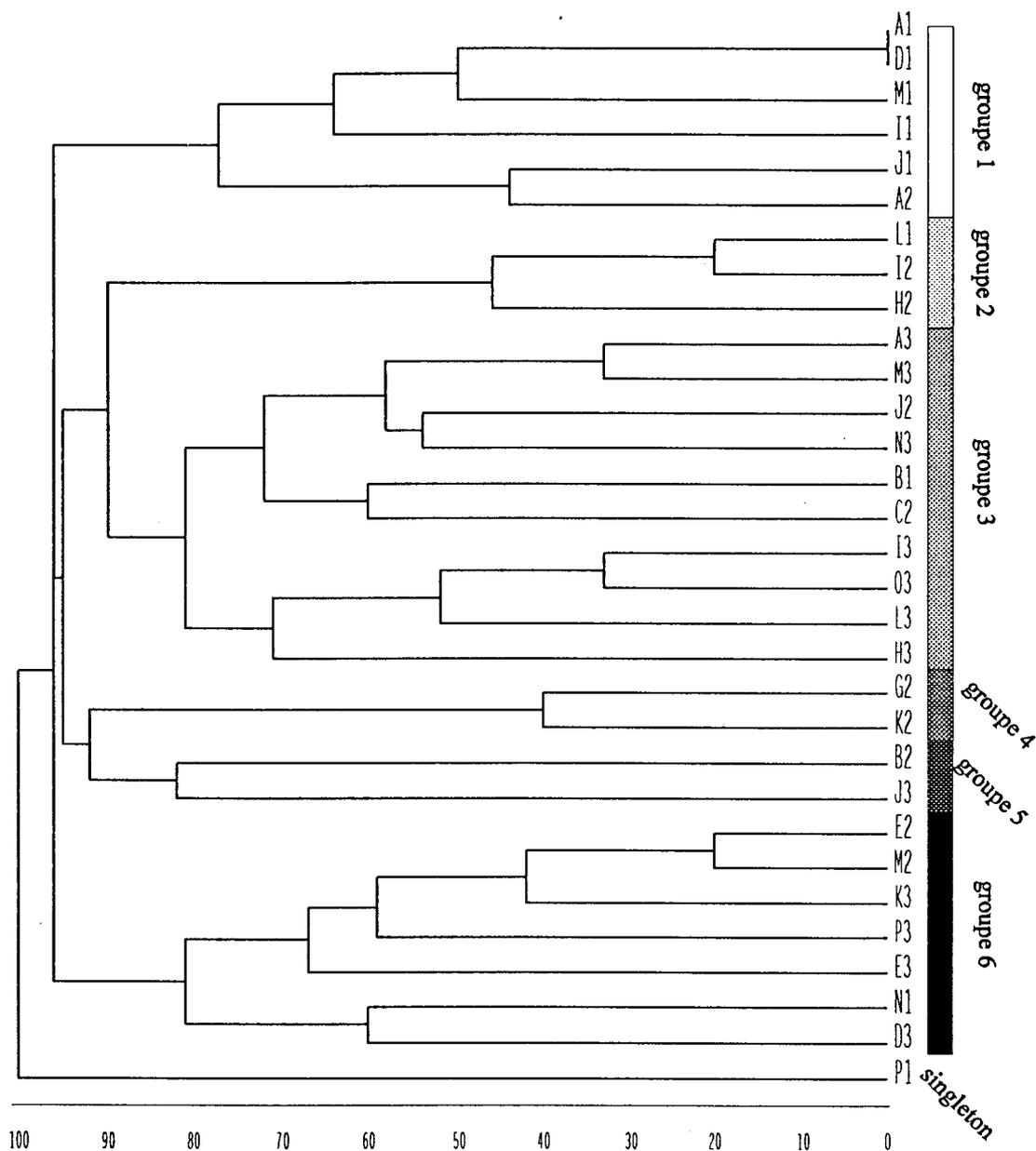


Figure 48 : Dendrogramme des affinités spécifiques entre stations.
 meiobenthos temporaire - Echelle 3
 distance de Bray-Curtis, méthode de groupements selon
 l'association moyenne (UPGMA), coefficient de corrélation
 cophénétique : 0,7848.
 Les lettres correspondent aux stations, les chiffres aux dates de
 prélèvement : 1 : 20.02.1992
 2 : 03.07.1992
 3 : 09.06.1993

regroupe simplement les deux prélèvements présentant les densités les plus élevées de *Nephtys* sp. (4 et 5 ind./20cm²). Enfin, le groupe 6 est difficilement interprétable en terme écologique, il rassemble des stations ayant des densités méiobenthiques faibles mais avec un taxon numériquement secondaire commun à pratiquement toutes ces stations : *Cumacés* ind. et un groupe indéterminé : *Bivalves* ind..

II.3.2.1.3. Conclusions des résultats (échelle 3, analyses exploratoires).

L'absence de méiobenthos temporaire à cette échelle d'observation n'est pas liée à une période particulière de la saison. Le seul paramètre du milieu significativement plus faible dans ces stations par rapport à celles où sont observés des individus du méiobenthos temporaire est la fraction en pélites. Les densités méiobenthiques sont toujours faibles, avec cependant un maximum en été (moyenne de 21 ind./20 cm²) et un minimum dans le prélèvement hivernal (moyenne de 2,67 ind./20 cm²).

*A cette échelle d'observation, une variabilité spatiale est visible : des stations sans méiobenthos temporaire sont observées et d'autres stations « pauvres » caractérisées par la présence de *Chaetozone setosa* s'isolent dans les analyses, même si ce Polychète est en densité faible. Seules deux stations (G et K) lors du relevé du 03.07.1992 présentent des densités en méiobenthos temporaire élevées, principalement en ce qui concerne *Eumida sanguinea*, *Lanice conchilega* et *Abra alba*.*

*Au niveau temporel, trois relevés ne permettent pas une étude fine de l'évolution des taxons méiobenthiques, mais le fait le plus notable est le relevé du 09.06.1993 qui est caractérisé par l'apparition de *Magelona mirabilis*. Le relevé du 03.07.1992 est par ailleurs « dominé » par *Eumida sanguinea*, *Lanice conchilega* et *Abra alba*.*

A cette échelle d'observation, la variabilité d'ordre spatial semble aussi importante que la variabilité temporelle.

II.3.2.2. Analyses systématiques

II.3.2.2.1. Prise en compte des groupes trophiques du macrobenthos comme variables biotiques

⇒ Approche globale

La procédure de sélection progressive des variables a retenu cinq variables influençant significativement la structure du peuplement ($p < 0,05$; 999 permutations). Les cinq variables sont de type abiotique (tableau 16 - matrice environnement-), les plus importantes sont les graviers et les sables fins ; aucune variable biotique n'a été sélectionnée.

Les deux premiers axes canoniques de l'ACC effectuée avec ces cinq variables ont des valeurs propres de 0,635 et 0,441. L'inertie totale est égale à 5,218 et la somme des valeurs propres canoniques 1,850. Le plan 1-2 (figures 49 à 51) explique donc 20,62 % de l'inertie totale et 58,16 % de la variance des taxa contraintes par les facteurs du milieu sélectionnés. (axe 1 : 34,32 % et axe 2 : 23,84 %). Le premier axe canonique et la relation globale taxa-environnement sont significatifs ($p \leq 0,015$ et $p \leq 0,001$ respectivement après 999 permutations).

L'axe 1 est un gradient d'affinement sédimentaire, le gravier et le sable grossier y sont corrélés négativement et le sable fin corrélé positivement (figure 49). L'axe 2 est principalement une opposition entre sablon et sable fin. La matière organique bien que jouant un rôle moins important est corrélée positivement surtout aux sablons, mais également aux sables grossier et graviers, la corrélation avec les sables fins est par ailleurs négative.

La majorité des stations présente des taux en graviers et sables grossiers inférieurs à la moyenne. Seules les stations G, K et dans une moindre mesure la station J le 03.07.1992 ont une teneur en ces fractions supérieure à la moyenne ; *Eumida* sp., *Lanice conchilega*, *Abra alba* et *Gammaridea* ind. y sont associés. L'axe 2 illustre l'opposition entre les zones riches en sablons et matière organique et celles pauvres au niveau de ces deux facteurs, mais avec une composition granulométrique dominée par les sables fins. Dans la première zone se trouvent *Macoma balthica*, *Phyllodoce* ind., *Nephtys* sp., *Spiophanes bombyx* et *Spio* sp.. Seules les stations A, B, J et M y sont trouvées, toutes dates confondues. Ce second axe reflète donc surtout un gradient spatial. Dans la zone dominée par les sables fins se trouvent surtout les stations du 09.06.1993 avec *Magelona mirabilis*, des *Bivalves* ind. puis secondairement les *Capitellidae* ind. et *Scoloplos armiger*. On y trouve par ailleurs quelques stations de 02.1992 possédant quelques exemplaires de *Capitellidae* ind. et *Scoloplos armiger* et de 07.1993 possédant des *Bivalves* ind..

type de facteur	variables sélectionnées	variance expliquée	p
matrice environnement	graviers (GRA)	0,46	0,009
	sables fins (SAF)	0,43	0,001
	sablons (SAB)	0,34	0,012
	sables grossiers (SAG)	0,32	0,019
	matière organique (MATOR)	0,30	0,038
matrice espace	x ²	0,41	0,003
	y ³	0,22	0,050
matrice temps	juin	0,57	0,001
	jours	0,28	0,047
matrice espace-temps	juin	0,57	0,001
	x ²	0,38	0,002
	jours	0,26	0,048

Tableau 16 : Variance expliquée par chaque facteur retenu par la procédure de "forward selection" dans chaque matrice environnement, espace, temps et espace-temps utilisée pour les ACC et ACC partielles basée sur la totalité des facteurs environnementaux (*approche globale*)

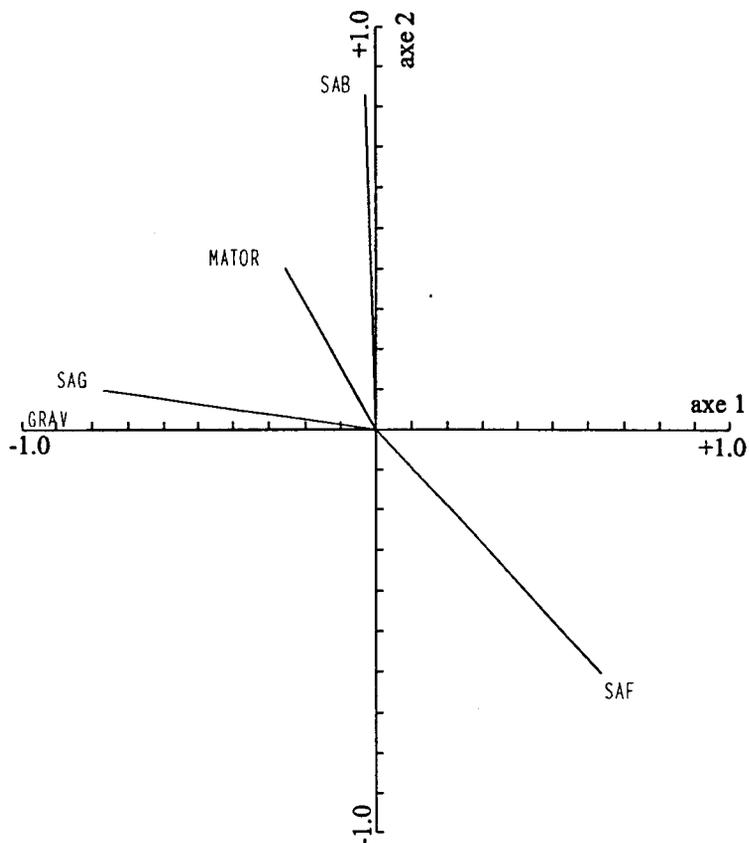


Figure 49 : Analyse Canonique des Correspondances - échelle 3 - [22 taxa meiobenthiques temporaires ; 30 objets et 5 variables environnementales] - Approche globale - Projection des vecteurs environnementaux dans le plan 1-2.

Valeurs propres : axe 1 : 0,631 et axe 2 : 0,441.

(pour la signification des abréviations, voir le rabat de la dernière feuille du volume)

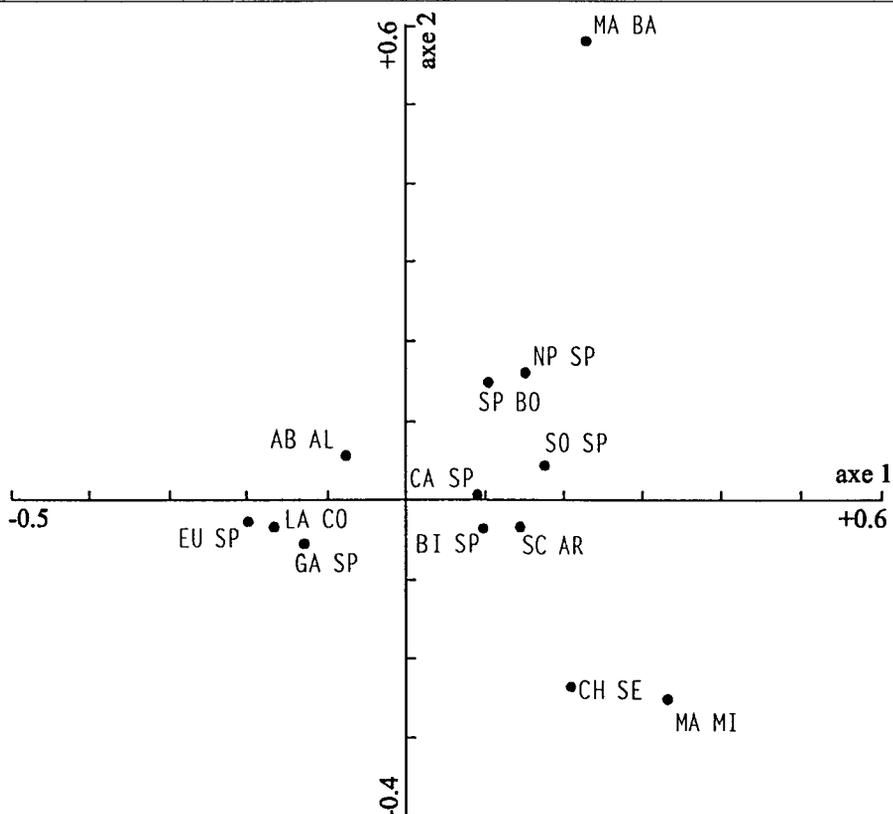


Figure 50 : Analyse Canonique des Correspondances - échelle 3 - [22 taxa meiobenthiques temporaires ; 30 objets et 5 variables environnementales] - Approche globale - Projection des taxa meiobenthiques temporaires dans le plan 1-2.

Valeurs propres : axe 1 : 0,631 et axe 2 : 0,441.

Phyllodoce sp. (PY SP) est caché par NP SP

(pour la signification des abréviations, voir le rabat de la dernière feuille du volume)

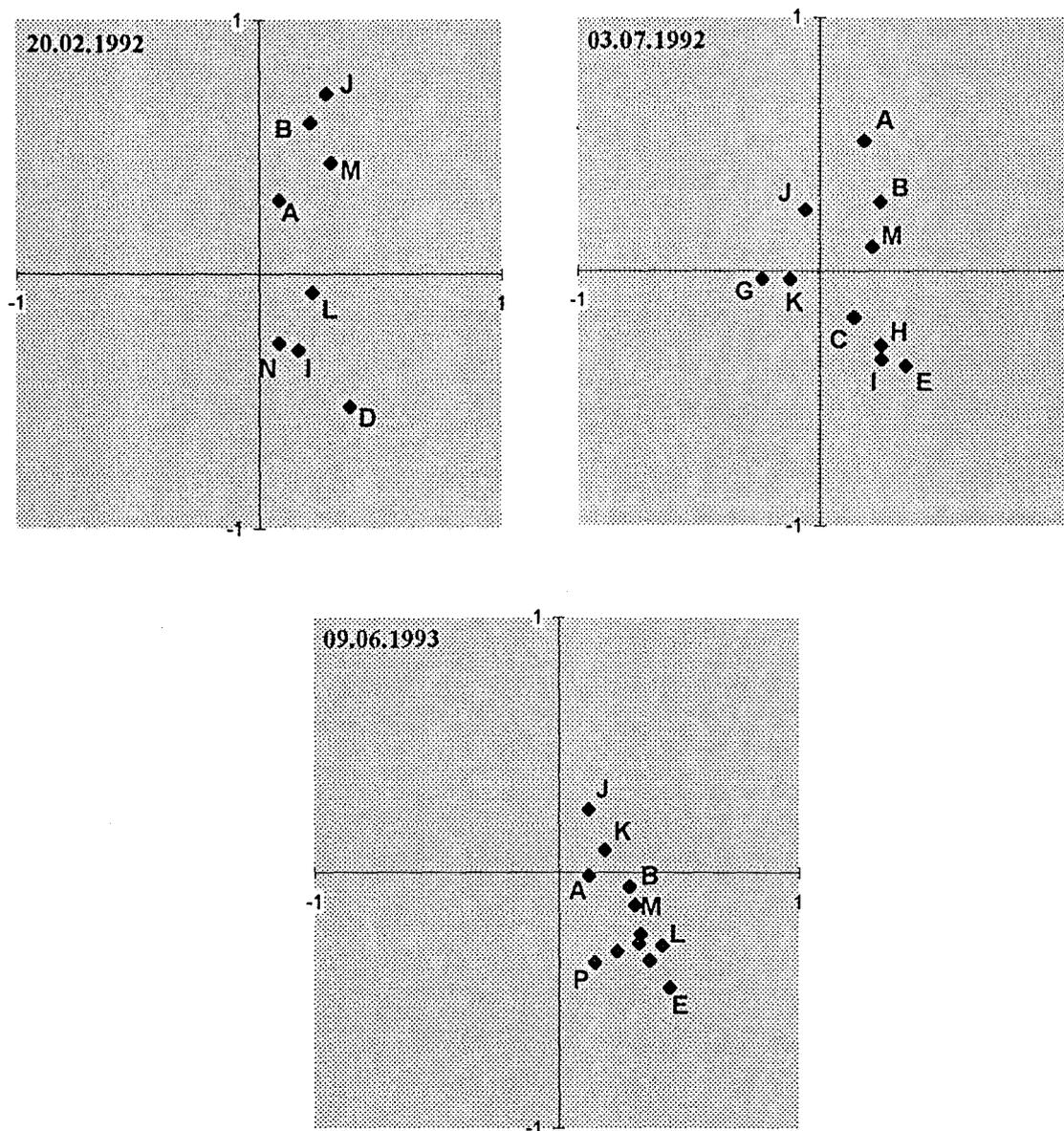


Figure 51 : Plan 1 (horizontal) - 2 (vertical) de l'Analyse Canonique des Correspondances - échelle 3 - [22 taxa meiobenthiques temporaires - 30 objets et 5 variables environnementales]- *Approche globale* - Représentation séparée de la projection des stations date par date
valeurs propres : axe 1 : 0,631 et axe 2 : 0,441

Cette ACC met en évidence l'existence d'une structure temporelle du peuplement méiobenthique, mais il s'y superpose une variabilité spatiale importante. Ces structures induisent des compositions spécifiques différentes dans le temps et dans l'espace.

En ce qui concerne les matrices espace, temps et espace-temps, la procédure de sélection progressive des variables a retenue respectivement deux variables spatiales, deux variables temporelles et trois variables spatio-temporelles (tableau 16). La variable la plus importante est juin suivie de x^2 .

Le tableau 17a et la figure 52a illustrent l'importance relative de la fraction environnementale pure (a1), de la fraction environnementale structurée dans l'espace (b1), de la fraction spatiale pure (c1) et de la fraction indéterminée (d1) sur la variation de la communauté méiobenthique temporaire. La contribution totale de l'environnement est élevée et significative : $a1+b1=35,45\%$ ($p\leq 0,001$). La fraction environnementale pure (a1) est également élevée et significative : $28,31\%$ ($p\leq 0,001$) contrairement à la fraction spatiale pure (c1) faible et non significative : $4,83\%$ ($p=0,548$; NS). L'influence des variables du milieu est structurée pour une part non négligeable dans l'espace : $7,14/(28,31+7,14)=20,14\%$. $59,72\%$ de la variabilité du peuplement reste cependant toujours à expliquer.

La même analyse en utilisant cette fois le temps à la place de l'espace donne des résultats globalement du même ordre de grandeur (tableau 17b et figure 52b). La part inexpliquée est légèrement plus faible que dans l'analyse précédente : $56,56\%$. La fraction environnementale pure est toujours élevée et statistiquement significative : $27,08\%$ ($p\leq 0,001$). Quant à la fraction temporelle pure (c2) elle est peu élevée et à la limite de la significativité : $7,99\%$ ($p\leq 0,05$). L'influence de la variation dans le temps des facteurs de l'environnement sélectionnés est du même ordre de grandeur que pour l'espace : $8,37/(27,08+8,37)=23,62\%$.

L'introduction simultanée de l'espace et du temps (tableau 17c et figure 52c) permet de diminuer notablement la part de variation inexpliquée : $52,65\%$. Bien qu'à la limite de la significativité ($p\leq 0,05$), l'influence de la structuration spatio-temporelle des facteurs de l'environnement est importante : $11,36/(24,09+11,36)=32,05\%$. Donc $32,05\%$ de l'influence de l'environnement est fondamentalement structurée dans l'espace et le temps. Il est intéressant de remarquer à ce niveau que durant la procédure de sélection progressive des données, (tableau 16), c'est le mois de juin qui est sélectionné en premier, puis la variable spatiale x^2 .

-a-	ACC		ACC partielle		inertie totale
	espèces.envirt	espèces.espace	(espèces.envirt)/espace	(espèces.espace)/envirt	
somme des valeurs propres canoniques	1,850	0,624	1,477	0,252	5,218
"overall test"	***	**	***	NS (p=0,548)	

-b-	ACC		ACC partielle		inertie totale
	espèces.envirt	espèces.temps	(espèces.envirt)/temps	(espèces.temps)/envirt	
somme des valeurs propres canoniques	1,850	0,853	1,413	0,417	5,218
"overall test"	***	***	***	*	

-c-	ACC		ACC partielle		inertie totale
	espèces.envirt	espèces.espace-temps	(espèces.envirt)/espace-temps	(espèces.espace-temps)/envirt	
somme des valeurs propres canoniques	1,850	1,213	1,257	0,621	5,218
"overall test"	***	***	**	*	

* : $p \leq 0,05$ ** : $p \leq 0,01$ *** : $p \leq 0,001$ NS : non significatif

Tableau 17 : Somme des valeurs propres canoniques issues des ACC et ACC partielles et résultats des tests par permutations (999 permutations) effectués pour *l'approche globale*.

Analyses effectuées avec :

-a- les variables environnementales et l'espace comme variables explicatives ; -b- les variables environnementales et le temps comme variables explicatives ; -c- les variables environnementales et l'espace-temps comme variables explicatives

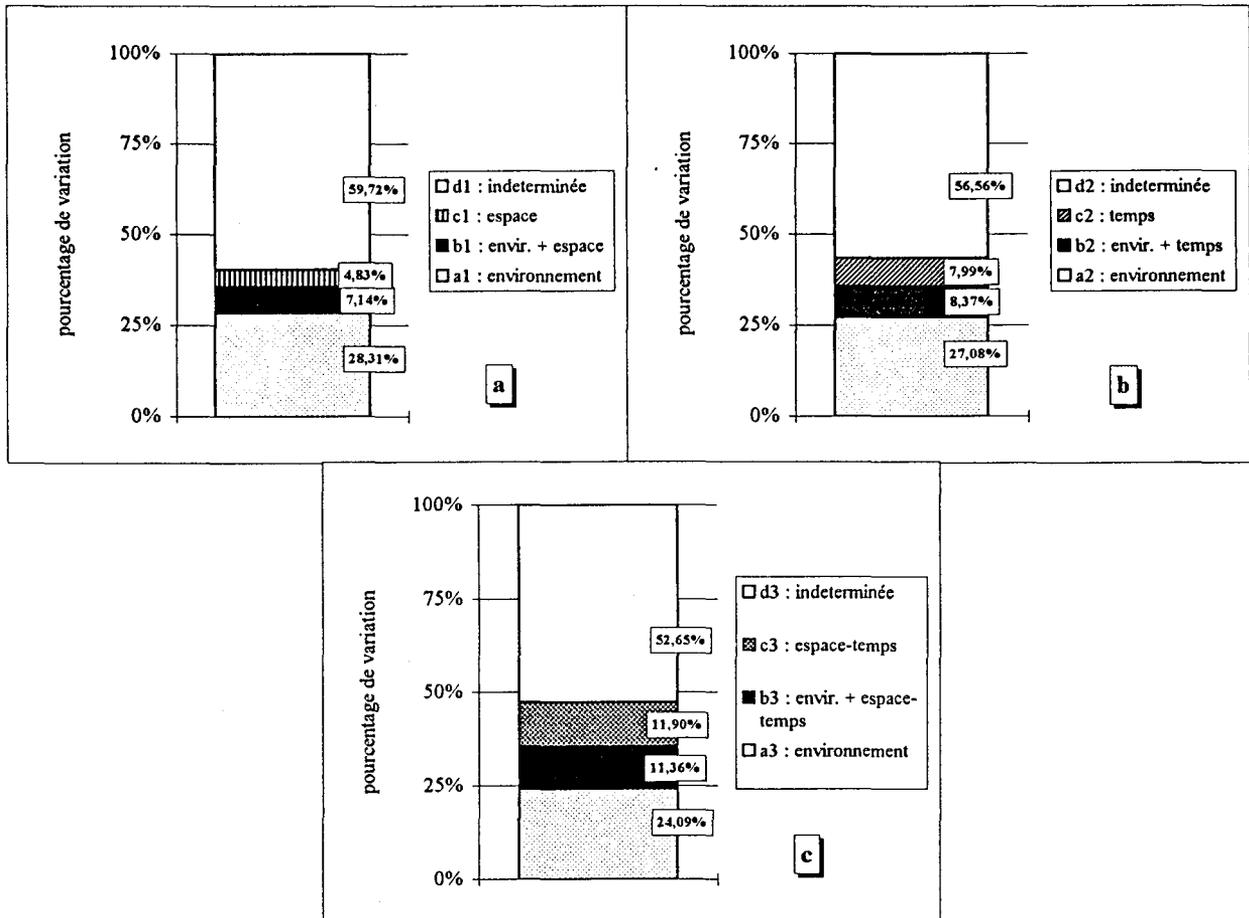


Figure 52 : Partitionnement de la variance de la matrice méiobenthos temporaire suivant *l'approche globale*
 a- analyse avec les variables environnementales et l'espace comme variables explicatives
 b- analyse avec les variables environnementales et le temps comme variables explicatives
 c- analyse avec les variables environnementales et l'espace-temps comme variables explicatives

type de facteur	variables sélectionnées	variance expliquée	p
matrice biotique			
matrice abiotique	graviers (GRA)	0,46	0,009
	sables fins (SAF)	0,43	0,001
	sablons (SAB)	0,34	0,012
	sables grossiers (SAG)	0,32	0,019
	matière organique (MATOR)	0,30	0,038
matrice espace	x ²	0,41	0,003
	y ³	0,22	0,050
matrice temps	juin	0,57	0,001
	jours	0,28	0,047
matrice espace-temps	juin	0,57	0,001
	x ²	0,38	0,002
	jours	0,26	0,048

Tableau 18: Variance expliquée par chaque facteur retenu par la procédure de "forward selection" dans chaque matrice biotique, abiotique, espace, temps et espace-temps utilisée pour les ACC et ACC partielles dans *l'approche indépendante*,

Dans ce cas, la matrice spatio-temporelle n'est pas le cumul des matrices espace et temps et il semble que ce soit l'évolution temporelle qui domine sur l'hétérogénéité spatiale.

⇒ Approche indépendante

La procédure de sélection progressive des variables appliquée à la matrice biotique n'a permis de mettre en évidence aucun facteur significativement influent sur la variabilité du peuplement méiobenthique temporaire. La première variable sélectionnée est : déposivores de sub-surface (variance expliquée : 0,38), mais elle n'est pas significative au seuil 0,05 ($p=0,065$ après 999 permutations). La suivante ne l'est pas non plus : déposivores de surface, variance expliquée : 0,28 ($p=0,081$; NS).

Cette approche indépendante se réduit donc à la matrice abiotique dont les résultats sont identiques à ceux qui ont déjà été traités dans l'approche globale.(tableau 18)

⇒ Approche différentielle

Cette approche n'a pas lieu d'être dans la mesure où les variables biotiques ne présentent pas d'influence significative sur le peuplement.

⇒ Approche additive

Les résultats de cette approche sont identiques à ceux de l'approche globale.

II.3.2.2.2. Conclusions des résultats (échelle 3, analyses systémiques prenant en compte les groupes trophiques du macrobenthos comme variables biotiques).

Il y a une dominance des facteurs abiotiques sur les facteurs biotiques dans l'explication de la variabilité du méiobenthos temporaire à cette échelle d'observation de 40 km². Seules cinq variables abiotiques sont retenues : les graviers, les sables fins, les sablons, les sables grossiers et la teneur en matière organique du sédiment. Aucun groupe trophique du macrobenthos n'explique de façon significative la structuration du méiobenthos à cette échelle.

La part de variabilité expliquée par les variables « temps » et « espace » est notable et du même ordre de grandeur (respectivement 16,36 % et 11,97 %) . De plus, 32,05 % de l'influence des facteurs abiotiques est structurée dans l'espace et le temps.

type de facteur	variables sélectionnées	variance expliquée	p
matrice environnement	graviers (GRA)	0,46	0,009
	sables fins (SAF)	0,43	0,001
	<i>Eumida sanguinea</i> (EU SA)	0,36	0,007
	pélites (PEL)	0,32	0,026
	<i>Nephtys cirrosa</i> (NE CI)	0,31	0,008
	<i>Chaetozone setosa</i> (CH SE)	0,28	0,041
matrice espace	x ²	0,41	0,003
	y ³	0,22	0,050
matrice temps	juin	0,57	0,001
	jours	0,28	0,047
matrice espace-temps	juin	0,57	0,001
	x ²	0,38	0,002
	jours	0,26	0,048

Tableau 19 : Variance expliquée par chaque facteur retenu par la procédure de "forward selection" dans chaque matrice environnement, espace, temps et espace-temps utilisée pour les ACC et ACC partielles basée sur la totalité des facteurs environnementaux (*approche globale*).

Au niveau temporel, le mois de juin est prédominant, quant au niveau spatial, les axes côte-large et SW-NE ont une importance, mais c'est surtout l'axe SW-NE qui apparaît le plus influent (la première variable sélectionnée dans la matrice espace est x^2).

La part de variance inexpliquée est de 52,65 % dans le modèle final retenu (approche globale). Il y a donc à cette échelle d'observation également des facteurs du milieu et/ou comportementaux capitaux pour l'explication de la structuration du méiobenthos temporaire qui n'ont pas été pris en compte (les hypothèses quant à ces facteurs sont présentées dans la partie discussion § II.4). De plus, choix des variables explicatives sélectionnées dans la stratégie de départ peut également être peu judicieux ou à un niveau de précision en inadéquation avec les phénomènes écologiques étudiés.

II.3.2.2.3. Prise en compte des espèces macrobenthiques comme variables biotiques

⇒ Approche globale

Six variables ont été retenues par la procédure de sélection progressive des variables au seuil $p \leq 0,05$. (tableau 19): Trois sont de types biotique et trois de type abiotique. Les deux plus importantes sont les graviers et les sables fins. Les espèces macrobenthiques sélectionnées (somme des variances expliquées : 0,95) expliquent moins de variabilité que les variables abiotiques (somme des variances expliquées : 1,21). Les espèces retenues : *Eumida sanguinea*, *Nephtys cirrosa* et *Chaetozone setosa* occupent respectivement les 15ème, 13ème et 20ème rang au niveau des abondances totales macrobenthiques à cette échelle d'observation. Toutes ces espèces sont présentes dans au moins 10 % des prélèvements occupés par le méiobenthos temporaire.

Les deux premiers axes de l'ACC effectuée avec ces six variables ont des valeurs propres de 0,609 et 0,475. L'inertie totale est égale à 5,218 et la somme des valeurs propres canoniques à 2,162. Le plan 1-2 (figures 53 à 55) explique donc 20,78 % de l'inertie totale et 50,14 % de la variance des taxa contraintes par les facteurs du milieu retenus (axe 1 : 28,17 % et axe 2 : 21,97 %). La relation globale taxa-environnement est significative ($p < 0,001$; 999 permutations). Le premier axe canonique est à la limite de la signification au seuil de 0,05 ($p = 0,05$; 999 permutations). La répartition dans ce plan des taxa méiobenthiques et des stations est identique à l'ACC effectuée avec les groupes trophiques du macrobenthos comme variables biotiques, la proportion d'inertie totale est quasiment la même (20,78 % contre 20,62

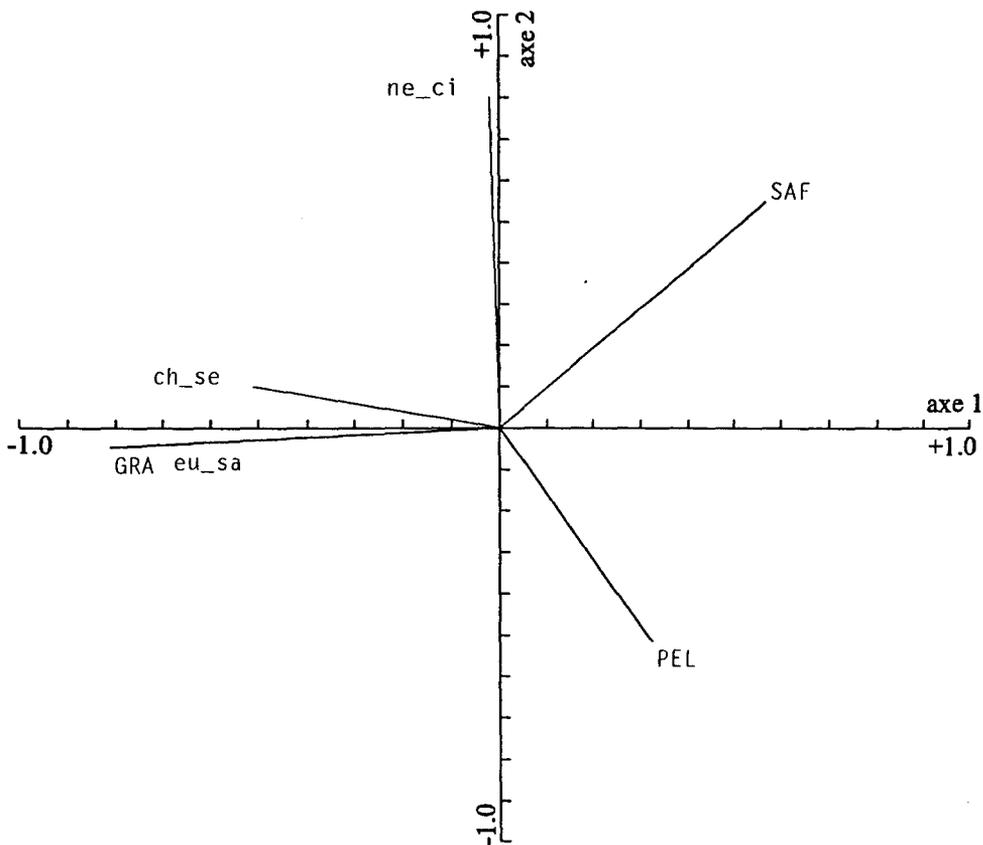


Figure 53 : Analyse Canonique des Correspondances - échelle 3 - [22 taxa meiobenthiques temporaires ; 30 objets et 6 variables environnementales] - *Approche globale* - Projection des vecteurs environnementaux dans le plan 1-2.

Valeurs propres : axe 1 : 0,609 et axe 2 : 0,475.

(pour la signification des abréviations, voir le rabat de la dernière feuille du volume)

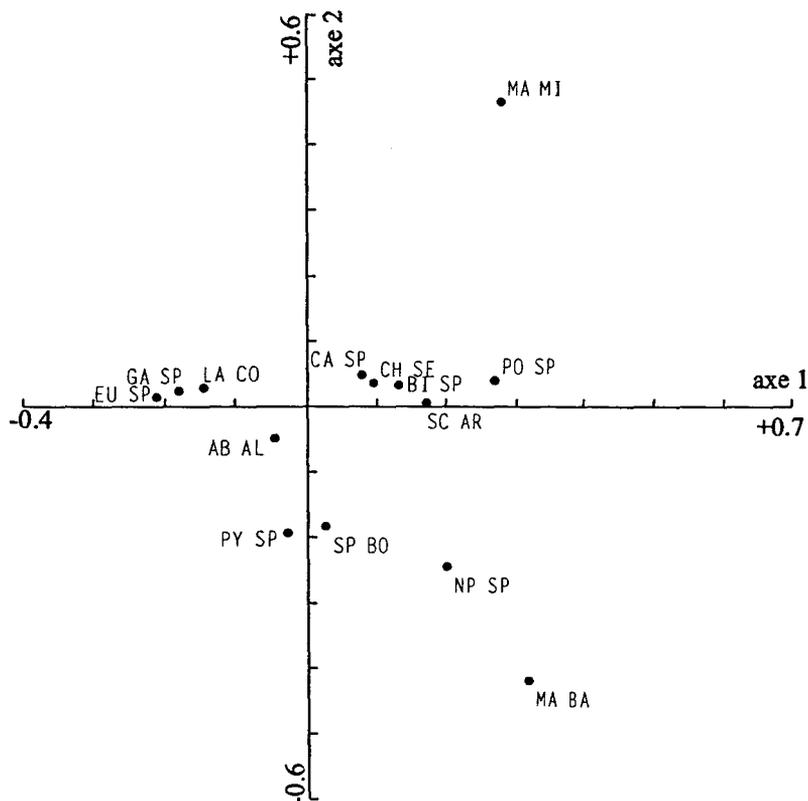


Figure 54 : Analyse Canonique des Correspondances - échelle 3 - [22 taxa meiobenthiques temporaires ; 30 objets et 5 variables environnementales] - *Approche globale* - Projection des des taxa meiobenthiques temporaires dans le plan 1-2.

Valeurs propres : axe 1 : 0,609 et axe 2 : 0,475.

Spio sp. (SO SP) est caché par SP BO

(pour la signification des abréviations, voir le rabat de la dernière feuille du volume)

%). La somme des valeurs propres canoniques est cependant plus élevée dans le cas des espèces macrobenthiques comme variables biotiques (2,162 contre 1,850).

L'axe 1 représente un gradient d'abondance en graviers. Ce facteur est corrélé négativement à l'axe 1. *Eumida sanguinea* et *Chaetozone setosa* sont également corrélés négativement à cet axe et donc associés aux graviers (figure 53). Les sables fins sont corrélés positivement à l'axe 1. L'axe 2 illustre l'opposition entre un faciès à *Nephtys cirrosa* - sables fins et une zone riche en pélites. *Eumida* sp., *Lanice conchilega*, *Abra alba* et les *Gammaridea* ind. sont les taxa méiobenthiques associées aux graviers, *Eumida sanguinea* et *Chaetozone setosa* principalement dans les stations G, K et I le 03.07.1992. *Nephtys* sp., *Spiophanes bombyx*, *Spio* sp., *Macoma balthica* et *Phyllodoce* sp. sont les taxa méiobenthiques associées aux valeurs élevées en pélites et à la quasi absence de *Nephtys cirrosa* comme espèce macrobenthique (figure 54). Ces taxa sont caractéristiques principalement des stations A, B, J et M (figure 55). Enfin, dans la zone à sables fins et *Nephtys cirrosa* sont localisées les taxa méiobenthiques suivants : *Magelona mirabilis* le 09.06.1993 puis à la même date les *Bivalves* ind., *Capitellidae* ind. et dans une moindre mesure *Scoloplos armiger*. Quelques stations des relevés de 02.1992 et 07.1992 sont également associées à certains de ces taxa méiobenthiques, respectivement *Scoloplos armiger*, les *Capitellidae* ind. et les *Bivalves* ind..

Le tableau 20 et la figure 56 illustrent les résultats du partitionnement de la variance. L'utilisation des espèces macrobenthiques comme variables biotiques permet une diminution de la part de variation inexpliquée par rapport aux mêmes analyses effectuées avec les groupes trophiques (diminution de 5,6 % à 7,04 %).

L'influence des facteurs biotiques sur le méiobenthique temporaire à cette échelle d'observation semble donc être beaucoup plus important au niveau spécifique qu'au niveau des groupes trophiques où aucune variable n'a été retenue (cf § II.3.2.1).

L'environnement explique plus de 40 % de la variabilité du méiobenthos : $a_1+b_1=a_2+b_2=a_3+b_3=41,43$ %. Cette contribution est statistiquement significative ($p \leq 0,001$; 999 permutations). La fraction spatiale pure n'est pas significative ($c_1=5,02$ % ; $p=0,440$) mais la structuration des facteurs environnementaux dans l'espace n'est pas négligeable lorsqu'on compare les fractions b_1 et a_1+b_1 : $6,91/41,43=16,68$ %. La fraction inexpliquée est toujours supérieure à 50 % mais passe à 49,52 % lorsque le temps est introduit à la place de l'espace. Toutes les fractions sont alors statistiquement significatives à $p \leq 0,001$ (999 permutations) sauf le "temps pur" (fraction $c_2=9,05$ %) ayant une contribution significative à $p \leq 0,01$ (tableau 20b

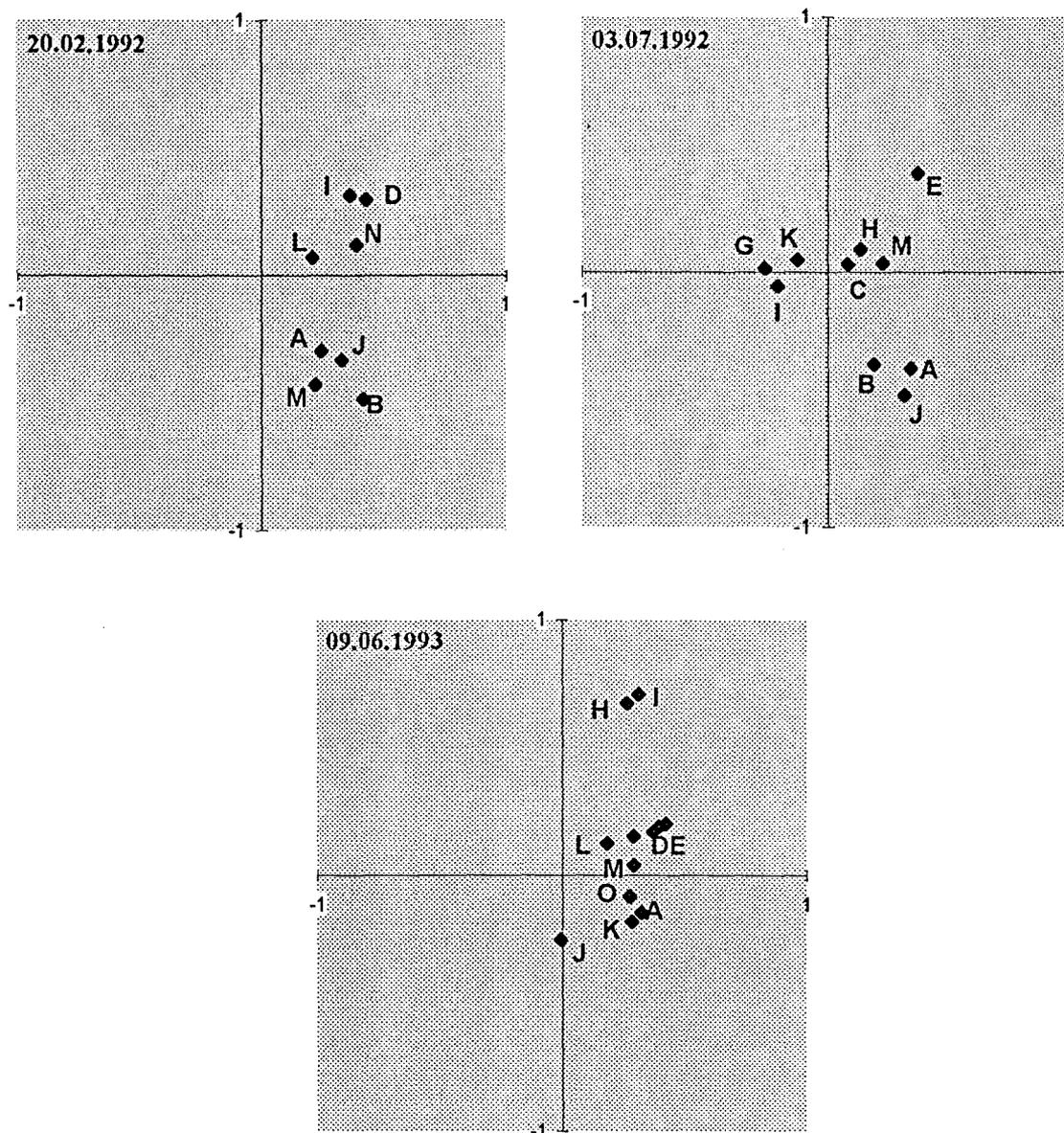


Figure 55 : Plan 1 (horizontal) - 2 (vertical) de l'Analyse Canonique des Correspondances - échelle 3 - [22 taxa méiobenthiques temporaires - 30 objets et 6 variables environnementales]- *Approche globale* - Représentation séparée de la projection des stations date par date valeurs propres : axe 1 : 0,609 et axe 2 : 0,475

-a-	ACC		ACC partielle		inertie totale
	espèces.envirt	espèces.espace	(espèces.envirt)/espace	(espèces.espace)/envirt	
somme des valeurs propres canoniques	2,162	0,624	1,800	0,262	5,218
"overall test"	***	**	***	NS (p=0,440)	

-b-	ACC		ACC partielle		inertie totale
	espèces.envirt	espèces.temps	(espèces.envirt)/temps	(espèces.temps)/envirt	
somme des valeurs propres canoniques	2,162	0,853	1,781	0,472	5,218
"overall test"	***	***	***	**	

-c-	ACC		ACC partielle		inertie totale
	espèces.envirt	espèces.espace-temps	(espèces.envirt)/espace-temps	(espèces.espace-temps)/envirt	
somme des valeurs propres canoniques	2,162	1,213	1,550	0,601	5,218
"overall test"	***	***	***	*	

* : $p \leq 0,05$ ** : $p \leq 0,01$ *** : $p \leq 0,001$ NS : non significatif

tableau 20 : Somme des valeurs propres canoniques issues des ACC et ACC partielles et résultats des tests par permutations (999 permutations) effectués pour *l'approche globale*.

Analyses effectuées avec :

-a- les variables environnementales et l'espace comme variables explicatives ; -b- les variables environnementales et le temps comme variables explicatives ; -c- les variables environnementales et l'espace-temps comme variables explicatives

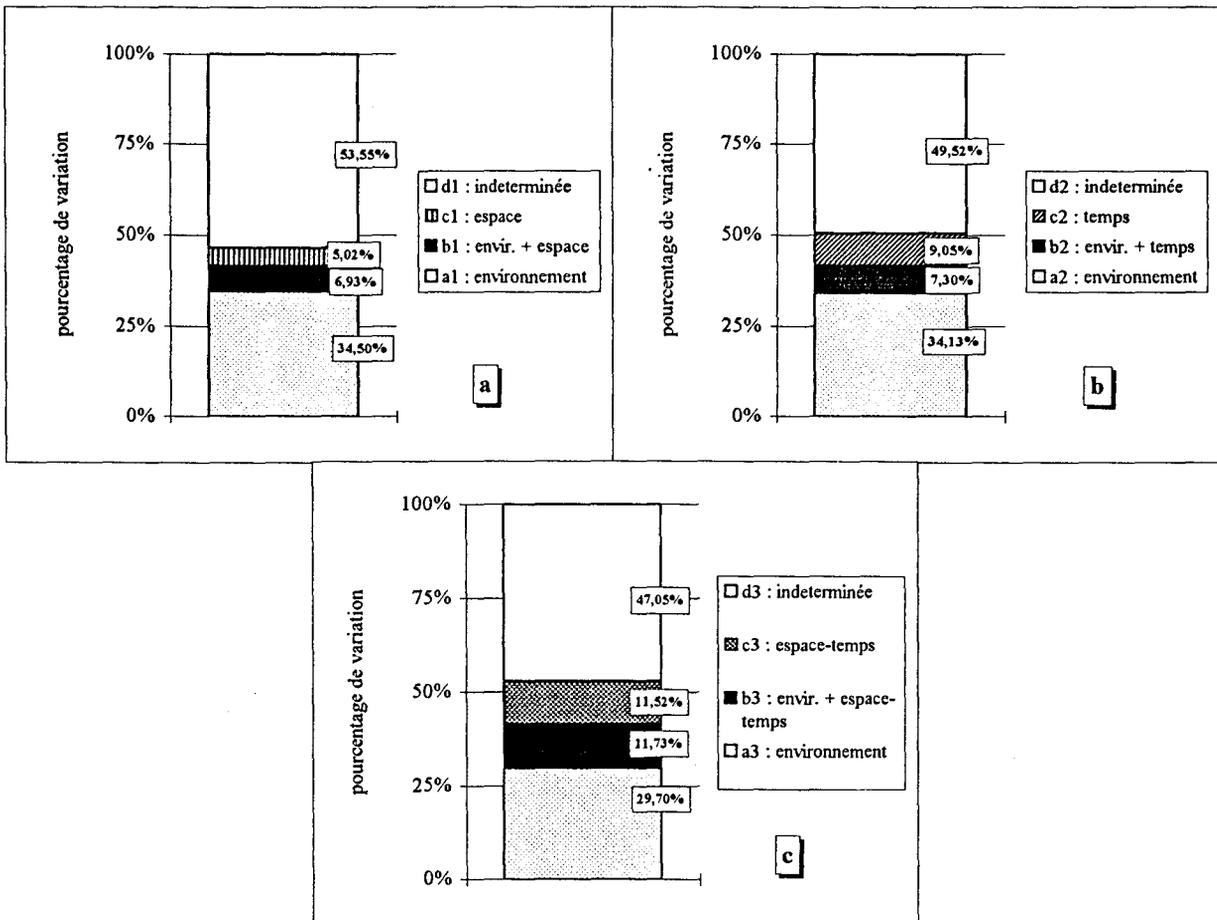


Figure 56 : Partitionnement de la variance de la matrice méiobenthos temporaire suivant *l'approche globale*
 a- analyse avec les variables environnementales et l'espace comme variables explicatives
 b- analyse avec les variables environnementales et le temps comme variables explicatives
 c- analyse avec les variables environnementales et l'espace-temps comme variables explicatives

et figure 56b). La structuration des facteurs environnementaux dans le temps sur la variabilité du peuplement méiobenthique est du même ordre de grandeur que dans le cas de l'espace : $b2/a2+b2=7,30/41,43=17,62\%$.

Enfin, quand le temps et l'espace sont sélectionnés simultanément (tableau 20c et figure 56c), la fraction inexpliquée diminue encore pour atteindre 47,05 %. La fraction spatio-temporelle pure est significative ($c3=11,52\%$; $p\leq 0,05$). Quant à la structuration spatio-temporelle des facteurs du milieu sur le peuplement, elle est dans ce dernier cas importante : $b3/a3+b3=11,73/41,43=28,32\%$. Près de 30 % de la variabilité expliquée par l'environnement influence le peuplement méiobenthique de par sa localisation spatio temporelle.

⇒ Approche indépendante

Les résultats concernant la matrice abiotique sont les mêmes que dans l'approche indépendante prenant en compte les groupes trophiques (tableau 18). Ces résultats sont repris dans les tableaux 21 et 23 et à la figure 59.

La procédure de sélection progressive des variables a retenu trois variables biotiques (tableau 21) : *Lanice conchilega*, *Nephtys cirrosa* et *Nephtys* sp.. Alors qu'aucun groupe trophique n'a été sélectionné dans l'approche précédente, ce résultat tend à montrer l'existence, à cette échelle d'observation, d'une influence du macrobenthos sur le méiobenthos temporaire au niveau spécifique plus qu'au niveau des groupes trophiques. Les résultats de l'ACC effectuée avec ces variables comme matrice biotique sont présentés figures 57 et 58. Les deux premiers axes ont des valeurs propres de 0,562 et 0,481. L'inertie totale est de 5,218 et la somme des valeurs propres canoniques vaut 1,195. Le plan 1-2 explique donc 20 % de l'inertie totale et 87,28 % de la variance des taxa contraintes par les espèces macrobenthiques retenues. (axe 1 : 47,03 % et axe 2 : 40,25 %). La relation globale méiobenthos-variables biotiques est significative ($p\leq 0,001$; 999 permutations). Le premier axe est également significatif ($p=0,002$).

Le premier axe est structuré par *Lanice conchilega* et l'axe 2 par l'opposition entre *Nephtys cirrosa* et *Nephtys* sp.⁸ (figure 57).

Eumida sp., *Abra alba* et *Lanice conchilega* sont les taxa méiobenthiques associés aux abondances plus élevées de *Lanice conchilega*. Sont également associés à cette espèce macrobenthique principalement des prélèvements du 03.07.1992, notamment les stations G et

⁸ *Nephtys* sp. correspond aux très jeunes stades macrobenthiques qui n'ont pu être déterminés au rang spécifique avec certitude.

type de facteur	variables sélectionnées	variance expliquée	p
matrice biotique	<i>Lanice conchilega</i> (LA CO)	0,45	0,022
	<i>Nephtys cirrosa</i> (NE CI)	0,40	0,005
	<i>Nephtys sp.</i> (NE SP)	0,35	0,021
matrice abiotique	graviers (GRA)	0,46	0,009
	sables fins (SAF)	0,43	0,001
	sablons (SAB)	0,34	0,012
	sables grossiers (SAG)	0,32	0,019
	matière organique (MATOR)	0,30	0,038
matrice espace	x ²	0,41	0,003
	y ³	0,22	0,050
matrice temps	juin	0,57	0,001
	jours	0,28	0,047
matrice espace-temps	juin	0,57	0,001
	x ²	0,38	0,002
	jours	0,26	0,048

Tableau 21 : Variance expliquée par chaque facteur retenu par la procédure de "forward selection" dans chaque matrice biotique, abiotique, espace, temps et espace-temps utilisée pour les ACC et ACC partielles dans *l'approche indépendante*.

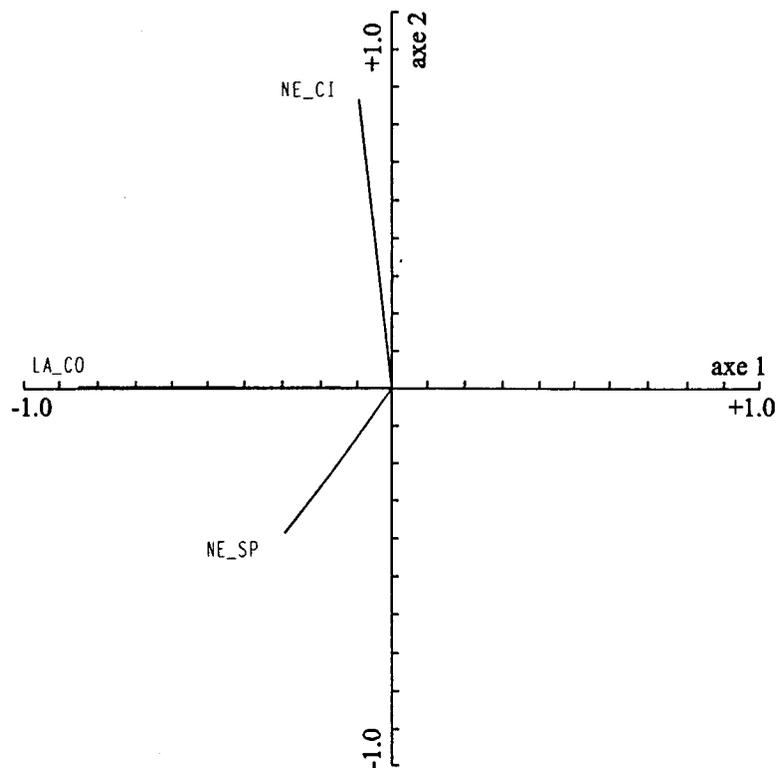


Figure 57 : Analyse Canonique des Correspondances - échelle 3 - [22 taxa meiobenthiques temporaires ; 30 objets et 3 variables biotiques] - *Approche indépendante* - Projection des vecteurs environnementaux dans le plan 1-2.
 Valeurs propres : axe 1 : 0,562 et axe 2 : 0,481.
 (pour la signification des abréviations, voir le rabat de la dernière feuille du volume)

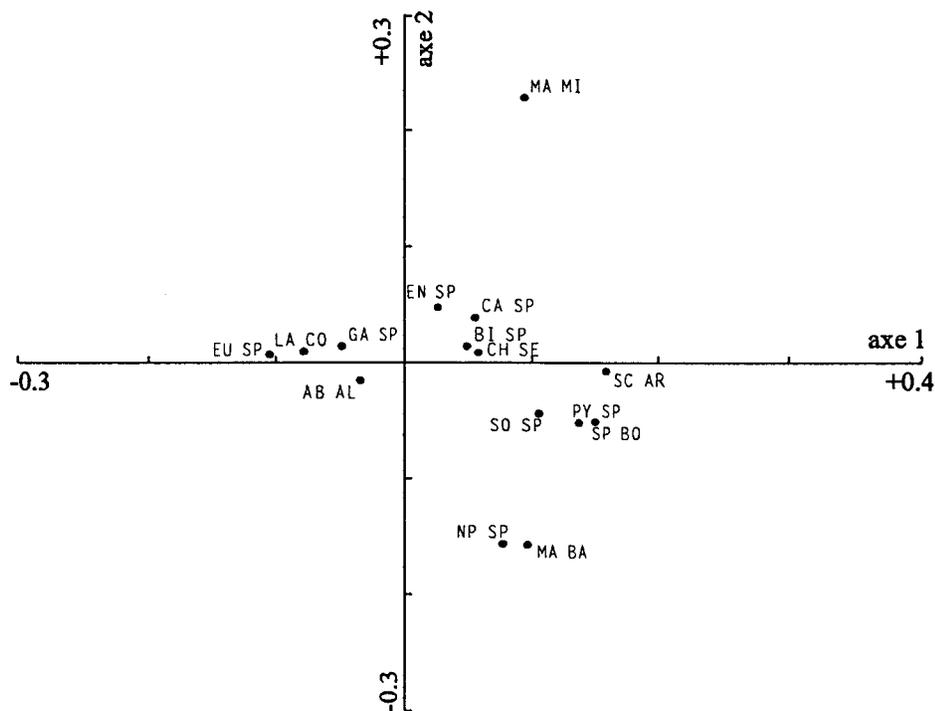


Figure 58 : Analyse Canonique des Correspondances - échelle 3 - [22 taxa meiobenthiques temporaires ; 30 objets et 3 variables biotiques] - *Approche indépendante* - Projection des taxa meiobenthiques temporaires dans le plan 1-2.
 Valeurs propres : axe 1 : 0,562 et axe 2 : 0,481.
 (pour la signification des abréviations, voir le rabat de la dernière feuille du volume)

-a-	ACC		ACC partielle		inertie totale
	espèces.biotiq	espèces.espace	(espèces.biotiq)/espace	(espèces.espace)/biotiq	
somme des valeurs propres canoniques	1,195	0,624	0,963	0,391	5,218
"overall test"	***	**	***	NS (p=0,162)	

-b-	ACC		ACC partielle		inertie totale
	espèces.biotiq	espèces.temps	(espèces.biotiq)/temps	(espèces.temps)/biotiq	
somme des valeurs propres canoniques	1,195	0,853	0,788	0,446	5,218
"overall test"	***	***	*	NS (p=0,058)	

-c-	ACC		ACC partielle		inertie totale
	espèces.biotiq	espèces.espace-temps	(espèces.biotiq)/espace-temps	(espèces.espace-temps)/biotiq	
somme des valeurs propres canoniques	1,195	1,213	0,687	0,705	5,218
"overall test"	***	***	*	*	

* : p≤0,05 ** : p≤0,01 *** : p≤0,001 NS : non significatif

Tableau 22 : Somme des valeurs propres canoniques issues des ACC et ACC partielles et résultats des tests par permutations (999 permutations) effectués pour *l'approche indépendante*. Analyses effectuées avec les variables biotiques et
-a- l'espace comme variables explicatives ; **-b-** le temps comme variables explicatives ;
-c- l'espace-temps comme variables explicatives

-a-	ACC		ACC partielle		inertie totale
	espèces.abiot	espèces.espace	(espèces.abiot)/espace	(espèces.espace)/abiot	
somme des valeurs propres canoniques	1,850	0,624	1,477	0,252	5,218
"overall test"	***	**	***	NS (p=0,548)	

-b-	ACC		ACC partielle		inertie totale
	espèces.abiot	espèces.temps	(espèces.abiot)/temps	(espèces.temps)/abiot	
somme des valeurs propres canoniques	1,850	0,853	1,413	0,417	5,218
"overall test"	***	***	***	*	

-c-	ACC		ACC partielle		inertie totale
	espèces.abiot	espèces.espace-temps	(espèces.abiot)/espace-temps	(espèces.espace-temps)/abiot	
somme des valeurs propres canoniques	1,850	1,213	1,257	0,621	5,218
"overall test"	***	***	**	*	

* : p≤0,05 ** : p≤0,01 *** : p≤0,001 NS : non significatif

Tableau 23 : Somme des valeurs propres canoniques issues des ACC et ACC partielles et résultats des tests par permutations (999 permutations) effectués pour *l'approche indépendante*. Analyses effectuées avec les variables abiotiques et
-a- l'espace comme variables explicatives ; **-b-** le temps comme variables explicatives ;
-c- l'espace-temps comme variables explicatives

K, mais également B et I. La station I du 09.06.1993 présente également des densités macrobenthiques de *Lanice* supérieures à la moyenne.

Au niveau du second axe, on retrouve les stations et taxa associés à *Nephtys* sp. et opposées à *Nephtys cirrosa*, à savoir les stations A, B, J et M et les taxa méiobenthiques suivantes : *Nephtys* sp., *Spiophanes bombyx*, *Spio* sp., *Phyllodoce* ind. et *Macoma balthica*. Enfin, ce sont principalement les stations du relevé du 09.06.1993 et *Magelona mirabilis* qui sont associés aux densités plus élevées de l'espèce macrobenthique *Nephtys cirrosa*.

Au niveau du partitionnement de la variance (tableau 22 et figure 59), les fractions "espace pur" (c1) et "temps pur" (c2) ne sont pas significatives au seuil 0,05. La fraction "espace-temps pur" (c3) a par contre une influence significative ($p=0,02$). La fraction biotique totale est de 22,90 % et la structuration des variables biotiques dans l'espace est présente ($b1/a1+b1=19,39$ %), mais elle est beaucoup plus importante dans le temps ($b2/a2+b2=34,06$ %) et surtout dans « l'espace-temps » ($b3/a3+b3=42,49$ %).

La fraction biotique est systématiquement inférieure à la fraction abiotique (figure 59). Il en va de même de la fraction inexpliquée qui cette fois est nettement plus faible dans l'approche par les facteurs abiotiques que dans l'approche par les facteurs biotiques.

⇒ Approche différentielle

Lors de l'ACC partielle avec les facteurs abiotiques en variables explicatives et les facteurs biotiques en covariables, l'influence des variables abiotiques est toujours significative globalement ("overall test" significatif ; $p=0,002$; 999 permutations) mais le premier axe canonique n'est pas significatif au seuil $p=0,05$ (après 999 permutations, $p=0,113$).

L'influence des facteurs biotiques n'est par contre jamais significative lorsque l'effet des variables abiotiques est éliminé : le test du premier axe canonique et le test global issus de cette ACC partielle ne sont pas significatifs après 999 permutations : $p=0,158$ et $p=0,068$ respectivement.

⇒ Approche additive

La matrice environnement est dans cette approche le cumul des variables sélectionnées lors de l'approche indépendante pour les variables biotiques et abiotiques, à savoir : les graviers, les sables grossiers, les sables fins, les sablons, la teneur en matière

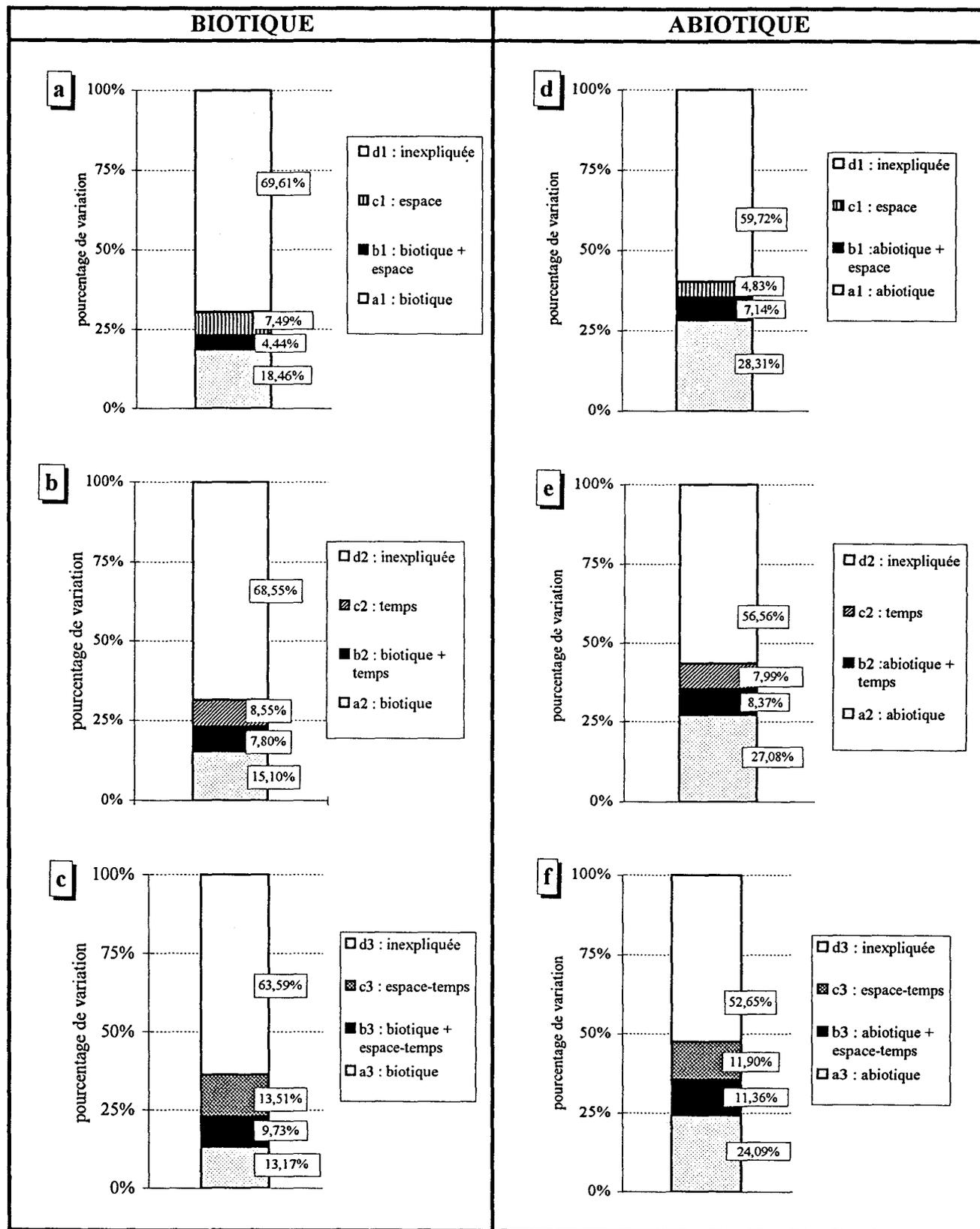


Figure 59 : Partitionnement de la variance de la matrice méiobenthos temporaire suivant *l'approche indépendante*.

colonne gauche : matrice biotique a- avec l'espace comme variables explicatives

b- avec le temps comme variables explicatives

c- avec l'espace-temps comme variables explicatives

colonne droite : matrice abiotique d- avec l'espace comme variables explicatives

e- avec le temps comme variables explicatives

f- avec l'espace-temps comme variables explicatives

organique du sédiment, *Nephtys cirrosa*, *Nephtys sp* et *Lanice conchilega*. Les résultats de l'ACC sont « une superposition » des analyses indépendantes déjà effectuées précédemment : les taxa méiobenthiques suivants : *Eumida sp.*, *Abra alba*, *Lanice conchilega* et *Gammaridea ind.* sont associés sur le premier axe aux fortes abondances de *Lanice conchilega* comme espèce macrobenthique, et à des teneurs élevées en graviers et sables grossiers dans le sédiment, surtout dans les stations G et K du 03.07.1992.

Sur l'axe 2, *Nephtys sp.*, *Spiophanes bombyx*, *Spio sp.*, *Phyllodoce sp.* et *Macoma balthica* sont les taxa méiobenthiques proches des teneurs en matière organique du sédiment et de sablons élevées et des densités macrobenthiques de *Nephtys sp.* relativement élevées ; enfin, les teneurs en sables fins et des densités macrobenthiques de *Nephtys cirrosa* y sont faibles. Ces caractéristiques se rencontrent uniquement dans les stations A, B, J et M toutes dates confondues. Enfin, *Magelona mirabilis* est associé le 09.06.1993 aux densités macrobenthiques élevées de *Nephtys cirrosa* et aux teneurs du sédiment en sables fins supérieures à la moyenne. Les *Bivalves ind.* et les *Capitellidae ind.* sont également plutôt associés aux sables fins le 09.06.1993, mais ils "caractérisent" également certaines stations du 03.07.1992.

Lors du partitionnement de la variance (tableau 24 et figure 60), toutes les fractions inexplicables sont inférieures à 50 %. Les fractions "espace pur", "temps pur" et "espace-temps pur" ne sont pas significatifs alors que la fraction environnement total (47,39 %) est élevée et significative ($p \leq 0,001$; 999 permutations). La structuration des variables environnementales dans l'espace est relativement faible (16,37 %), celle dans le temps également (18,84 %), mais la structuration dans l'espace et le temps est beaucoup plus importante (28,61 %)

C'est ce modèle additif qui est donc retenu comme modèle final.

II.3.2.2.4. Conclusions des résultats (échelle 3, analyses systémiques prenant en compte les espèces macrobenthiques comme variables biotiques).

Les facteurs abiotiques ont plus d'importance que les facteurs biotiques dans la structuration du méiobenthos temporaire à cette échelle d'observation. Les trois variables abiotiques les plus explicatives sont les graviers, les sables fins et les pélites (ou sablons suivant l'approche).

Les espèces macrobenthiques retenues changent suivant que l'approche soit faite au niveau de la matrice environnement, c'est à dire incluant les facteurs

-a-	ACC		ACC partielle		inertie totale
	espèces.envirt	espèces.espace	(espèces.envirt)/espace	(espèces.espace)/envirt	
somme des valeurs propres canoniques	2,473	0,624	2,068	0,218	5,218
"overall test"	***	**	***	NS (p=0,630)	

-b-	ACC		ACC partielle		inertie totale
	espèces.envirt	espèces.temps	(espèces.envirt)/temps	(espèces.temps)/envirt	
somme des valeurs propres canoniques	2,473	0,853	2,007	0,387	5,218
"overall test"	***	***	***	NS (p=0,063)	

-c-	ACC		ACC partielle		inertie totale
	espèces.envirt	espèces.espace-temps	(espèces.envirt)/espace-temps	(espèces.espace-temps)/envirt	
somme des valeurs propres canoniques	2,473	1,213	1,765	0,505	5,218
"overall test"	***	***	**	NS (p=0,110)	

* : $p \leq 0,05$ ** : $p \leq 0,01$ *** : $p \leq 0,001$ NS : non significatif

tableau 24 : Somme des valeurs propres canoniques issues des ACC et ACC partielles et résultats des tests par permutations (999 permutations) effectués pour *l'approche additive*.

Analyses effectuées avec

-a- les variables environnementales et l'espace comme variables explicatives ; -b- les variables environnementales et le temps comme variables explicatives ; -c- les variables environnementales et l'espace-temps comme variables explicatives

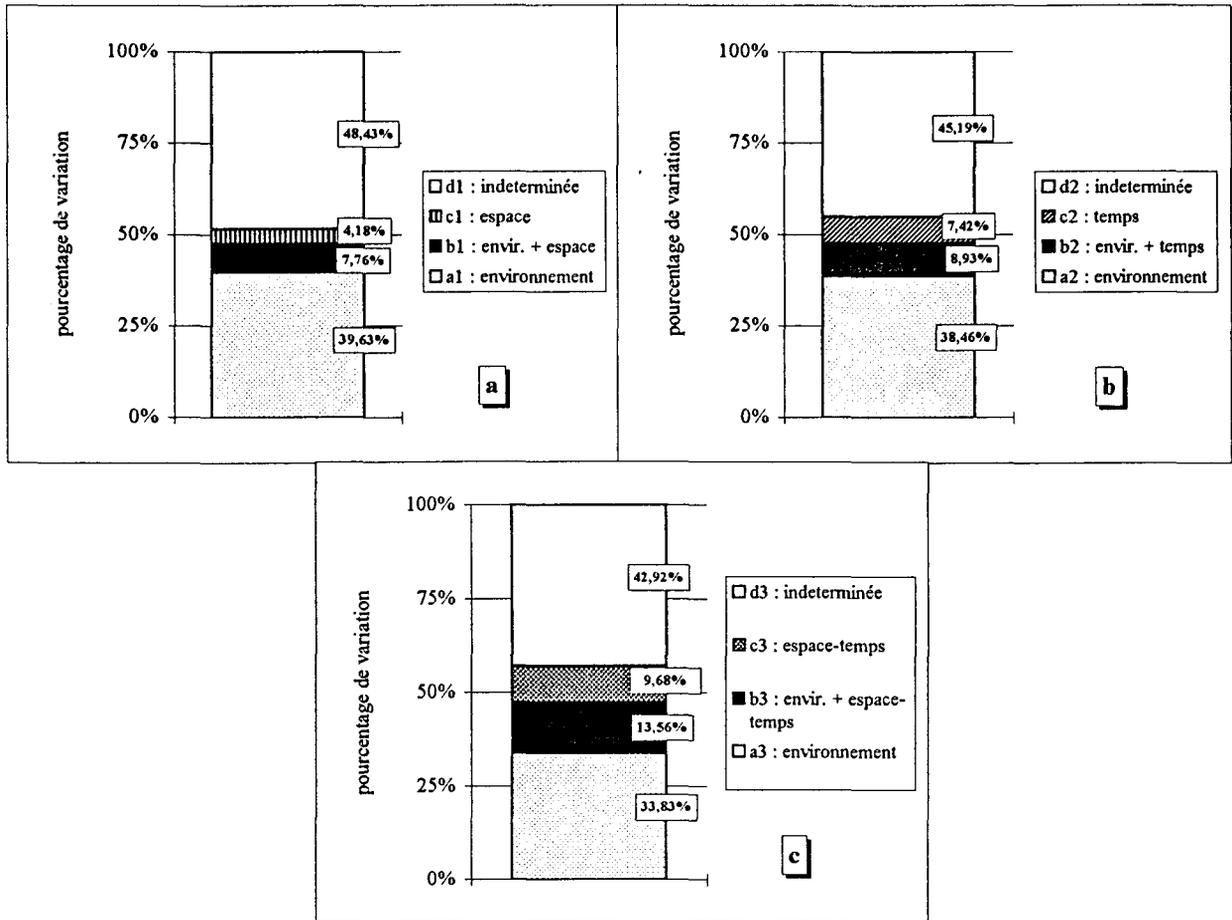


Figure 60 : Partitionnement de la variance de la matrice méiobenthos temporaire suivant *l'approche additive*
 a- analyse avec les variables environnementales et l'espace comme variables explicatives
 b- analyse avec les variables environnementales et le temps comme variables explicatives
 c- analyse avec les variables environnementales et l'espace-temps comme variables explicatives

biotiques et abiotiques (Eumida sanguinea, Nephtys cirrosa et Chaetozone setosa) ou au niveau de la seule matrice biotique (Lanice conchilega, Nephtys cirrosa et Nephtys sp.). Seul Nephtys cirrosa est commun aux deux groupes. Cela implique une relative fragilité à l'interprétation possible de l'influence réelle de du macrobenthos au niveau spécifique sur les taxa méiobenthiques temporaires. C'est plus l'influence indirecte due à la relation entre les espèces macrobenthiques et le type de fraction granulométrique dominant qui doit entrer en ligne de compte comme l'illustrent le cas de Nephtys cirrosa retenue dans les deux approches (espèce typiquement sabulicole) et l'approche différentielle dans laquelle l'effet des facteurs biotiques sur la structuration du méiobenthos temporaire n'est plus significatif quand l'effet des variables abiotiques est éliminé.

Dans le modèle final retenu, la structuration dans l'espace-temps des variables environnementales permet d'expliquer une part importante de la variabilité du méiobenthos temporaire (28,61 %). La part totale de variance expliquée par les variables « temps » et « espace » est du même ordre de grandeur à cette échelle d'observation (respectivement 18,84 % et 16,37 %). Enfin, il y a toujours 42,92 % de variance inexpliquée dans le modèle final retenu (approche additive).

II.4. DISCUSSION

Les résultats obtenus s'ajustent au modèle des relations entre l'échelle spatiale d'échantillonnage et l'importance relative des processus biotiques et abiotiques contrôlant l'hétérogénéité proposé par Pinel-Alloul (1995) : domination des facteurs biotiques sur les facteurs abiotiques à une échelle spatiale d'observation fine et domination des facteurs abiotiques à une échelle spatiale plus importante (figure 6). Un résultat similaire a été obtenu par Chabot & Bourget (1988) pour la balane *Semibalanus balanoides* sur substrat rocheux. L'explication de la structure spatiale (et temporelle) décelée au niveau du méiobenthos temporaire s'avère donc indissociable de l'échelle d'observation à laquelle l'observateur se trouve. Sans en connaître les limites exactes, nous avons donc travaillé à deux niveaux hiérarchiques (ou échelles d'organisation) différents de l'écosystème. Le fait que la fréquence d'échantillonnage dans le temps ait été plus importante pour l'échelle de 1 km² par rapport à celle de 40km² ne biaise en rien les résultats ; en effet, cette stratégie d'échantillonnage est basée sur l'hypothèse qu'un système à grande échelle spatiale a une évolution lente (Allen *et*

al., 1987 ; Allen & Hoekstra, 1991 ; Morrisey *et al.*, 1992b). D'autre part, ce suivi aurait été irréalisable en terme de logistique et temps de dépouillement.

Les mécanismes écologiques permettant d'expliquer les résultats obtenus varient également en fonction de l'échelle d'observation. Ils ne sont cependant pas exclusifs, mais complémentaires.

Echelle d'observation de 1 km² (prise en compte des groupes trophiques du macrobenthos comme variables biotiques).

A l'échelle de 1 km², les dépositives de sub-surface (associés aux pélites et sables), les mixtes et les dépositives de surface du peuplement macrobenthique semblent avoir la plus grande influence sur l'évolution du peuplement méiobenthique observé. Les suspensives et les carnivores ont un rôle significatif, mais plus faible. Cette influence sur les taxa méiobenthiques temporaires ne peut cependant être interprétée en terme d'interaction négative. En effet, les analyses ont montré que la variabilité spatiale de la répartition du méiobenthos temporaire est faible et inférieure dans tous les cas à cette échelle d'observation à la variabilité temporelle ; d'autre part le pas d'échantillonnage et la méthode de prélèvements utilisés dans ce travail ne permettent pas d'observer la mortalité et la disparition de certaines populations de post-larves ayant pourtant sédentarisé. Il est nécessaire de préciser à nouveau qu'il n'est observé, avec cette stratégie d'échantillonnage, que le méiobenthos temporaire survivant à une sédentarisation entre deux dates de prélèvement ou très récemment sédentarisé. Les associations et les oppositions observées, donc les relations de « causalité » dans nos analyses, ne peuvent alors rigoureusement s'analyser qu'en terme de "facilitation" ou d'interaction positive. La mise en évidence d'interactions négatives requiert de futures expérimentations *in situ* et/ou "*in vitro*". La présence par exemple de *Spiophanes bombyx* dans le méiobenthos liée à la présence en densités faibles de dépositives de sub-surface dans le macrobenthos ne peut pas s'interpréter en terme d'interaction négative.

Dans la bibliographie, la majorité des travaux sur les relations entre les groupes trophiques du macrobenthos (notamment les dépositives) et la sédentarisation puis la survie des post-larves concerne les impacts négatifs en termes de prédation, compétition pour les ressources trophiques, mortalité indirecte des larves et juvéniles par altération du substrat, compétition pour l'espace (Rhoads & Young, 1970 ; Eagle, 1975 ; Woodin, 1976 ; Hunt *et al.*, 1987 ; Olafsson, 1989 ; Brey, 1991). Or, quel que soit le groupe trophique retenu parmi ceux expliquant le plus de variabilité dans l'évolution du méiobenthos temporaire (tableau 4), il y a

toujours des taxa méiobenthiques présents. Nos résultats suggèrent donc, appuyant en cela les travaux de Olafsson (1989) et Gallagher *et al.* (1983), que les phénomènes de facilitation entre adultes et post-larves sont des facteurs aussi importants que les phénomènes d'inhibition dans l'évolution des communautés des sédiments meubles. Par ailleurs, l'influence importante et prédominante des déposivores sur le recrutement méiobenthique et la survie des post-larves par rapport à l'impact secondaire des suspensivores est mise en évidence dans notre travail à l'échelle de 1 km² et confirme les observations de Olafsson *et al.* (1994) ; un argument supplémentaire est donc apporté à l'encontre du modèle proposé par Woodin (1976) et déjà critiqué notamment par Gray (1981) et Olafsson *et al.* (1994), modèle qui stipule que :

- (a) les suspensivores en grande densité ont une action inhibitrice sur la sédentarisation en filtrant les larves prêtes à sédentariser à proximité du sédiment ;
- (b) les accumulations importantes de déposivores ont une action négative par leur activité de nutrition sur la sédentarisation en ingérant ou perturbant les jeunes post-larves ;
- (c) les tubicoles, par leur occupation importante de l'espace, leur mode de nutrition et leur fécès inhibent la sédentarisation.

Echelle d'observation de 1 km² (prise en compte des espèces macrobenthiques comme variables biotiques).

Notre interprétation est renforcée par l'approche des interactions au niveau des espèces macrobenthiques comme variables biotiques. En effet, les principales espèces macrobenthiques retenues expliquant le plus de variance dans l'évolution du peuplement méiobenthique temporaire sont déposivores de sub-surface (*Notomastus latericeus*), déposivores de surface (*Eunereis longissima* et *Spiophanes bombyx*) ou mixtes (*Spio martinensis* et *Lanice conchilega*) (tableau 9). *Eunereis longissima* peut être, suivant sa taille, déposivore de surface ou prédateur. Une seule espèce est suspensivore (*Ensis directus*) et une carnivore (*Pholoe cf minuta*). Cette dernière espèce a très peu d'influence sur le peuplement dans la mesure où elle est simplement fortement corrélée à *Notomastus latericeus*, espèce expliquant le plus de variance (figure 33) ; son impact direct au niveau écologique est donc *a priori* limité.

Les principales espèces macrobenthiques présentant une influence significative sur le méiobenthos temporaire construisent des tubes ou des gangues de mucus. Le troisième point du modèle de Woodin (1976), stipulant que les tubicoles inhibent la sédentarisation, ne semble donc pas confirmé par ces résultats. Les espèces macrobenthiques tubicoles ont donc bien une

influence majeure sur la dynamique des post-larves et juvéniles, mais cette influence n'est pas systématiquement une inhibition. Nous confirmons donc plutôt les conclusions de Young & Rhoads (1971) et Gallagher *et al.* (1983) par l'interprétation d'une action de modification du sédiment par ces espèces tubicoles facilitant la sédentarisation et le maintien de certaines espèces. Pour Gallagher *et al.* (1983), ces espèces tubicoles interviendraient également en modifiant l'écoulement à proximité du fond comme l'ont illustré Eckman *et al.* (1981) par exemple. La modification de la stabilisation du sédiment a d'ailleurs pu être observée chez *Lanice conchilega* et *Spiophanes bombyx* (obs. pers.). Enfin, il semble que l'impact des polychètes sur les juvéniles soit plus important que celui des bivalves ; cette tendance a déjà été notée par Olafsson (1989) et Whitlatch & Zajac (1985).

Bilan des approches à l'échelle de 1 km².

Le modèle de Woodin (1976) n'est pas rejeté dans sa totalité par les résultats obtenus dans ce travail. Il est constaté que, dans le milieu, les phénomènes de facilitation/inhibition interagissent, aboutissant toujours d'après nos résultats à la présence de méiobenthos temporaire dans le sédiment. En effet, les stations sans méiobenthos temporaire à cette échelle d'observation ne résultent pas de la présence d'un facteur biotique particulier mais apparaissent seulement en période hivernale. La réussite de la sédentarisation et la survie des juvéniles dépend de l'influence de nombreux paramètres dans la dynamique du macrobenthos : les réponses varient en fonction des groupes trophiques comme cela a été illustré dans ce travail, mais également de la densité des adultes (Whitlatch & Zajac, 1985), du type granulométrique du substrat pouvant modifier le type d'alimentation de certaines espèces comme l'a montré Olafsson (1989) par exemple avec *Macoma balthica*. Thrush *et al.* (1996) ont même mis en évidence des interactions opposées entre juvéniles et adultes suivant le type de sédiment. Enfin, suite aux résultats concernant l'approche de l'influence du macrobenthos au niveau spécifique, il apparaît que les interactions adultes-juvéniles doivent être prises en considération au niveau des espèces plus qu'à l'échelle des groupes fonctionnels. A chaque "rencontre" entre un individu d'une espèce macrobenthique au stade adulte et un individu d'une espèce macrobenthique au stade juvénile méiobenthique apparaît une interaction dont la réponse est systématiquement spécifique, dépend fortement des conditions du milieu (biotiques et abiotiques) au moment et à l'endroit de l'observation, et de l'histoire du système.

Un exemple de cette complexité du système concerne le Solenidae suspensivore *Ensis directus* dont les fortes densités macrobenthiques n'ont pas eu un impact prédominant sur la

structuration du peuplement méiobenthique comme cela était attendu suite aux résultats obtenus sur d'autres espèces de Bivalves suspensivores notamment par André *et al.* (1993) et André & Rosenberg (1991). Par contre, les quelques juvéniles d'*Ensis sp.* présents sont localisés dans les zones de fortes abondances de *Lanice conchilega* adultes.

La faible importance de la variabilité spatiale dans la répartition du méiobenthos temporaire tend à confirmer que la fixation des post-larves s'effectue avec la même intensité sur toute la zone, phénomène déjà mis en évidence en Baie de Seine par Lambert (1991) et Dauvin (1992) chez *Pectinaria koreni* et *Owenia fusiformis*.

Les observations et les analyses effectuées dans notre travail permettent, par ailleurs, à l'échelle de 1km², de préciser l'importance de ces interactions adultes-juvéniles : dans le meilleur des cas, c'est à dire en prenant en compte le modèle final du partitionnement de la variance dans un cadre spatio-temporel, la variabilité inexpliquée par les groupes trophiques et par les espèces macrobenthiques est respectivement de 67,02 % et 60,85 %. Cette importance de la fraction indéterminée dans le partitionnement de la variance indique que le comportement macrobenthique tel qu'il est abordé n'est pas seul dominant dans la structuration et l'évolution du méiobenthos temporaire. D'autres facteurs non pris en compte à cette échelle ou dont l'échantillonnage est mal adapté peuvent avoir une importance : les prédateurs épibenthiques (Aarnio *et al.*, 1991 ; O'Connor, 1993 ; Olafsson *et al.*, 1994), les Turbellariés (Watzin, 1983, 1986), les poissons (Keough & Downes, 1982 ; Coull, 1988 ; Palmer, 1988b ; Aarnio *et al.*, 1991), les accidents hydroclimatiques (Bachelet, 1987) par exemple. Les phénomènes d'inhibition/attraction chimiques (Woodin, 1986, 1991 et 1993 ; Rodriguez *et al.*, 1993) et la présence de parasites dans les organismes benthiques (Sousa, 1991) sont des facteurs ne pouvant facilement être pris en considération, mais ils peuvent également jouer un rôle très important au niveau de la répartition des post-larves au moment de la sédentarisation et durant la phase méiobenthique temporaire. Par ailleurs, l'impact du macrobenthos peut avoir une importance fonctionnelle beaucoup plus importante à une échelle spatiale différente. Olafsson *et al.* (1994) indiquent que la fréquence de mise en évidence d'effets inhibants des adultes sur les juvéniles est beaucoup plus importante en laboratoire qu'*in situ*. Ces auteurs précisent alors que le laboratoire représente un terrain idéal pour identifier les mécanismes de compétition, d'interactions et de prédatons. Les résultats obtenus dans ces travaux peuvent cependant produire des informations trompeuses quant à la solidité et l'importance des interactions testées. Pour d'autres auteurs (Black & Peterson, 1988 ; Ertman & Jumars, 1988 ; Young, 1989), si les effets observés *in vitro* ne peuvent être retrouvés et reproduits *in situ*, cela signifie

que d'autres facteurs masquent et "passent au dessus" des interactions adultes-juvéniles dans les conditions naturelles, c'est à dire dans l'écosystème et sa complexité intrinsèque. Cela nous ramène de nouveau au problème de l'échelle d'observation : la quasi totalité des expériences sus-mentionnées sont réalisées à "micro-échelle", c'est à dire quelques mètres au maximum. L'impact de ces résultats a cependant été discuté dans un contexte beaucoup plus large, jusqu'au niveau du peuplement dans certains cas (André *et al.*, 1993). Notre travail montre que ces interactions mises en évidence en laboratoire sont encore importantes à une échelle spatiale d'environ 1km², dans un cadre spatio-temporel et en observant avec une unité d'échantillonnage de 20 cm² et une distance inter-station minimale de 391 mètres. Ces facteurs n'expliquent cependant pas toute la variabilité dans la cinétique du peuplement méiobenthique temporaire et doivent revêtir une plus grande importance aux échelles d'observations inférieures, comme l'illustrent justement les expériences réalisées à micro-échelle (voir la revue dans Olafsson *et al.*, 1994). Par ailleurs, au delà de cette échelle d'observation de 1 km², leur impact doit rapidement s'atténuer.

Echelle d'observation de 40 km² (absence de méiobenthos temporaire et variabilité spatiale)

Au niveau de l'échelle spatiale d'observation de 40 km², ce sont les facteurs abiotiques, et plus précisément les catégories granulométriques qui structurent le plus la distribution et l'évolution de la méiofaune temporaire. L'absence de juvéniles semble liée à un taux en pélites faible mais ce résultat doit être confirmé. Les graviers (associés aux sables grossiers) et les sables fins sont les catégories les plus discriminantes. Les sablons ou les pélites suivant l'approche, les sables grossiers et la teneur en matière organique du sédiment jouent un rôle secondaire. De plus, la variabilité spatiale de la distribution du méiobenthos temporaire est significative. Cette variabilité spatiale et l'absence totale d'individus dans certaines zones peuvent refléter plusieurs phénomènes :

- soit une sélection du substrat au moment de la sédentarisation (Butman, 1986, 1987, 1989) ;
- soit une mortalité différentielle après une sédentarisation qui s'est effectuée de façon massive sur des fonds favorables et défavorables (Lambert, 1991 ; Dauvin, 1992) ;
- soit un phénomène de remise en suspension passif et/ou actif (Armonies, 1992, 1994 ; Günther, 1992 ; Thiébaud *et al.*, 1996 ; Olivier *et al.*, 1996).

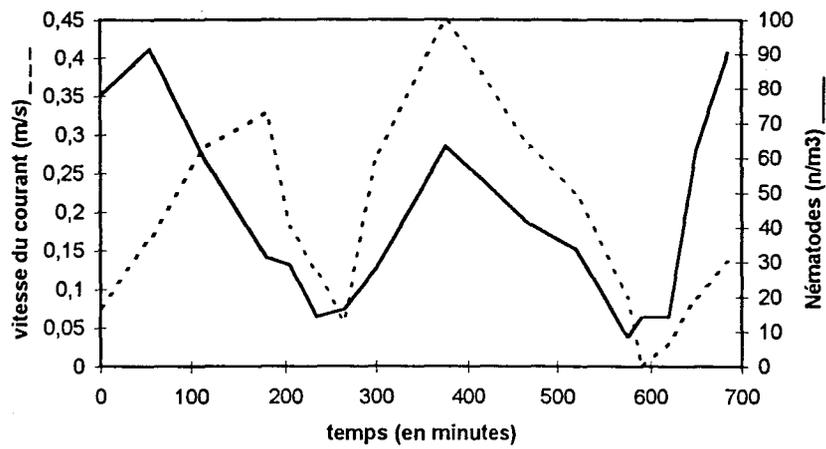


Figure 61 : Evolution du nombre de nématodes présents dans la masse d'eau (à 1 mètre du fond) en fonction de la vitesse du courant durant un cycle de marée. (site de Gravelines, 22.06.1991)

La première possibilité semble peu probable dans la mesure où le choix du substrat s'effectue à micro-échelle, du mm à quelques cm, voire m (Butman, 1987) après une sédentarisation passive déterminant la distribution à plus grande échelle (Butman, 1989). Si ce phénomène actif avait une importance à une échelle spatiale plus grande, la probabilité de le détecter aurait été identique et même plus importante à l'échelle de 1 km². Or, aucun prélèvement en période de sédentarisation importante ne s'est avéré vide. La seconde possibilité est très probable, d'autant plus que cette mortalité sur des fonds défavorables intervient très rapidement après la sédentarisation (Dauvin, 1992 ; Thiébaud, 1994). La troisième et dernière possibilité est également envisageable et même très probable. En effet, de nombreux travaux récents ont mis en évidence l'existence d'un transport des post-larves et des juvéniles permettant une modification de la distribution du méiobenthos temporaire à une échelle spatiale allant de quelques mètres à plusieurs kilomètres (Günther, 1992). Il peut alors en résulter un changement de distribution de populations entières comme l'ont observé Beukema & De Vlas (1989), Armonies & Hellwig-Armonies (1992) et Armonies (1996) avec *Macoma balthica* dans la Wadden Sea. Les principales espèces composant le peuplement étudié possèdent "cette aptitude" à une remise en suspension passive et/ou active (Armonies, 1992 ; Olivier *et al.*, 1996a et b). Ce phénomène a par ailleurs été observés dans la Baie sud de la mer du Nord (Hamerlynck & Mees, 1991). Dans la zone d'étude, la remise en suspension à cause de l'érosion due aux courants de marée a pu être observée à un mètre du substrat au niveau des nématodes (figure 61) conformément aux observations de Palmer (1984, 1986 & 1988a) et Palmer & Gust (1985).

Echelle d'observation de 40 km² (influence du macrobenthos au niveau des groupes trophiques et des espèces)

Les groupes trophiques du macrobenthos n'ont aucune influence significative sur le méiobenthos temporaire à cette échelle d'observation. Par contre, au niveau spécifique, *Eumida sanguinea*, *Nephtys cirrosa* et *Chaetozone setosa* apparaissent comme significativement influentes sur le méiobenthos temporaire. *Eumida sanguinea* et *Chaetozone setosa* sont cependant liés aux graviers et ne doivent pas avoir d'impact direct sur les juvéniles. Le fait qu'*Eumida* sp. dans le méiobenthos soit lié aux densités macrobenthiques d' *Eumida sanguinea* doit être interprété avec précaution : en effet, à petite échelle aucune relation de cet ordre n'a pu être établie dans la mesure où *Eumida sanguinea* n'est pas apparue comme espèce influente

majeure sur le méiobenthos. Cette corrélation entre les deux classes d'âge observée à cette échelle d'observation de 40 km² est donc sûrement la résultante d'une répartition identique à grande échelle sur un substrat similaire sans qu'une interaction directe puisse être mise en évidence. Le même phénomène est observé pour *Lanice conchilega* : aucune relation nette entre les densités macrobenthiques de *Lanice conchilega* et les juvéniles à l'échelle de 1 km², mais corrélation à l'échelle de 40 km² quand les variables biotiques seules sont prises en compte. L'interprétation en terme de corrélation est donc fortement dépendante de l'échelle spatio-temporelle d'observation (Piantadosi *et al.*, 1988 ; Manly, 1992). La troisième espèce sélectionnée, le Nephtyidae *Nephtys cirrosa* a simplement un rôle de "remplacement" du facteur sablons, mais en lui étant opposé. Lors de l'approche indépendante, il est intéressant de noter l'association entre les *Nephtys* sp. dans le méiobenthos et les *Nephtys* sp. dans le macrobenthos (qui n'ont pu être identifiés au niveau spécifique à cause de leur très petite taille). Ces espèces sont par ailleurs "opposées" à *Nephtys cirrosa*. Ce résultat peut être interprété en terme de recrutement en cours dans une zone pauvre en *Nephtys cirrosa* et riche en sablons et pélites. Il est alors fortement probable que ce Nephtyidae soit *N. hombergii* (ou *assimilis*).

A part *Nephtys cirrosa*, les autres espèces macrobenthiques sélectionnées au niveau de l'approche globale et de l'approche indépendante sont différentes : cela illustre la relative fragilité des relations pouvant être attribuées à l'interaction espèces macrobenthiques - juvéniles. Ce ne sont donc pas les espèces macrobenthiques les plus importantes en densité qui permettent d'expliquer une partie de la variabilité du méiobenthos temporaire à cette échelle de 40 km², mais des espèces ayant une répartition localisée à certains types sédimentaires.

A cette échelle spatiale d'observation de 40 km² (échelle 3), près de la moitié de la variation reste inexpliquée lors du partitionnement de la variance. Il y a donc des facteurs ayant une influence importante sur la dynamique du peuplement méiobenthique temporaire qui n'ont pas été pris en compte : parmi "les candidats potentiels", citons les événements hydroclimatiques (Bachelet, 1987 ; Rees *et al.*, 1977), et au niveau du sédiment des paramètres non mesurés qui ont certainement une importance non négligeable : la porosité, la perméabilité ou la capillarité (Thiébaud, 1994). Ces facteurs pourraient par ailleurs avoir également une influence à une échelle d'observation inférieure.

Enfin, la structure hiérarchique de l'écosystème doit intervenir fondamentalement dans l'explication de la dynamique observée à une échelle d'observation donnée : intervention au niveau des interactions d'échelles d'organisations et des transferts d'échelle : interactions et

transferts des échelles supérieures sur les échelles inférieures et des échelles inférieures sur les supérieures.

Discussion du choix des variables explicatives dans l'étude

Etant donnée l'importance de la part de variabilité inexpliquée à toutes les échelles d'observation prises en compte (de 43 à 67 %), il s'avère que le choix que nous avons effectué pour étudier les facteurs influençant la dynamique du méiobenthos temporaire est incomplet et, pour certaines variables détaillées ci-dessous, le niveau de précision des mesures est peu judicieux.

La teneur en matière organique du sédiment

La matière organique a été retenue comme dernière variable structurante significative à l'échelle de 40 km². Son influence n'est par contre pas significative à l'échelle d'observation de 1 km². Ce résultat n'est pas surprenant dans la mesure où ce paramètre est une évaluation synthétique de nombreuses variables différentes pouvant avoir, indépendamment, une influence sur la sédentarisation et la survie subséquente des juvéniles en terme notamment de source trophique (Gerlach, 1978 ; Webb *et al.*, 1993) : phytoplancton sédimenté, bactéries, phytobenthos. Par ailleurs, l'importance de la teneur en matière organique du sédiment à une grande échelle spatiale d'observation reflète uniquement, à notre avis, le type de sédiment sous-jacent : les pélites et le taux de matière organique sont étroitement liés. Aux graviers et sables grossiers sera associée très peu de matière organique. A une échelle d'observation plus fine, il est normal que ce facteur n'ait aucune influence, car ce sont alors les flux de matières organiques qui sont importants au niveau des peuplements, et non la matière organique mesurée à un temps *t* et représentant majoritairement la part réfractaire de la matière organique (P. Herman, com. pers.).

Méiobenthos permanent

Le méiobenthos permanent, en l'occurrence les nématodes largement dominants dans la zone étudiée (Vincx, 1988 ; Heip *et al.*, 1990), ne montre aucune influence significative sur la dynamique du méiobenthos temporaire à quelque échelle d'observation que ce soit. A cela plusieurs raisons peuvent être invoquées : tout d'abord l'influence des nématodes sur les post-larves peut éventuellement exister, mais surtout au niveau de l'occupation de l'espace, de la perturbation du sédiment (Watzin, 1986 ; Nehring *et al.*, 1990 ; Zobrist & Coull, 1992), de la

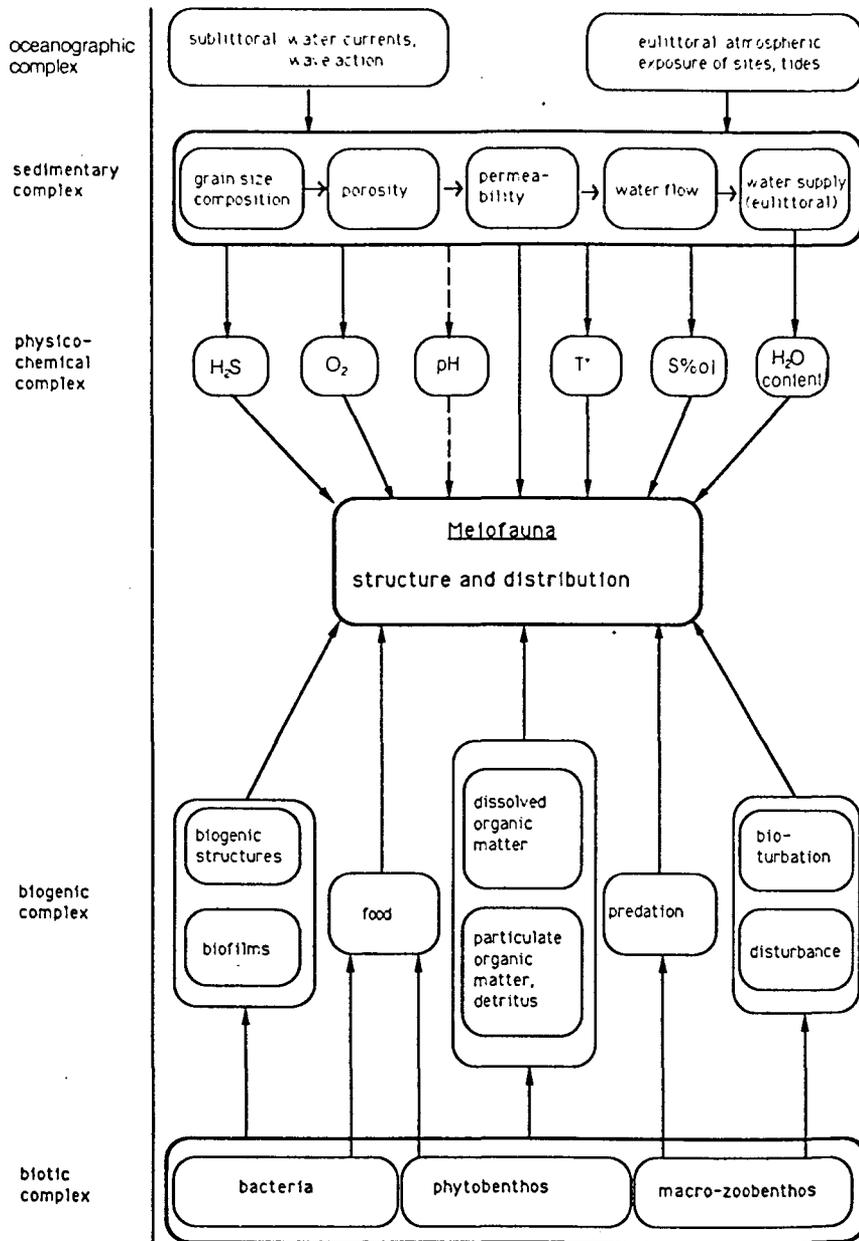


Figure 62 : Schéma des principaux facteurs structurant l'habitat de la méiofaune (Giere, 1993)

compétition pour la nourriture et de manière beaucoup plus marginale au niveau prédation d'après M. Vincx (com. pers.). La prédation des post-larves de polychètes par des nématodes prédateurs a cependant été suggéré par Danovaro *et al.* (1995). Pour ces auteurs, cette prédation aurait un impact sélectif sur certaines familles de post-larves. Les Turbellariés pourraient avoir à ce niveau une influence beaucoup plus grande (Watzin, 1986). Par ailleurs, ces interactions se produisent à une échelle spatiale très petite qui n'apparaît pas dans notre étude : Findlay (1981) a montré que les nématodes présentent une distribution agrégée sur un échelle de 5 cm². Cela conduit à la nécessité de travailler, au niveau macrobenthique, quasiment à l'échelle individuelle.

Il conviendrait donc d'affiner les résultats en prenant en compte le maximum de paramètres caractérisant l'habitat de la méiofaune d'après le schéma de Giere (1993) (figure 62) et d'étudier *in situ* les interactions à une échelle spatio-temporelle plus fine.

Incorporation du temps

Le facteur temps s'est avéré très important et même prédominant dans l'explication de la dynamique du méiobenthos temporaire aux deux échelles d'investigation. Le groupement avec contrainte de contiguïté temporelle effectué à l'échelle de 1 km² au niveau des stations de prélèvements individuelles et sur la totalité des stations à l'échelle d'observation (figure 28) indique que "l'ensemble est différent de la somme des parties". Le fait de grouper les stations permet de filtrer les fluctuations de hautes fréquences ayant un intérêt, une interprétation et une importance localement (donc à un niveau hiérarchique de l'écosystème inférieur) tout en gardant les ruptures et bifurcations plus importantes à l'échelle d'observation de 1 km². A cette échelle, ces ruptures peuvent alors refléter l'influence d'un niveau hiérarchique supérieur représenté dans notre travail par la variable temps (facteur historique) au niveau des phénomènes saisonniers (en l'occurrence les périodes de sédentarisation et l'influence des conditions hydroclimatiques) et au niveau de la "tendance".

Au niveau saisonnier, ce sont surtout les principales périodes de recrutement méiobenthique qui apparaissent les plus influentes dans les analyses : mai, juin et juillet notamment. Au niveau de l'échelle de 1 km², plus souvent échantillonnée, l'AFC et le corrélogramme de Mantel mettent en évidence l'existence d'un pseudo-cycle annuel : pratiquement les mêmes espèces principales apparaissent chaque année (tableau 3) : *Eumida*, *Abra*, *Lanice*, *Phyllodoce*, *Spiophanes* mais le mois d'apparition ne peut être prévu avec

précision, seule la période principale peut être estimée : printemps et début de l'été. C'est donc au niveau des ensembles de trajectoires du système que l'évolution temporelle peut être prédite et non au niveau de trajectoires isolées. La période de sédentarisation semble gouverner majoritairement le devenir du peuplement méiobenthique temporaire. Cependant, des bifurcations dans le système sont observées à d'autres périodes, notamment en hiver et au passage hiver-printemps (février à mai 92, entre octobre et décembre 1992 et durant l'hiver 92/93). Ces basculements sont détectés par l'AFC (figure 20) et le groupement avec contrainte de contiguïté temporelle (figure 28).

L'existence de ces bifurcations donne alors un caractère historique à l'évolution du système (Prigogine, 1993).

Par ailleurs, la variable "jours" dans la matrice temps s'avère toujours avoir une influence significative sur le peuplement méiobenthique temporaire : la tendance interprétée en termes de "flèche du temps" a donc une importance sur l'évolution du peuplement : la "flèche du temps" a un rôle créateur de structures.

Incorporation de l'espace

L'absence d'influence importante de l'espace à l'échelle de 1 km² a pu être interprétée en terme écologique. L'importance de cette variable spatiale à l'échelle d'observation supérieure (40 km²) a également une interprétation écologique. Cependant, la modélisation de l'espace sous forme d'un polynôme (d'ordre 3 dans notre cas) ne permet pas d'extraire toute l'information spatiale présente. Il convient donc d'être prudent dans l'interprétation des résultats notamment en ce qui concerne l'échelle de 1 km² où la structure spatiale n'a pas d'influence mais sous sa forme modélisée par un polynôme. De manière similaire, la structure de l'espace à l'échelle d'observation de 40 km² a une influence mais uniquement telle qu'elle est modélisée par un polynôme d'ordre 3.

Chapitre III

**Dynamique du peuplement macrobenthique
des sables fins envasés : impact du
recrutement massif d'*Ensis directus* et
influence de l'échelle d'observation**

CHAPITRE III

Dynamique du peuplement macrobenthique des sables fins envasés : impact du recrutement massif d'*Ensis directus* et influence de l'échelle d'observation

III.1. INTRODUCTION

Les études des peuplements macrobenthiques prennent rarement en considération les échelles d'espace et de temps dans les stratégies d'échantillonnage et d'analyse (Morrisey & Underwood, 1992 ; Morrisey *et al.*, 1992a, b ; Lindegarth *et al.*, 1995). Or, la structuration dans l'espace des espèces macrobenthiques a été mise en évidence depuis les plus petites échelles (Levinton, 1972 ; Volckaert, 1987 ; McArdle & Blackwell, 1989 ; Jones *et al.*, 1990) jusqu'aux plus grandes (Jones *et al.*, 1990 ; Sanvicente-Añorve, 1995). La variabilité dans le temps est également perceptible à plusieurs échelles : depuis le jour jusque l'année et au delà (Morrisey *et al.*, 1992b).

Les stratégies d'échantillonnage *in situ* concernent cependant toujours un quadrillage au niveau d'un peuplement complet quand il est sous forme d'isolat (Thiébaud, 1994) ou d'une partie d'un peuplement quand il forme un continuum (Dewarumez, 1979 ; Davoult, 1988 par exemple). L'espacement entre les stations de prélèvement est alors relativement important (Morrisey & Underwood, 1992 ; Morrisey *et al.*, 1992a). Lorsque des structures, la plupart du temps édaphiques, sont *a priori* identifiées, la stratégie consiste souvent à prélever selon un transect si un gradient est soupçonné (Buhl-Mortensen & Hoisaeter, 1993) ou à sélectionner une station considérée comme représentative dans chaque zone ou chaque peuplement (Dauvin, 1984). Pour les suivis à long terme, en général une à deux stations sont prises en considération sur un site donné (Dewarumez *et al.*, 1986 ; Dauvin & Ibanez, 1986 ; Service & Feller, 1992).

Dans le cadre du Programme National d'Océanographie Côtière - suivi à long terme (PNOC-slt), quatre sites macrobenthiques subtidaux situés en Manche - Mer du Nord ont été sélectionnés avec une station de prélèvement sur chaque site (Dauvin & Ibanez, 1995). A chaque station sont prélevés quatre à dix fois par an 10 réplicats de 0,1m² ; ces réplicats sont additionnés afin d'obtenir une densité d'individus macrobenthiques "par m²". Le site de

Gravelines situé dans la communauté des sables fins envasés est le site le plus septentrional parmi ceux sélectionnés.

Morrisey *et al.* (1992b) estiment que l'évolution d'un peuplement macrobenthique, lorsqu'il est observé à une fenêtre spatiale faible, est le reflet de l'influence des facteurs agissant à grande échelle (mouvements des masses d'eau, courants, phénomènes saisonniers...) et de manière aussi importante, voire plus importante, des facteurs agissant à petite échelle (disponibilité en nourriture, oxygène, pollution, prédation...). Pour Frontier *et al.* (1992), une dynamique en un point précis ne représente nullement la dynamique de la population sur son espace réel de répartition. Wiens (1989) quant à lui pense que les études conduites sur le long terme à une échelle d'observation spatiale petite ont une capacité de prédiction faible. Pour Mc Ardle *et al.* (1990), la variabilité temporelle est donc fortement dépendante de l'échelle spatiale d'observation. Si nous nous plaçons dans le cadre d'une vision hiérarchique des écosystèmes, il est alors possible de se demander dans quelle mesure l'évolution du peuplement à l'échelle d'observation « du m² » reflète l'évolution du peuplement à une échelle d'observation spatiale plus grande. Par ailleurs, on peut s'interroger sur la variabilité entre les réplicats.

L'objectif du travail présenté dans ce chapitre est donc principalement d'étudier la variation pendant deux ans du peuplement macrobenthique du site de Gravelines en prenant en considération l'influence d'une sélection de paramètres abiotiques du milieu, l'impact du recrutement massif d'une nouvelle espèce pour le site : *Ensis directus* (Luczak *et al.*, 1993) qui constitue une "expérimentation naturelle" et l'espace. Trois échelles spatiales d'observation (emboîtées) ont été choisies : la première échelle correspond à celle de la série temporelle (d'une surface qui est estimée être *a priori* d'environ 50 m²), la seconde et la troisième couvrent des superficies d'environ 1 km² et 40 km². La variabilité suivant l'échelle temporelle d'observation n'a pas été prise en compte dans notre travail. En effet, la mise en place d'une stratégie permettant la prise en compte à la fois des échelles spatiales et temporelles est très difficile à réaliser car cela nécessiterait le déploiement de moyens très lourds au niveau logistique, financier et en temps de dépouillement des données.

III.2. MATERIELS & METHODES

III.2.1. Echelle 1

III.2.1.1. Analyses exploratoires

Une AFC a été réalisée en tenant compte de chaque station sur la matrice [130 objets x 58 espèces macrobenthiques] (figure 9). Les espèces présentes une fois en un exemplaire ont été éliminées. Les objets correspondent aux 10 stations prélevées à 13 dates (toutes les dates du tableau 1 sauf le 09.06.1993 où seule la densité totale "par m²" est disponible). Cependant, pour six dates de prélèvements, les données de densités pour chacune des dix stations n'étaient pas disponibles : le 03.12.1991, 8 stations sont utilisées, 7 le 01.10.1992 et 5 les 03.07.1992, 09.12.1992, 11.03.1993 et 09.04.1993. La matrice est donc réduite à [105 objets x 58 espèces]. Chaque station est localisée précisément par rapport aux autres dans l'espace.

Une autre AFC a été effectuée sur les densités « par m² » ; les densités totales "par m²" sont disponibles pour tous les relevés (14). La matrice de données est [14 relevés x 58 espèces].

La classification a été effectuée sur les mêmes matrices en utilisant la distance de Bray-Curtis (D14) choix effectué d'après la forme du DRF de type "mature". La méthode de groupement selon l'association moyenne a été employée car elle présente le meilleur coefficient de corrélation cophénétique.

III.2.1.2. Evolution temporelle du peuplement

Pour le corrélogramme de Mantel, basé sur la matrice [105 objets x 58 espèces macrobenthiques], la distance de Bray-Curtis (D14) a été utilisée comme coefficient d'association.

Le groupement chronologique avec contrainte de contiguité n'a pu être effectué que sur les densités totales « par m² » ; en effet, les stations d'une date à l'autre ne sont pas comparables dans la mesure où la localisation de chaque station est différente d'un relevé à un autre à cette échelle d'observation (voir figure 63). La matrice des coefficients de Bray-Curtis (D14) a été calculée à partir de la matrice de données brutes [14 objets x 58 espèces].

III.2.1.3. Analyses systémiques

L'approche systémique a été limitée à cette échelle d'observation à l'introduction du temps et de l'espace dans les analyses. En effet, nous n'avons pas de prélèvements des variables environnementales simultanés pour chaque station. Ces prélèvements auraient été techniquement difficiles à réaliser.

Les matrices utilisées pour les différentes analyses sont les suivantes :

matrice espèces	espèces macrobenthiques <i>105 objets x 58 espèces</i>
matrice espace	valeurs du polynôme du 3ème degré des coordonnées x (long.) et y (lat.) de chaque station <i>105 objets x 9 variables</i>
matrice temps	-dates en jours juliens de chaque prélèvement par rapport à la 1ère date de prélèvement - mois de prélèvement codés en variable binaire <i>105 objets x 10 variables</i>
matrice espace-temps	combinaison des matrices espace et temps <i>105 objets x 19 variables</i>

III.2.2. Echelle 2

III.2.2.1. Analyses exploratoires

L'AFC a été effectuée sur la matrice [112 objets x 71 espèces]. Les 112 objets correspondent aux 8 stations échantillonnées à 14 reprises (figure 9 & tableau 1).

Pour la classification, la distance de Bray-Curtis (D14) a été utilisée. La méthode de groupement selon l'association moyenne a été employée car elle présente le meilleur coefficient de corrélation cophénétique.

III.2.2.2. Evolution temporelle du peuplement

La matrice de distance de Bray-Curtis (D14) entre stations à partir du tableau [112 objets x 71 espèces] a été utilisée pour le corrélogramme de Mantel.

Au niveau du groupement chronologique avec contrainte de contiguité temporelle, l'analyse a été effectuée en tenant compte de la somme des huit stations à chaque relevé, donc à l'échelle d'observation d'environ 1km².

III.2.2.3. Analyses systématiques

Les matrices utilisées pour les différentes analyses sont :

matrice espèces	espèces macrobenthiques <i>112 objets x 71 espèces</i>
matrice environnement	6 catégories granulométriques teneur en matière organique du sédiment <i>112 objets x 7 variables</i>
matrice espace	valeurs du polynôme du 3ème degré des coordonnées x (long.) et y (lat.) de chaque station <i>112 objets x 9 variables</i>
matrice temps	-dates en jours juliens de chaque prélèvement par rapport à la 1ère date de prélèvement - mois de prélèvement codés en variable binaire <i>112 objets x 10 variables</i>
matrice espace-temps	combinaison des matrices espace et temps <i>112 objets x 19 variables</i>

III.2.3. Echelle 3

III.2.3.1. Analyses exploratoires

L'AFC a été réalisée sur la matrice [48 objets x 47 espèces]. Les 48 objets correspondent aux 16 stations échantillonnées à trois reprises (figure 9 et tableau 1).

La classification a été effectuée sur la matrice de distances de Bray-Curtis (D14) choix effectué d'après la forme du DRF de type "mature". La méthode de groupement selon l'association moyenne a été employée car elle présente le meilleur coefficient de corrélation cophénétique.

III.2.3.2. Evolution temporelle du peuplement

Les relevés n'ayant été effectués qu'à trois dates, une approche de l'évolution temporelle par groupement avec contrainte de contiguité ou corrélogramme de Mantel n'est pas réalisable.

III.2.3.3. Analyses systématiques

Les matrices utilisées pour les différentes analyses sont :

matrice espèces	espèces macrobenthiques <i>48 objets x 49 espèces</i>
matrice environnement	6 catégories granulométriques teneur en matière organique du sédiment <i>48 objets x 7 variables</i>
matrice espace	valeurs du polynôme du 3ème degré des coordonnées x (long.) et y (lat.) de chaque station <i>48 objets x 9 variables</i>
matrice temps	-dates en jours juliens de chaque prélèvement par rapport à la 1ère date de prélèvement - mois de prélèvement codés en variable binaire <i>48 objets x 10 variables</i>
matrice espace-temps	combinaison des matrices espace et temps <i>48 objets x 19 variables</i>

III.3. RESULTATS

III.3.1. Echelle 1

III.3.1.1. Variabilité spatiale des stations.

Il faut rappeler que, d'après les définitions établies dans le chapitre I, étant donné que chaque prélèvement est précisément localisé dans l'espace, il est considéré comme une station ; le réplicat du suivi à long terme est « élevé » dans ce travail au rang de station. Pour la suite des résultats à cette échelle d'observation, il est alors possible de considérer qu'une station = un réplicat au sens du suivi à long terme.

La figure 63 illustre la variabilité spatiale des stations à l'échelle correspondant aux réplicats prélevés dans le cadre du suivi à long terme de la station Gravelines.

La variabilité est présente à deux niveaux : inter-date et intra-date. Le tableau 25 détaille, pour chaque date, la distance inter-station et l'amplitude du transect : la distance minimale va de « 0 » m à 20 m, et l'amplitude de 4 m à 120 m

Une erreur de localisation par positionnement GPS n'affecte pas ces résultats, car la précision de la position est de ± 5 m. De plus, les mesures (réplicat 1 et réplicat 10 : position et heure) sont effectuées quand le bateau est stabilisé à l'ancre. Le temps moyen entre chaque « coup de benne » ayant été à plusieurs reprises calculé, il a été possible de positionner toutes les stations dans la mesure où la dérive du bateau est linéaire en fonction des courants et du vent. Il n'y a que deux cas où l'amplitude est du même ordre de grandeur que l'erreur de positionnement GPS. En toute rigueur, l'amplitude varie entre 17 m et 120 m.

Au niveau inter-date, alors qu'*a priori* nous pensions que la zone d'influence théorique du suivi était d'environ 50m², nous constatons que cette zone est en réalité plus vaste (figure 63) et de l'ordre de 50 000 m².

La variabilité spatiale des stations dépend donc énormément du moment de la marée (courants) auquel les prélèvements sont effectués, de la direction et de la vitesse du vent par rapport au positionnement et à la dérive du bateau.

III.3.1.2. Analyses exploratoires

II.3.1.2.1 A.F.C.

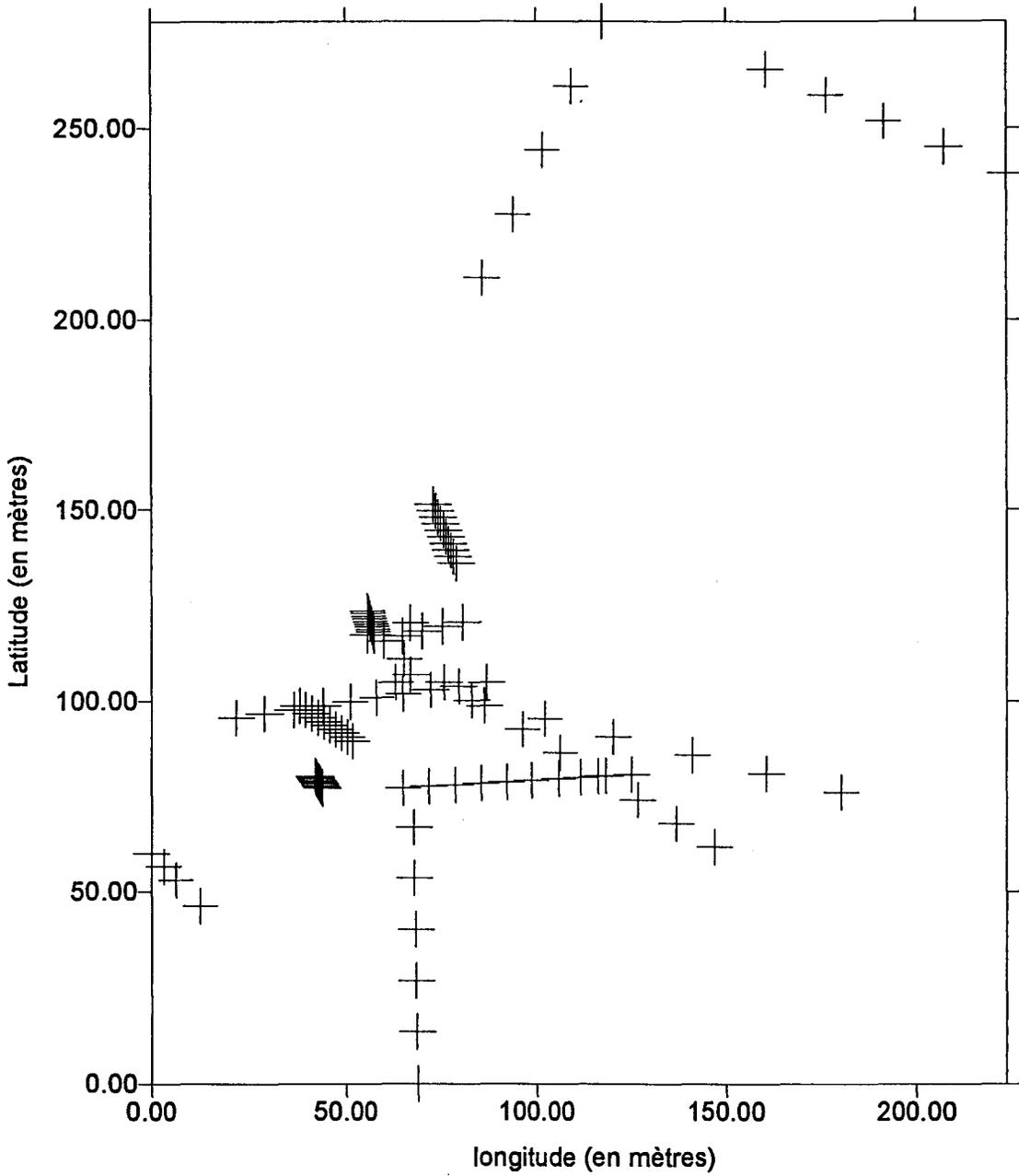


Figure 63 : localisation géographique des répliqués des 13 prélèvements macrobenthiques effectués à l'échelle du suivi à long terme : station Gravelines

Date	distance inter-réplicat (en m.)	amplitude du transect (en m.)
15.03.1991	7	60
02.07.1991	0	4
11.09.1991	1	6
03.12.1991	13	120
20.02.1992	7	65
13.05.1992	2	16
04.06.1992	12	107
03.07.1992	17	68
01.10.1992	20	120
09.12.1992	19	74
02.02.1993	2	17
11.03.1993	5	21
09.04.1993	5	19

Tableau 25 : Distance (arrondie au nombre entier) entre chaque station et amplitude du « transect » effectué à l'échelle 1 pour chaque relevé.

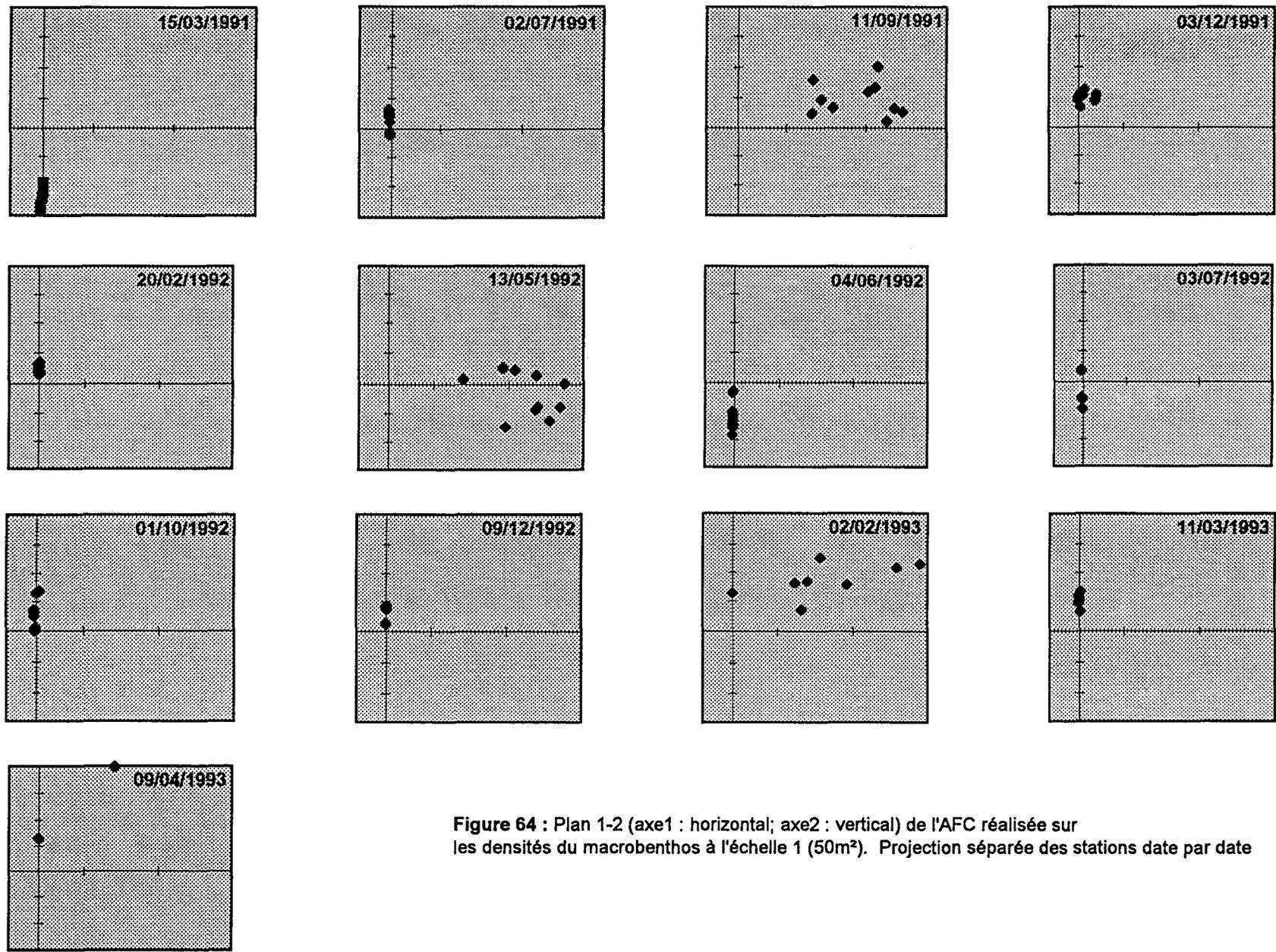


Figure 64 : Plan 1-2 (axe1 : horizontal; axe2 : vertical) de l'AFC réalisée sur les densités du macrobenthos à l'échelle 1 (50m²). Projection séparée des stations date par date

Une première analyse a été effectuée sur la matrice [105 objets - 58 espèces macrobenthiques]. Une seule station présente une densité en individus macrobenthique nulle. (station 2 du 09.04.1993). La matrice est donc réduite à 104 stations.

Seuls les deux premiers axes apportent une information écologique pertinente. Le premier axe explique 23,27% de la variance totale, le second en explique 12,39%. Cette analyse factorielle se résume principalement à l'isolement sur l'axe 1 de trois dates de prélèvements : 11.09.1991, 13.05.1992 et 02.02.1993 (figure 64) et d'une station du 09.04.1993. Le second axe oppose, mais de manière beaucoup moins marquée, les stations des 15.03.1991 et 04.06.1992 à celles des 03.12.1991, 20.02.1992, 01.10.1992, 11.03.1993 et 09.04.1993 (figure 64). Les stations des relevés des 02.07.1991, 03.07.1992 et 01.10.1992 restent pour leur part au centre du plan factoriel.

Ce sont six espèces qui caractérisent les réplicats isolés sur l'axe 1 (figure 65) : *Goniadella bobretzkii*, *Nephtys cirrosa*, *Cerebratulus* sp., *Nephtys caeca*, *Scoloplos armiger* et *Phyllodoce groenlandica*.

La localisation sur carte de ces relevés et stations indique qu'ils sont au niveau localisation, distance inter-station et amplitude très proches (figure 66).

L'AFC sur la totalité des données étant écrasée par quelques prélèvements (11.09.1991, 13.05.1992, 02.02.1993 et un réplikat du 09.04.1993), nous avons effectué une seconde analyse en les éliminant de la matrice afin d'extraire plus d'informations du reste des données.

Une nouvelle AFC a donc été effectuée en éliminant 31 objets, donc sur la matrice [73 objets x 53 espèces]. Les trois premiers axes de l'AFC expliquent 62,81 % de la variabilité totale (axe 1 : 25,47 %, axe 2 : 20,55 % et axe 3 : 16,49 %). L'axe 1 isole les stations du relevé du 15.03.1991, la majorité de celles du 04.06.1992 et quelques unes du 03.07.1992. (figure 67). L'axe 2 isole quant à lui les stations de dates principalement hivernales : 03.12.1991, 20.02.1992, 09.12.1992, 11.03.1993 et 09.04.1993. Deux stations du 01.10.1992 font également partie de ce groupe. Les autres stations de ce relevé sont localisées au centre du plan factoriel avec celles du 02.07.1991 et quelques stations des 04.06.1992 et 03.07.1992. Les relevés de juin et juillet 1992 sont donc situés en position intermédiaire sur l'axe 1 entre ceux de mars 1991 et juillet 1991 mais ils se singularisent sur le troisième axe qui oppose justement les stations du relevé du 15.03.1991 à celles du 06.07.1992 et du 03.07.1992 (figure 68).

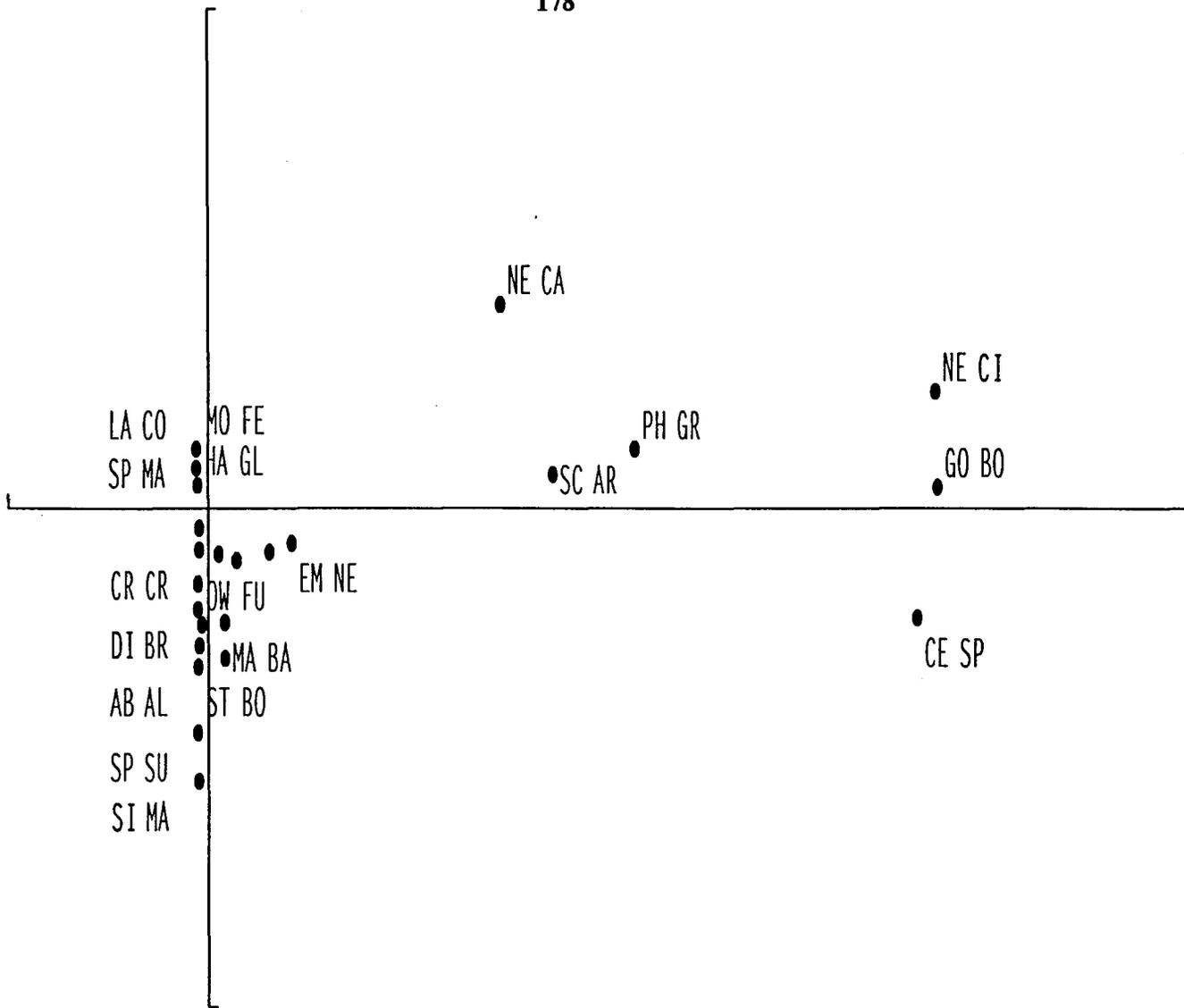


Figure 65 : plan 1-2 de l'AFC réalisée sur la matrice [58 espèces macrobenthiques - 105 objets] - échelle 1 - projection des espèces - l'axe 1 explique 23,27% de la variance, l'axe 2 : 12,39% (pour la signification des abréviations, voir le rabat de la dernière feuille du volume)

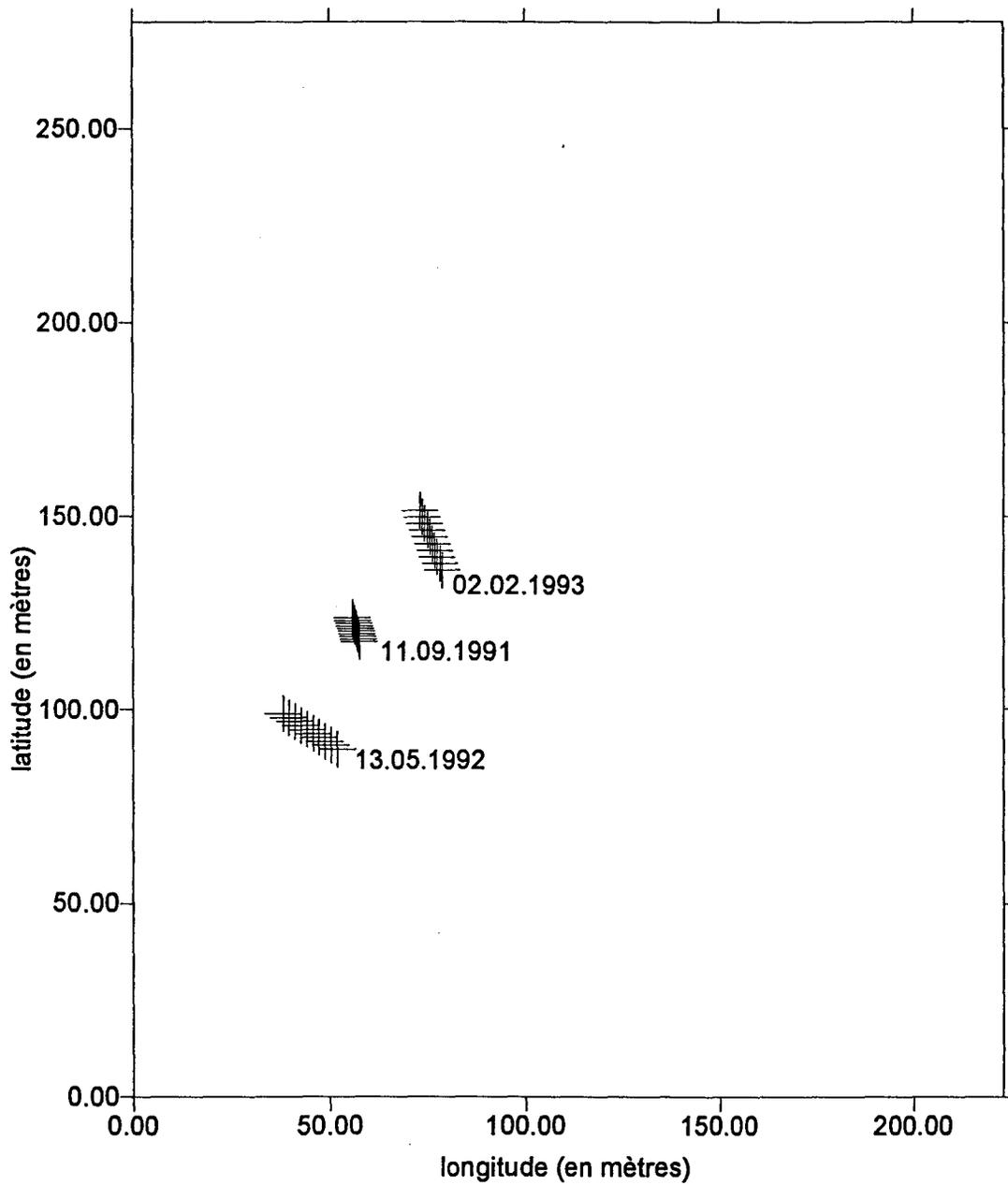


Figure 66 : localisation des prélèvements structurant l'axe 1 de l'AFC sur la totalité des données - échelle 1 -

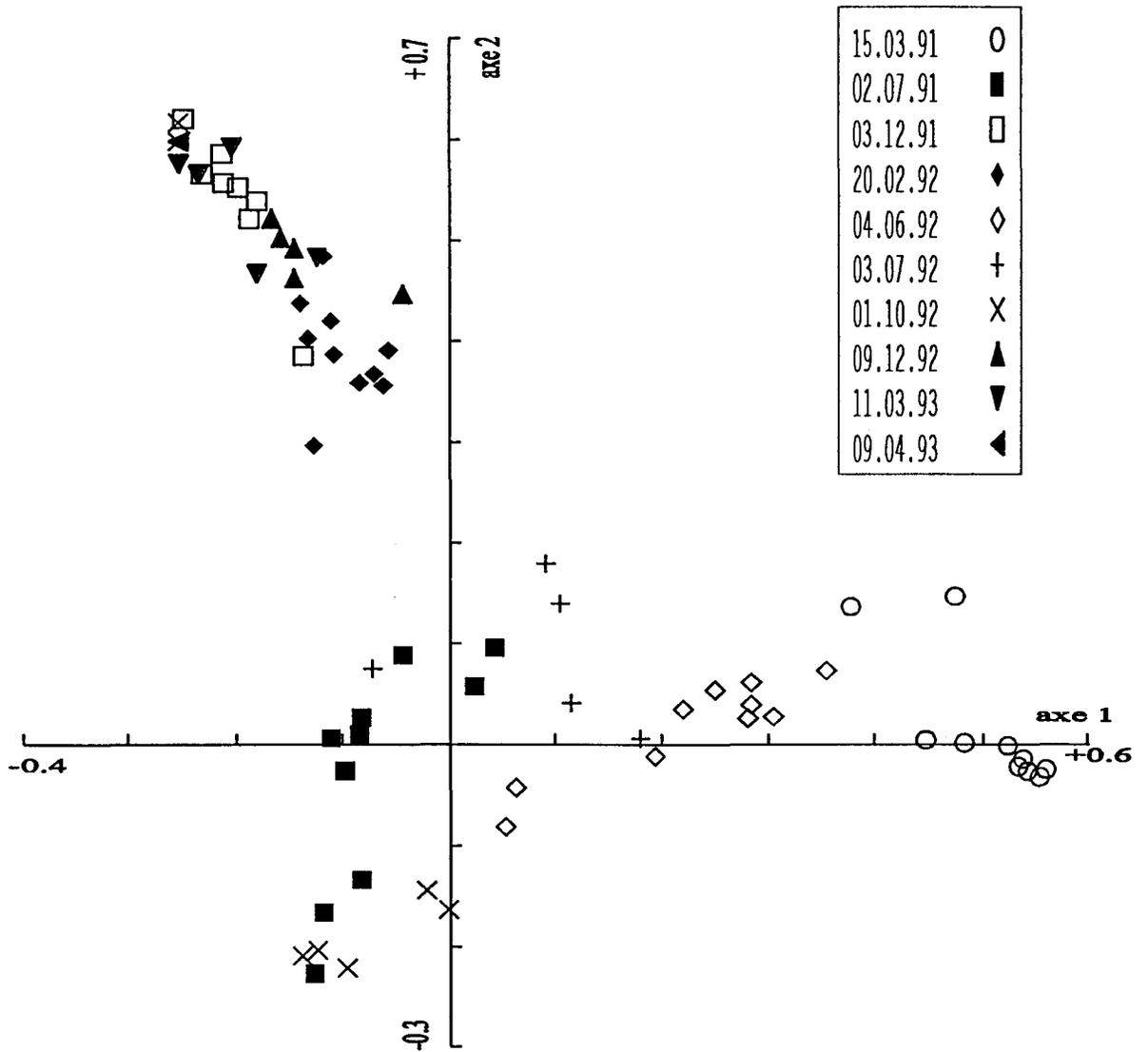


Figure 67 : plan 1-2 de l'AFC réalisée sur la matrice [53 espèces macrobenthiques - 73 objets] - échelle 1 - projection des stations - l'axe 1 explique 25,47% de la variance, l'axe 2 : 20,55%

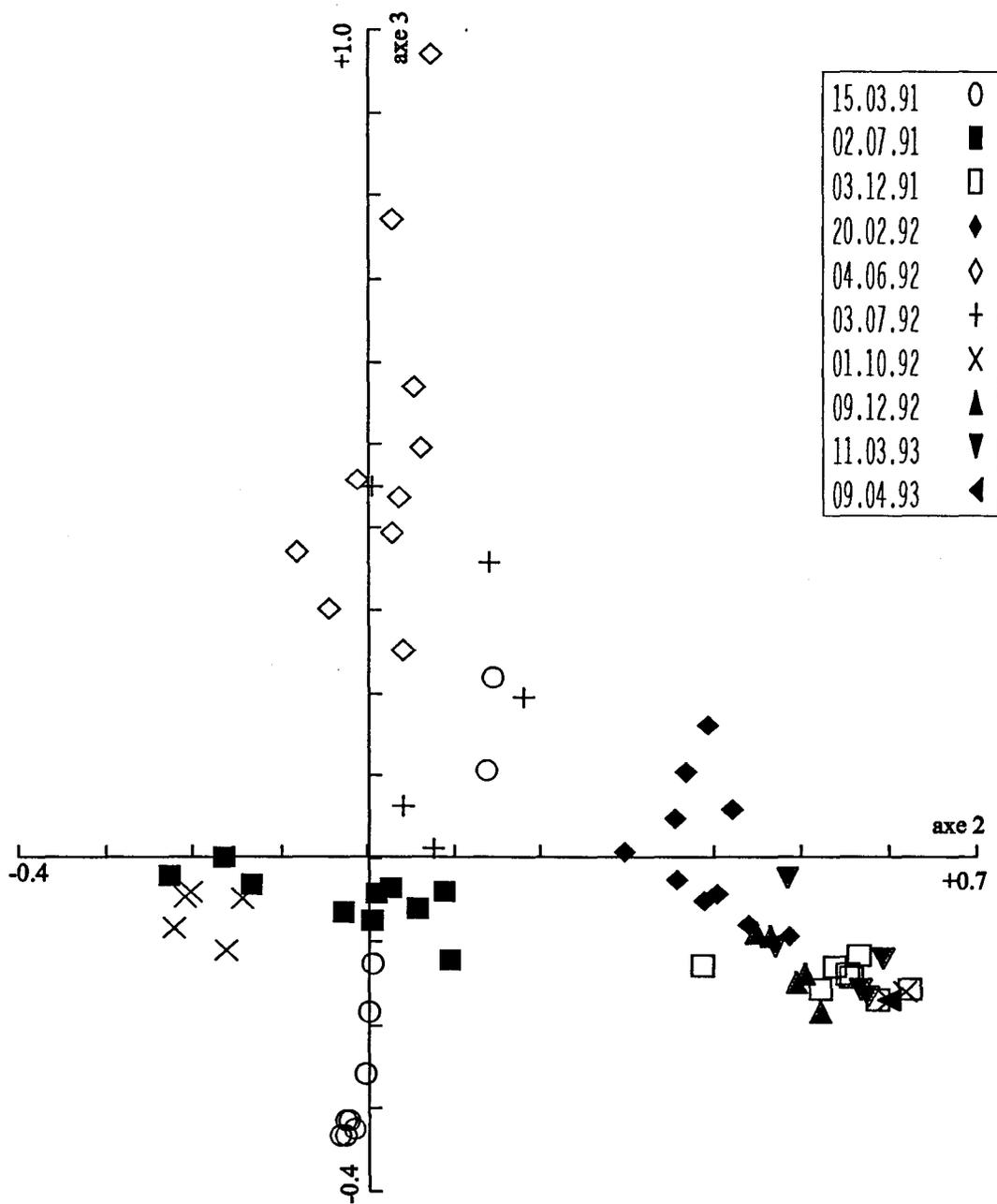


Figure 68 : plan 2-3 de l'AFC réalisée sur la matrice [53 espèces macrobenthiques - 73 objets] - échelle 1 - projection des stations - l'axe 2 explique 20,55% de la variance, l'axe 3 : 16,49%.

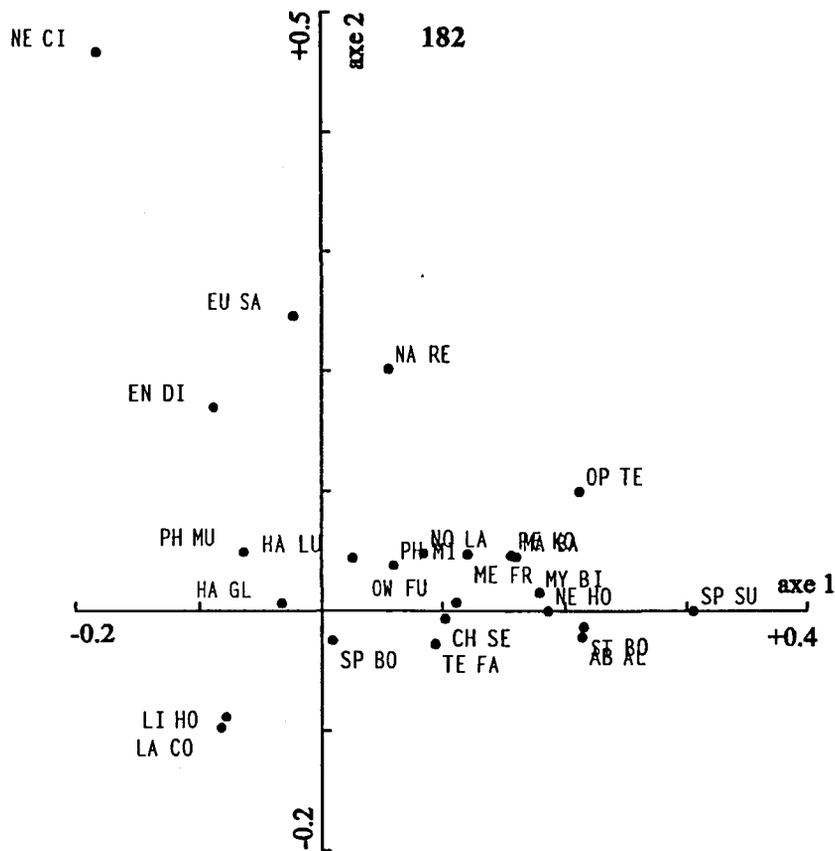


Figure 69 : plan 1-2 de l'AFC réalisée sur la matrice [53 espèces macrobenthiques - 73 objets] - échelle 1 - projection des espèces - l'axe 1 explique 25,47% de la variance, l'axe 2 : 20,55% (pour la signification des abréviations, voir le rabat de la dernière feuille du volume)

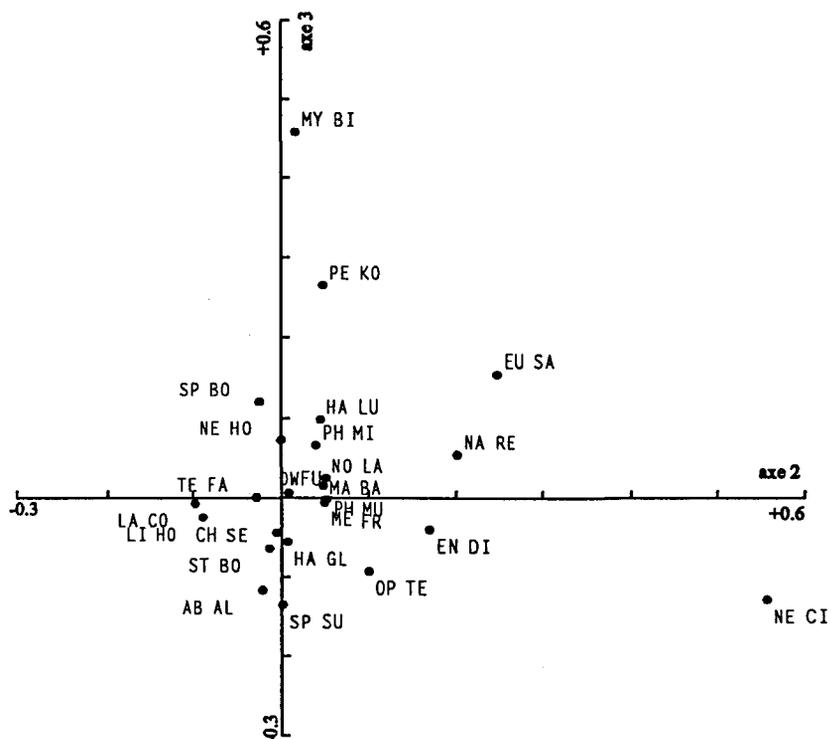


Figure 70 : plan 2-3 de l'AFC réalisée sur la matrice [53 espèces macrobenthiques - 73 objets] - échelle 1 - projection des espèces - l'axe 2 explique 20,55% de la variance, l'axe 3 : 16,49% (pour la signification des abréviations, voir le rabat de la dernière feuille du volume)

Les stations du 15.03.1991 sont typiques du peuplement à *Abra alba* de la région de Gravelines *sensu* Dewarumez (1979) : les espèces dominantes à cette date sont *Abra alba*, *Nephtys hombergii*, *Tellina fabula*, *Ophiura texturata*, *Notomastus latericeus* et secondairement *Spisula subtruncata*, *Macoma balthica* et *Sthenelais boa* (figure 69).

Les prélèvements à partir de juillet 1991 sont marqués par le recrutement du Solenidae *Ensis directus*. La sédentarisation de cette espèce est estimée à fin mai 1991 avec un recrutement dans le macrobenthos très rapide (Luczak, 1991 ; Luczak & Dewarumez, 1992 ; Luczak *et al.*, 1993). Les stations du mois de juillet 1991, la majorité de celles d'octobre 1992 et quelques unes de juin et juillet 1992 sont principalement caractérisées par des abondances plus importantes d'*Ensis directus*, *Lanice conchilega*, *Spiophanes bombyx*, *Notomastus latericeus*, *Nephtys hombergii* et *Abra alba*. *Phyllodoce mucosa* est surtout abondante dans les stations du 01.10.1992. (figure 69)

Les "groupes hivernaux" et de début de printemps (structurant l'axe 2), présentent des densités faibles ; ils sont caractérisés par la présence d'*Ensis directus*, *Eumida* et *Hinia reticulata*. Quelques individus de *Nephtys cirrosa* sont également localisés dans certains prélèvements (figure 69).

Mysella bidentata et *Pectinaria koreni* caractérisent également les relevés de juin et juillet 1992 (figure 70)

Au niveau de cette seconde AFC, il semble que la variabilité spatiale intra-date, donc entre les stations soit relativement faible par rapport à l'évolution temporelle du système à cette échelle d'observation. Seules les stations du relevé du 01.10.1992 présentent une véritable variabilité spatiale marquée. De même, la variabilité inter stations concernant les objets caractérisant le premier axe de la première AFC (11.09.1991, 13.05.1992 & 02.02.1993) semble plus importante (figure 64).

Par ailleurs, le fait que les dates de prélèvements "marginales" en terme de localisation, amplitude et distance inter-réplicats (figure 63 & tableau 25) ne sortent pas dans ces analyses indique *a priori* que la variabilité spatiale inter-date est également faible.

Enfin, les plans 1-2 et 2-3 de l'AFC réalisée sans les stations des relevés des 11.09.1991, 13.05.1992 et 02.02.1993 mettent en évidence une dispersion des stations plus importante pour la période printemps-été que pour la période hivernale (figures 67 et 68)

Au niveau de l'évolution temporelle, la première analyse met en évidence quatre basculements en septembre 1991, mai 1992, février 1993 et avril 1993 caractérisés par un

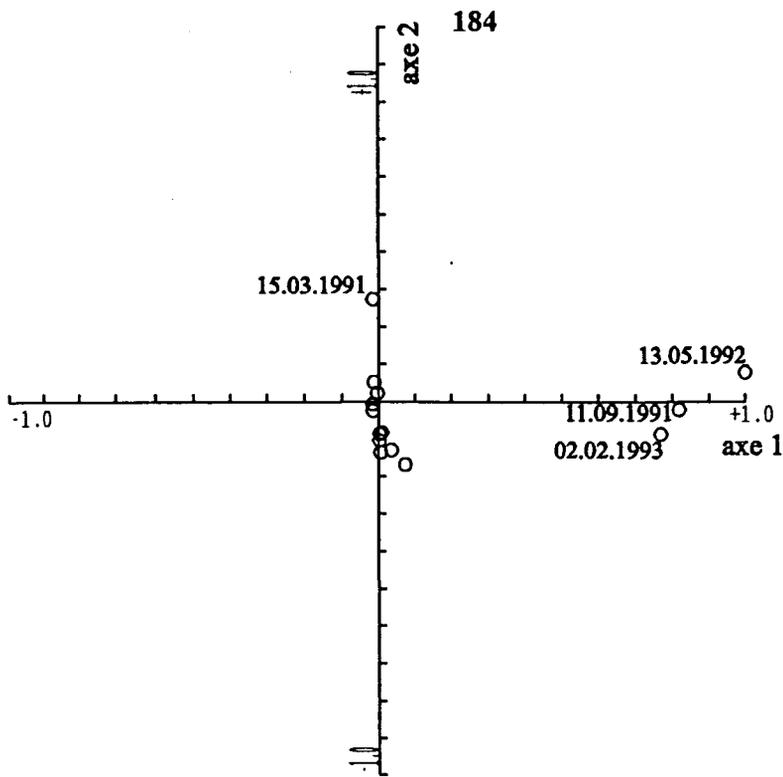


Figure 71 : plan 1-2 de l'AFC réalisée sur la matrice [58 espèces macrobenthiques - 14 dates de prélèvements] - échelle 1 - projection des dates - l'axe 1 explique 32,22% de la variance, l'axe 2 : 18,82%. (1 date = somme de tous les prélèvements à cette date)

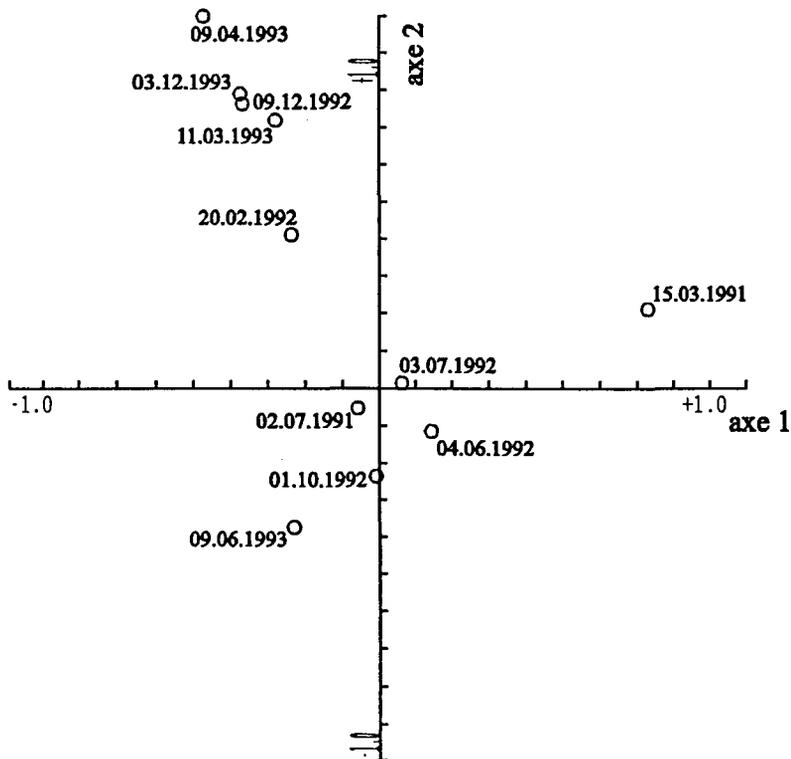


Figure 72 : plan 1-2 de l'AFC réalisée sur la matrice [53 espèces macrobenthiques - 11 dates de prélèvements] - échelle 1 - projection des dates - l'axe 1 explique 32,24% de la variance, l'axe 2 : 22,42%. (1 date = somme de tous les prélèvements à cette date)

appauvrissement drastique en densités d'espèces macrobenthiques et la domination de *Nephtys cirrosa*, *Cerebratulus* sp., *Scoloplos armiger* et *Gonadiella bobretzkii* pour les principales espèces. La seconde AFC illustre quant à elle une bifurcation en juin 1991 causée par le recrutement massif d'*Ensis directus*. A noter qu'*Ensis directus* est quand même présent en densités non négligeables dans les relevés atypiques de septembre 1991, mai 1992, février 1993 et avril 1993.

Dans la seconde AFC, c'est à dire en ayant éliminé les basculements les plus importants, on peut noter, après la bifurcation de juin 1991 (isolant *de facto* les stations du relevé de mars 1991), la mise en place d'un cycle annuel caractérisé par une opposition entre les relevés "hivernaux" et "estivaux". Ce nouvel attracteur du système est basé sur la domination d'*Ensis directus* associé à *Lanice conchilega* et *Spiophanes bombyx* alors que l'attracteur précédent était basé sur *Abra alba*.

Le fait de grouper la totalité des stations représentant la "densité par m²" à chaque relevé, méthode utilisée dans le cadre du suivi à long terme, ne modifie en rien les résultats obtenus en travaillant avec les stations individuelles (figures 71 et 72). La seule différence provient des stations du relevé d'octobre 1992 dont la variabilité intra-stations est bien entendu éliminée. Par ailleurs, une date de prélèvement supplémentaire est disponible pour cette analyse des "densités par m²" : le 09.06.1993. Ce point supplémentaire dans l'analyse permet de confirmer la mise en place d'un cycle, d'un attracteur basé sur *Ensis directus*, *Lanice conchilega* et *Spiophanes bombyx*. En effet, ce point se positionne au niveau du groupe de stations des relevés "estivaux" dans le plan 1-2 de l'AFC (figure 72).

Cependant, ce cycle n'est en fait qu'un pseudo-cycle dans la mesure où les relevés, notamment estivaux, sont chaque année basés sur un groupe d'espèces caractéristiques communes du peuplement à *Abra alba* dans son attracteur actuel (*Ensis directus*, *Lanice conchilega* et *Spiophanes bombyx*), mais avec des particularités chaque année (*Mysella bidentata* et *Pectinaria koreni* en juin-juillet 1992, *Scoloplos armiger* et *Phyllodoce mucosa* en juin 1993 par exemple). Le cycle ne revient jamais exactement sur le même point.

La projection de la trajectoire du système sur les trois premiers axes de l'AFC effectuée sur les "densités par m²" met bien en évidence ce pseudo-cycle (figure 73).

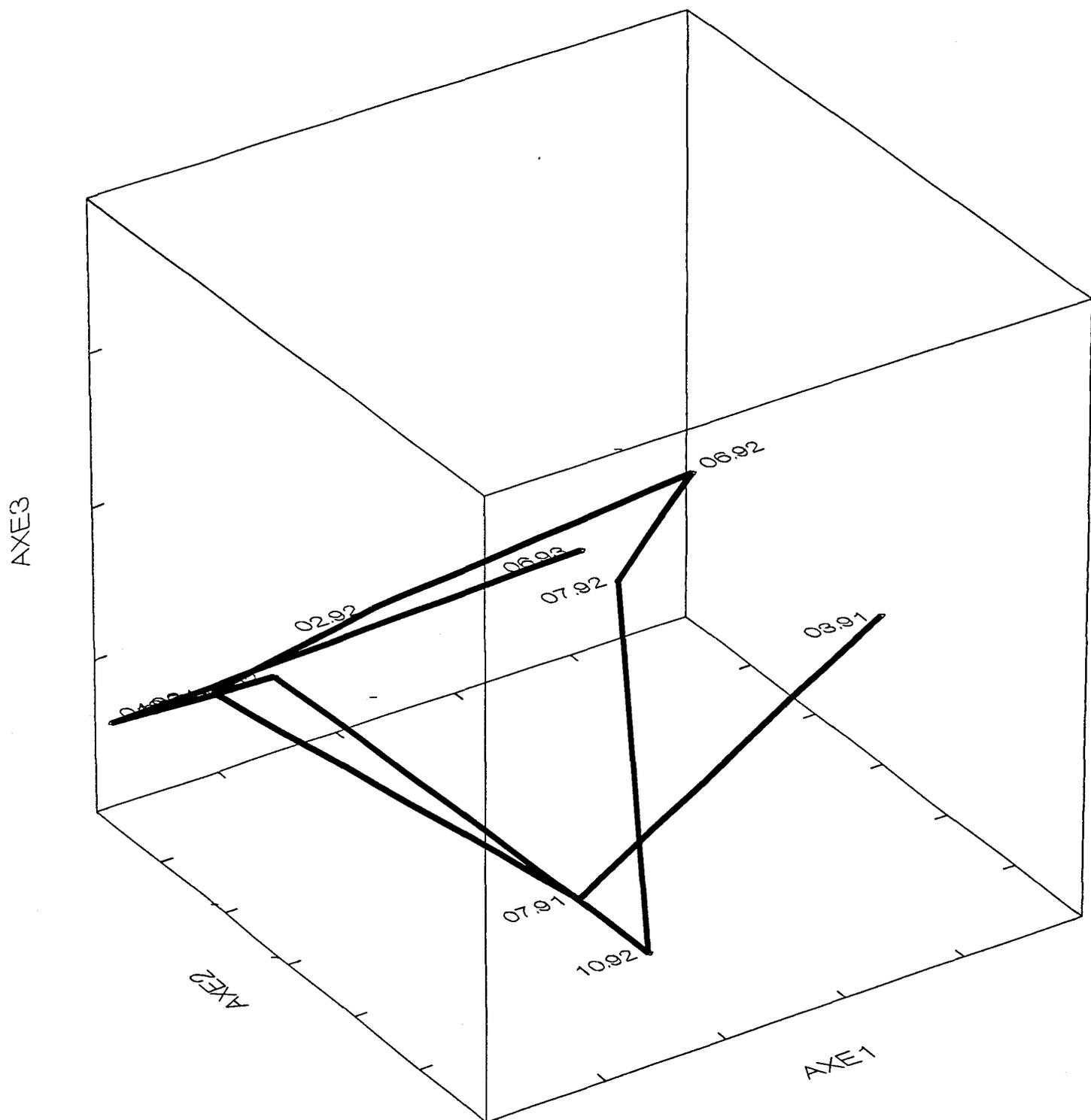


Figure 73 : représentation de l'évolution du système macrobenthique sur les 3 premiers axes de l'AFC effectuée sur la matrice [53 espèces macrobenthiques - 11 dates de prélèvements] (75,36% de la variance est expliquée)

III.3.1.2.2 Classification

La classification, effectuée sur les objets ou les densités par m² confirme largement les résultats obtenus par les AFC précédentes en identifiant cinq groupes dans la première analyse (figure 74) et quatre dans la seconde (figure 75) : un premier groupe caractérisant les relevés de septembre 1991, mai 1992, février 1993 et avril 1993. Un second groupe regroupant les relevés hivernaux. Les stations des relevés de février 1992 sont cependant dissociés de ce groupe lorsque les "densités par m²" sont prises en compte (figure 75). Le groupe 3 caractérise les mois de juin-juillet 1992 (plus le mois de juin 1993 comme point supplémentaire dans l'approche avec les "densités par m²"). Le groupe 4 isole le mois de mars 1991 et enfin le groupe 5 renferme principalement les stations des relevés de juillet 1991 et octobre 1992. Dans l'approche par les « densités par m² », les groupes 3 et 5 sont moins nettement différenciés.

III.3.1.2.3 Evolution temporelle du peuplement

⇒ Corrélogramme de Mantel

Le corrélogramme de Mantel sur la totalité des données est globalement significatif au seuil de 0,05 après avoir appliqué la correction de Bonferroni ($0,05/24=0,00208$)(figure 76).

Les résultats de ce corrélogramme mettent en évidence de nombreuses fluctuations. De nombreuses corrélations négatives et quelques unes positives sont significatives, mais il est très difficile de pouvoir relier ces fluctuations temporelles à des mécanismes écologiques sous-jacents. Tout au plus la corrélation positive significative au niveau de la classe 13 (361-390 jours) pourrait correspondre à un cycle annuel. Peut être y a-t-il interférence entre phénomènes spatiaux et temporels à cette échelle d'observation ?

Lorsque le même corrélogramme est construit après avoir éliminé les stations des relevés des 11.09.1991, 13.05.1992 et 02.02.1993, les fluctuations sont beaucoup moins nombreuses et une corrélation positive significative est notée dans la classe 13, c'est à dire à 361-390 jours. Il y a donc un cycle annuel auquel se superpose un cycle plus long de 451-480 jours (figure 77).

⇒ Groupement chronologique avec contrainte de contiguïté

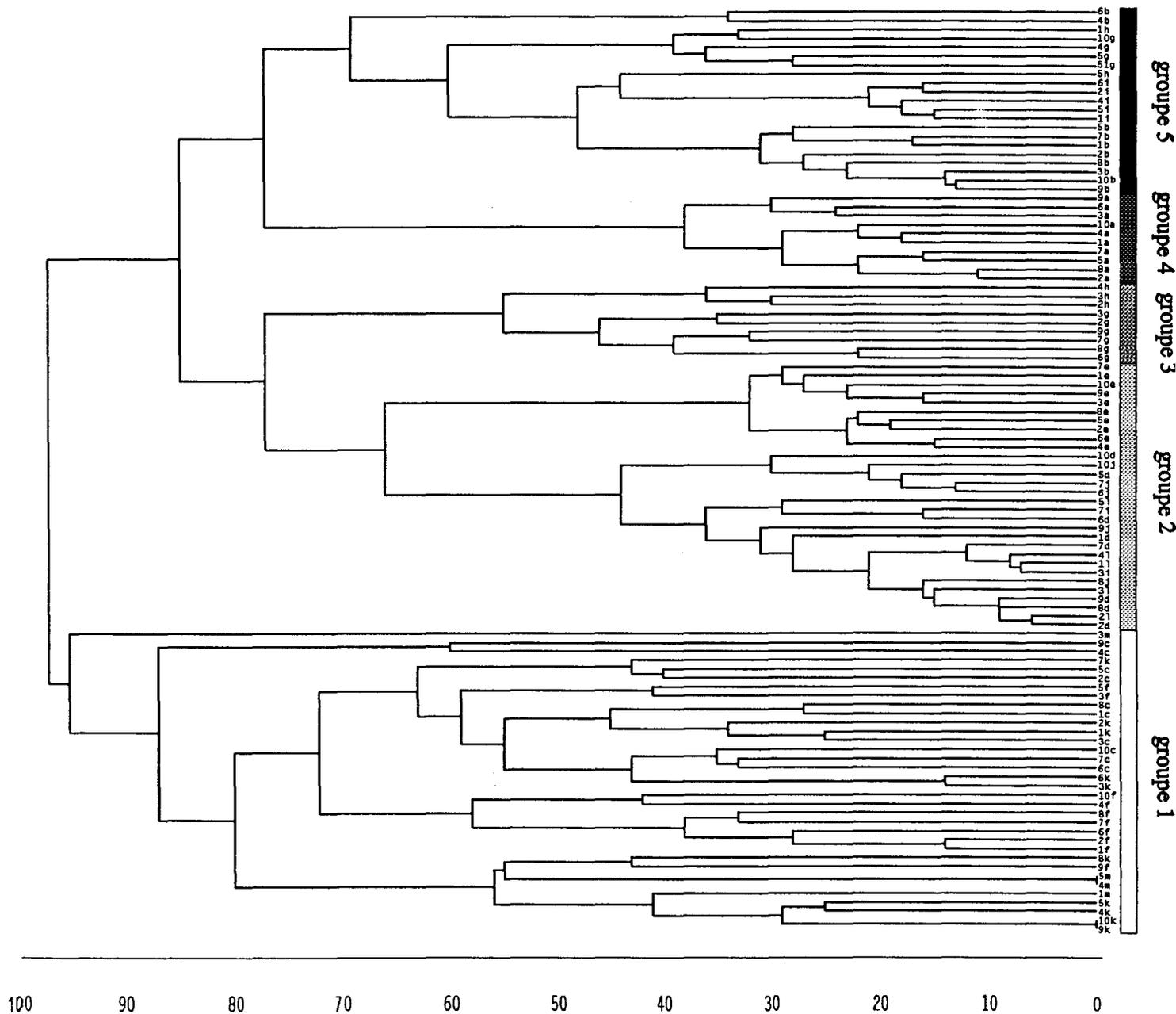


Figure 74 : Dendrogramme des affinités spécifiques entre réplicats
 Macrobenthos - échelle 1 - distance de Bray-Curtis,
 méthode de groupement selon l'association moyenne (UPGMA),
 coefficient de corrélation cophénétique : 0,8936.

le n° correspond au réplicat, la lettre à la date : a=15.03.91 ; b=02.07.91 ; c=11.09.91 ; d=03.12.91 ; e=20.02.92 ;
 f=13.05.92 ; g=04.06.92 ; h=03.07.92 ; i=01.10.92 ; j=09.12.92 ; k=02.02.93 ; l=11.03.93 ; m=09.04.93

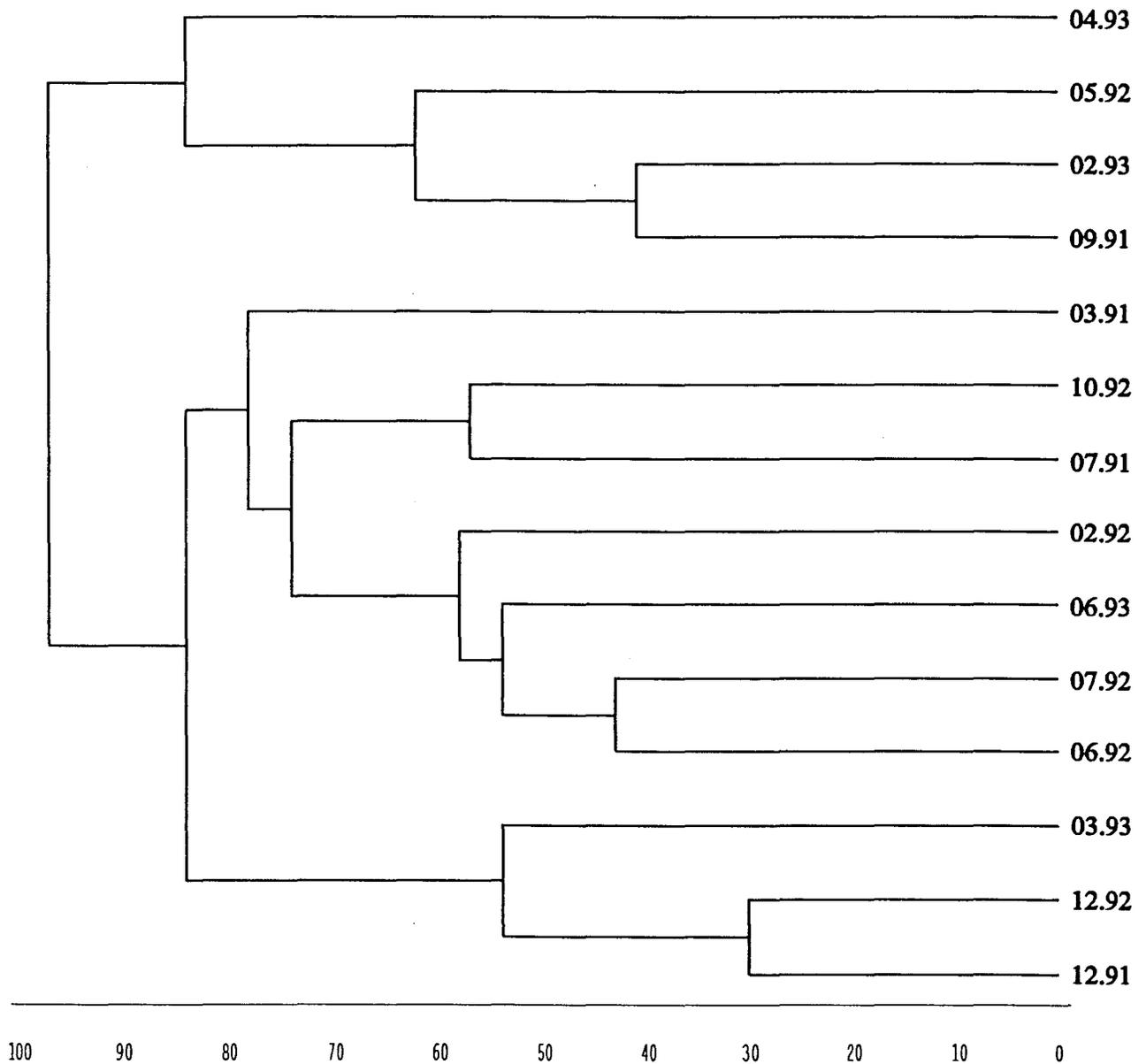


Figure75 : Dendrogramme des affinités spécifiques entre dates (1 date = somme de tous les prélèvements à cette date).

Macrobenthos - échelle 1 - distance de bray-Curtis,
 méthode de groupement selon l'association moyenne (UPGMA),
 coefficient de corrélation cophénétique : 0,8973.

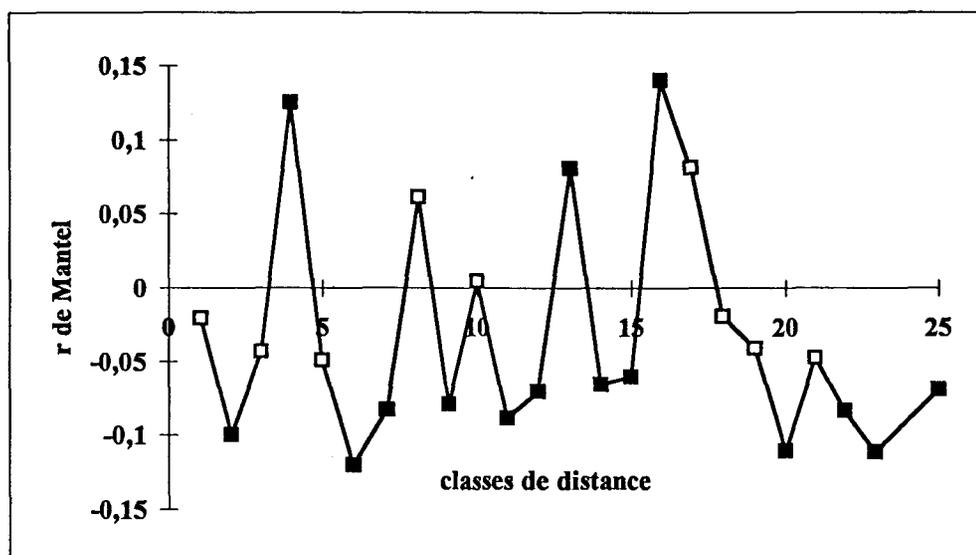


Figure 76 : Corrélogramme de Mantel sur la totalité des données
- échelle 1 -

une classe de distance représente 30 jours. les carrés pleins indiquent un r de Mantel significatif au seuil $p=0,05$ après correction de Bonferroni ($0,05/24=0,00208$)

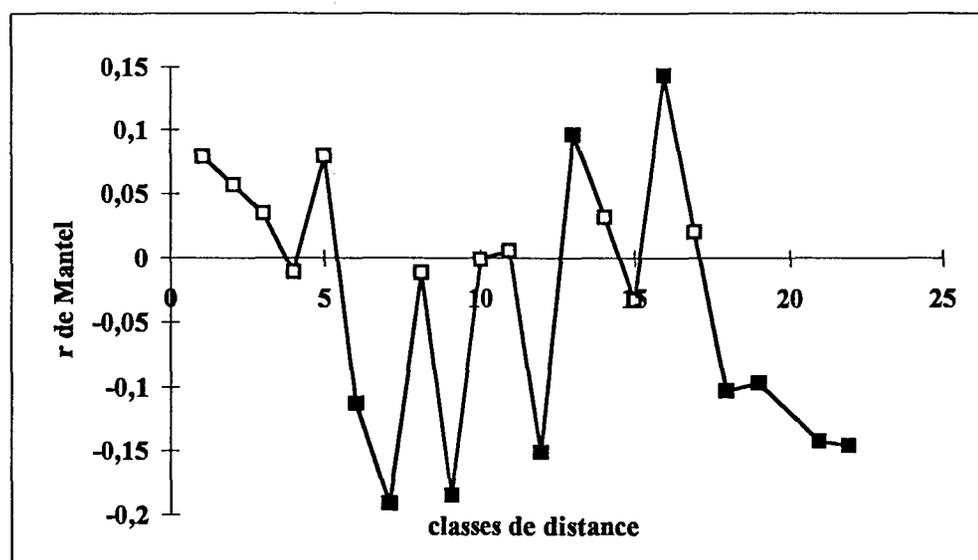


Figure 77 : Corrélogramme de Mantel effectué après avoir éliminé les données du 11.09.1991, 13.05.1992 & 02.02.1993 - échelle 1 -
une classe de distance représente 30 jours. les carrés pleins indiquent un r de Mantel significatif au seuil $p=0,05$ après correction de Bonferroni ($0,05/21=0,00238$)

Le groupement avec contrainte de contiguité temporelle n'a pu être effectué que sur les données globales de "densités par m²", car les stations à chaque date de prélèvement ne sont pas comparables (localisation différente à chaque relevé).

Avec un degré de connexité de 50 % et un seuil $\alpha=0,20$, deux discontinuités sont détectées : la première apparaît entre le 11.09.1991 et le 03.12.1991 et la seconde entre le 09.12.1992 et le 02.02.1993. Si le seuil α est diminué à 0,15 ou 0,10, seule une discontinuité subsiste, entre le 09.12.1992 et le 02.02.1993. A un seuil de 0,01, il n'y a plus de discontinuité significative. Il est intéressant de noter que les discontinuités apparaissent au niveau de deux des dates de basculement majeur dans l'évolution du peuplement.

III.3.1.3. Analyses systémiques

La procédure de sélection progressive des variables a retenu quatre variables spatiales et 8 variables temporelles (tableau 26). Les variables temporelles expliquent beaucoup plus de variance que les variables spatiales. C'est le mois de mai qui a la plus grande variance expliquée suivi de mars, septembre et juin. Ce sont donc les mois de l'été et du printemps qui expliquent le plus de variabilité dans le peuplement macrobenthique à cette échelle d'observation. Les mois hivernaux suivent ensuite avec février et décembre. La variable jour est également retenue mais en 7ème position avec une variance expliquée relativement faible.

Les deux premières valeurs propres de l'analyse canonique des correspondances effectuée avec l'espace comme variable explicative valent respectivement 0,107 et 0,083. La somme des valeurs propres canoniques est de 0,237. La relation globale espèce - espace est significative ($p=0,004$; 999 permutations), le premier axe canonique est également significatif mais à un seuil plus faible ($p\leq 0,050$; 999 permutations).

L'analyse canonique des correspondances effectuée avec le temps comme variable explicative met en évidence une relation globale espèces-temps et un premier axe canonique significative au seuil $p\leq 0,001$. (999 permutations). La somme des valeurs propres canoniques est de 1,426 et les deux premières valeurs propres valent 0,581 et 0,281.

Lorsque l'effet de l'espace est éliminé des données, le facteur temps a toujours une influence hautement significative sur les espèces. Il est par ailleurs intéressant de noter que la

type de facteur	variables sélectionnées	variance expliquée	p
matrice espace	x	0,070	0,026
	xy ²	0,070	0,011
	y ²	0,050	0,049
	y	0,050	0,050
matrice temps	mai	0,500	0,001
	mars	0,270	0,001
	septembre	0,180	0,001
	juin	0,170	0,001
	février	0,140	0,001
	décembre	0,090	0,001
	jours	0,050	0,004
	juillet	0,030	0,050

Tableau 26 : variance expliquée par les facteurs retenus par la procédure de "forward selection" dans les matrices espace et temps utilisées pour les ACC et ACC partielles - échelle 1 -

structure spatiale des espèces est toujours significative lorsque l'effet du temps est mis en covariable, que ce soit au niveau du test global ou du test du premier axe canonique ($p \leq 0,05$; 999 permutations).

Lorsque les coordonnées du premier axe de cette dernière analyse sont cartographiées (figure 78), il apparaît que ce sont principalement les zones correspondant aux prélèvements des 11.09.1991, 02.02.1993 et 09.04.1993 qui se singularisent. Ce phénomène est similaire lorsque ce sont les coordonnées du premier axe de l'AFC effectuée sur les espèces macrobenthiques en ayant éliminé l'effet du temps qui sont cartographiées. Dans ce cas entrent en ligne de compte l'espace (sans modélisation) et les variables environnementales locales.

Un seul prélèvement des facteurs de l'environnement ayant été effectué à chaque date d'échantillonnage, nous avons alors effectué une ACC avec les densités macrobenthiques "par m²" et ces variables environnementales. La procédure de sélection progressive des variables n'a cependant retenu aucune variable significative malgré la présence de fluctuations relativement importantes. Il apparaît donc que des mesures doivent être faites à une échelle spatiale plus fine, équivalente à celle des stations afin de détecter le ou les paramètres singularisant ces prélèvements. Ces résultats indiquent donc que les bifurcations observées en septembre 1991, mai 1992, février 1993, dans certains répliqués d'avril 1993 ne sont pas d'ordre temporel, mais d'ordre spatial et dues à la présence de "micro faciès paucispécifiques"⁹ du peuplement à très petite échelle spatiale.

III.3.2. Echelle 2

III.3.2.1. *Analyses exploratoires et temporelles*

Les 4 premiers axes de l'AFC effectuée sur le tableau [112 objets - 71 espèces] sont interprétables d'un point de vue écologique et représentent 57,10% de la variabilité totale (axe 1 : 19,1%, axe 2 : 16%, axe 3 : 12,6% et axe 4 : 9,4%).

L'axe 1 est surtout caractérisé par l'opposition entre les stations du 15.03.1991 et la majorité des stations des autres dates de prélèvements. Les prélèvements du 15.03.1991 sont dominés par *Abra alba* et un cortège d'espèces caractéristique du peuplement « typique » (notamment *Notomastus latericeus*, *Tellina fabula*, *Nephtys hombergii*, *Ophiura texturata*...) (figures 79 & 81). D'autres relevés principalement printaniers et estivaux sont également

⁹ correspond à un faciès à une petite échelle spatiale (quelques m²).

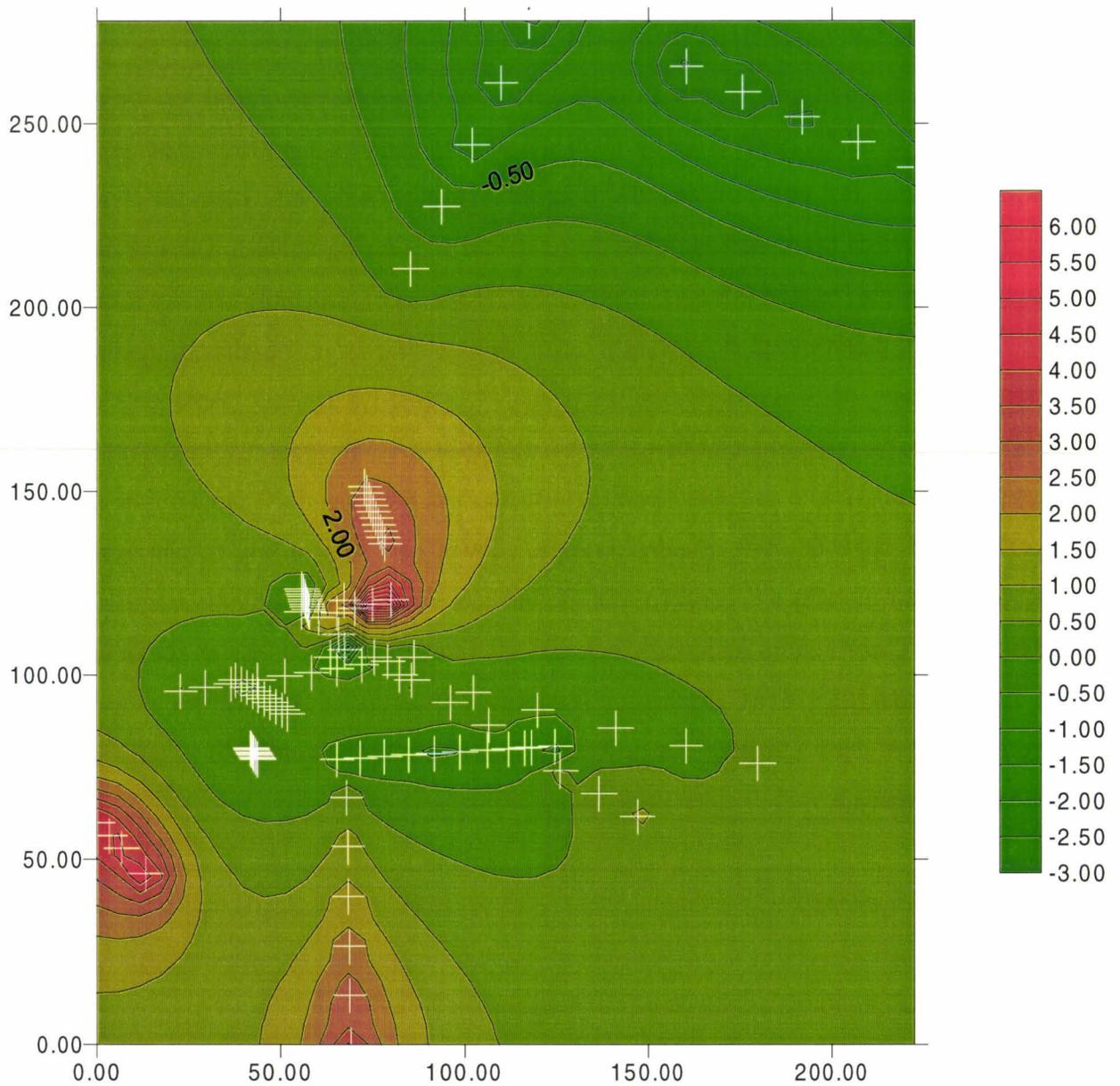


Figure 78 : cartographie de l'axe 1 de l'ACC partielle effectuée sur les données macrobenthiques contraintes par les variables spatiales en ayant éliminé l'effet du temps. Les croix correspondent à la localisation de tous les répliquats
 x : longitude (en m.)
 y : latitude (en m.)

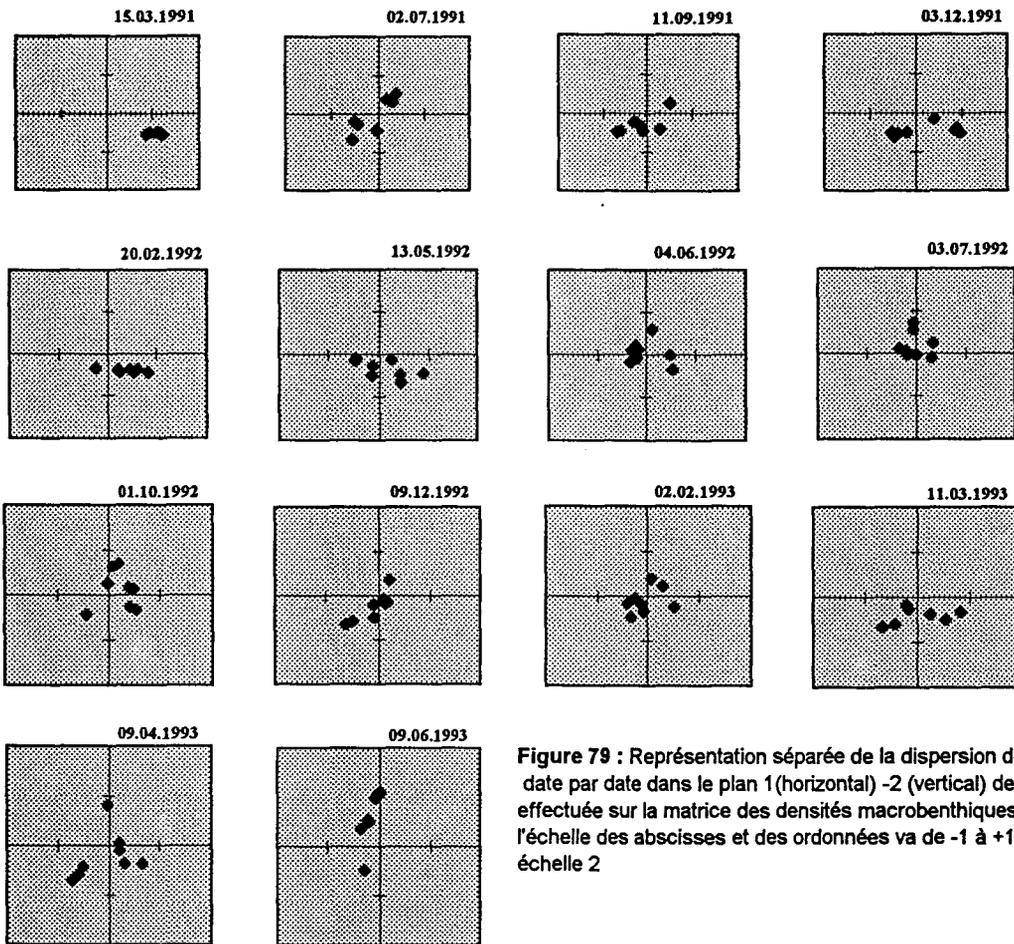


Figure 79 : Représentation séparée de la dispersion des stations date par date dans le plan 1(horizontal) -2 (vertical) de l'AFC effectuée sur la matrice des densités macrobenthiques l'échelle des abscisses et des ordonnées va de -1 à +1. échelle 2

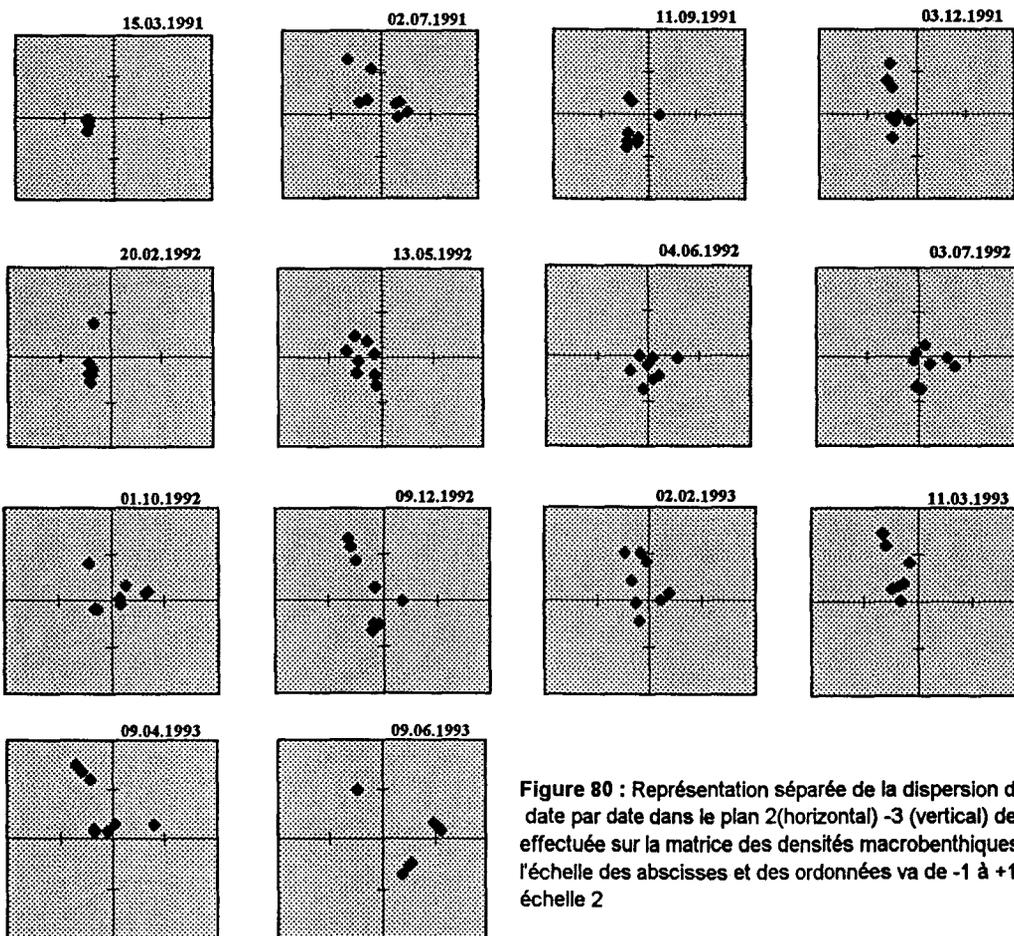


Figure 80 : Représentation séparée de la dispersion des stations date par date dans le plan 2(horizontal) -3 (vertical) de l'AFC effectuée sur la matrice des densités macrobenthiques l'échelle des abscisses et des ordonnées va de -1 à +1. échelle 2

localisés dans la zone du « cortège typique » des espèces du peuplement. Les autres relevés sont marqués par la domination d'*Ensis directus*, *Spiophanes bombyx* ou *Lanice conchilega*, cette dernière espèce structurant l'axe 2 (figure 81).

Le plan 1-2 illustre donc principalement le basculement du peuplement entre mars 1991 et juillet 1991 suite au recrutement massif d'*Ensis directus* sur les côtes françaises de la Mer du Nord. Le système bifurque d'un attracteur structuré par *Abra alba* vers un attracteur dominé par trois espèces principales : *Ensis directus*, *Spiophanes bombyx* et *Lanice conchilega* (associé secondairement à *Eumida sanguinea*, *Phyllodoce mucosa* et *Magelona mirabilis*). Le plan 2-3 de l'AFC met en évidence ce système dans lequel les stations passent par une domination relative des trois espèces (figures 80 et 82). Alors que la domination d'*Ensis directus* et de *Spiophanes bombyx* est notable quelle que soit la saison, il apparaît que la domination de *Lanice conchilega* (et secondairement d'*Eumida sanguinea*) apparaît surtout au printemps et en été. Le peuplement est dominé par les trois espèces de juillet à septembre 1991, puis seuls dominant alors *Ensis directus* et *Spiophanes bombyx* jusque mai 1992, période durant laquelle recrute massivement *Lanice conchilega* ; les trois espèces dominant à nouveau durant le printemps et l'été 1992 avec une diminution régulière cependant des densités de *Spiophanes bombyx* qui ne fait plus partie du trio dominant en octobre 1992. D'octobre 1992 à mai 1993 dominant alors principalement *Ensis directus* et *Lanice conchilega*. En juin 1993 apparaît à nouveau un recrutement important de *Lanice conchilega* et *Spiophanes bombyx*.

L'évolution générale de chaque station de prélèvement est globalement similaire sur le plan 1-2 (figure 83) mais le passage d'un attracteur vers l'autre ne se fait pas avec la même intensité pour toutes les stations. De plus, une variabilité spatiale est visible selon la domination locale plus importante de *Spiophanes bombyx-Ensis directus* ou *Lanice conchilega-Eumida sanguinea*. Il y a par ailleurs quelques singularités dues à des recrutements printaniers d'espèces « typiques » du peuplement qui ne subsistent cependant pas toujours très longtemps : exemple de *Mysella bidentata* à la station 5 au printemps 1992. Ces singularités caractérisent l'existence d'un cycle saisonnier au niveau du recrutement dont l'impact sur la communauté totale à cette échelle d'observation est faible. Ce cycle est surtout détectable à l'échelle de chaque station où les différents recrutements peuvent alors avoir une importance plus grande (cf §III.3.1.), mais il est masqué dès que la totalité des objets est prise en compte. Dans le plan 2-3, donc au niveau plus spécifiquement de l'attracteur du système, la variabilité spatiale de l'évolution du peuplement semble également très importante (figure 84).

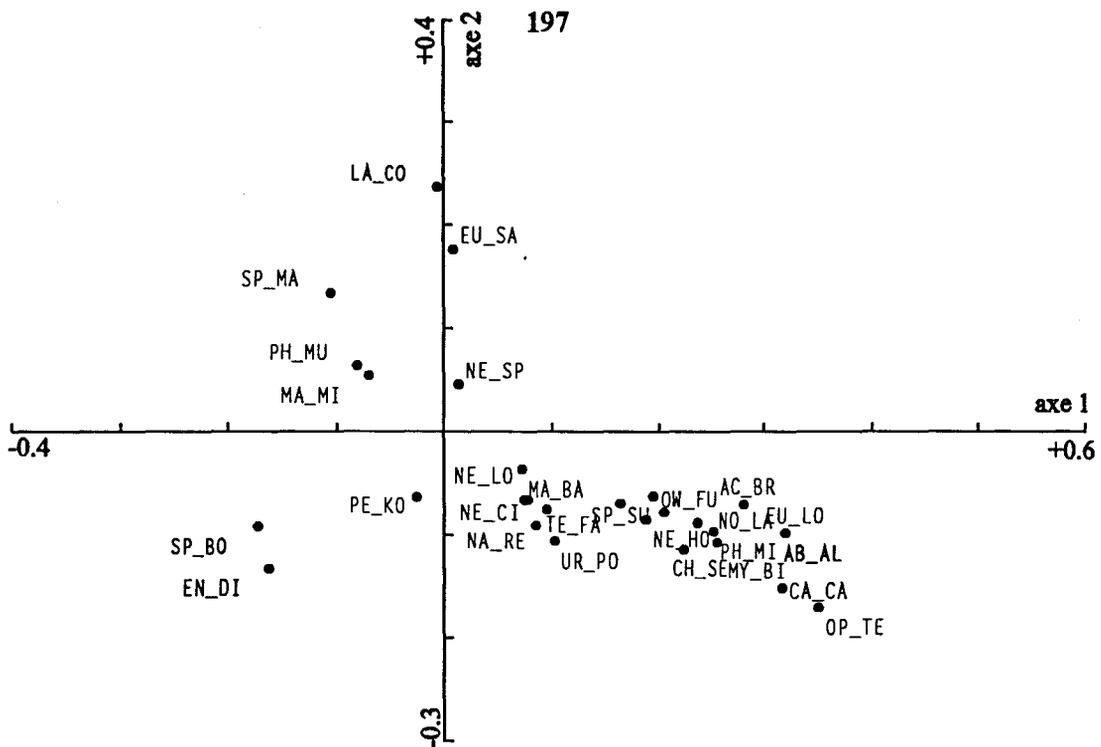


Figure 81 : plan 1-2 de l'AFC réalisée sur la matrice [71 espèces macrobenthiques - 112 objets] - échelle 2 - projection des espèces - l'axe 1 explique 19,10% de la variance, l'axe 2 : 16,00% (pour la signification des abréviations, voir le rabat de la dernière feuille du volume)

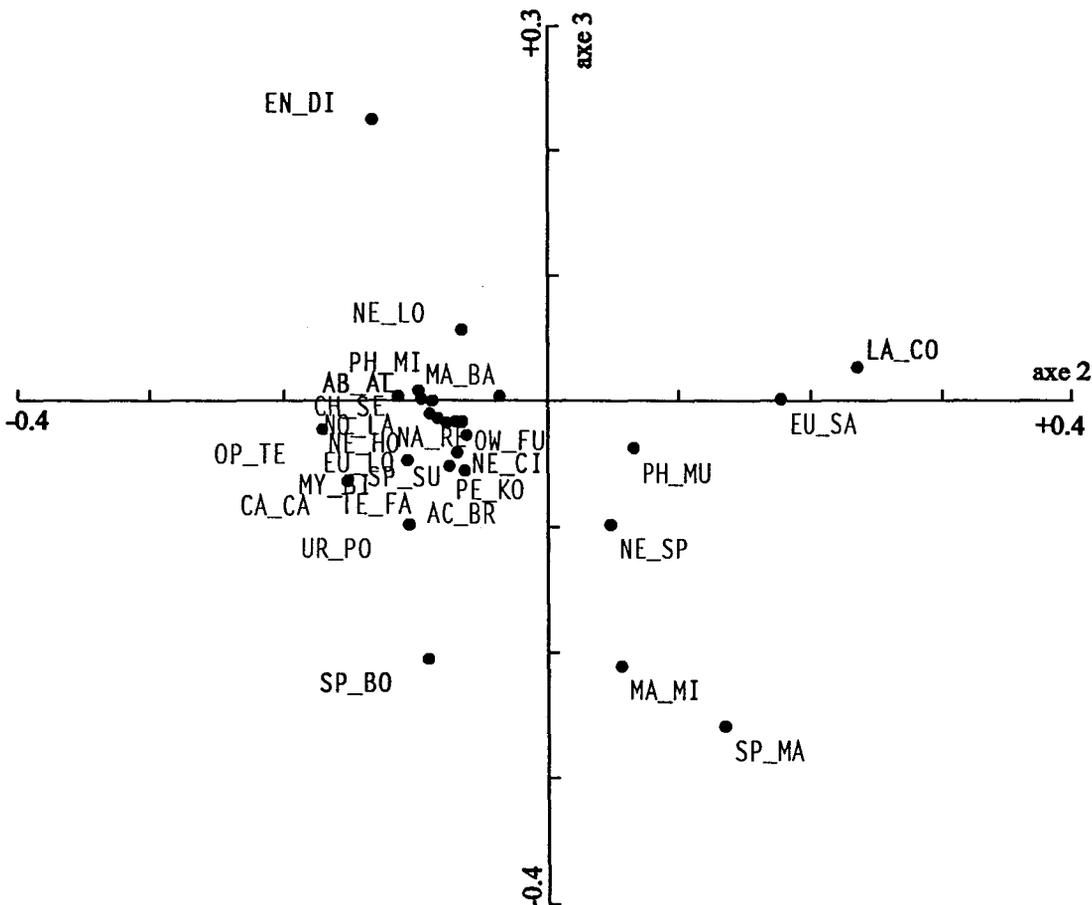


Figure 82 : plan 2-3 de l'AFC réalisée sur la matrice [71 espèces macrobenthiques - 112 objets] - échelle 2 - projection des espèces - l'axe 2 explique 16,00% de la variance, l'axe 3 : 12,60% (pour la signification des abréviations, voir le rabat de la dernière feuille du volume)

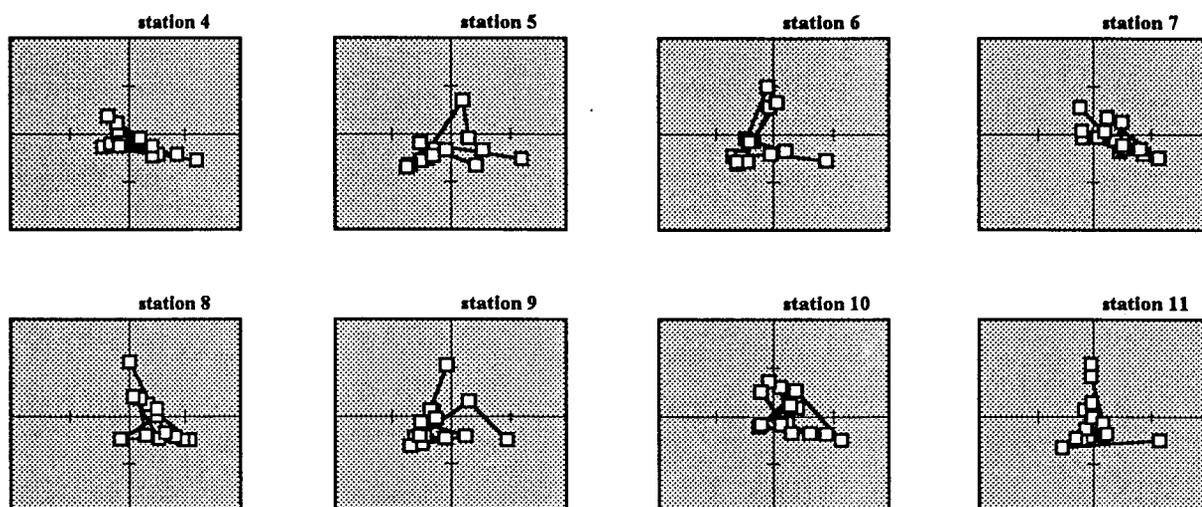


Figure 83 : représentation de la dispersion des relevés station par station dans le plan 1(horizontal) - 2 (vertical) de l'AFC effectuée sur la matrice des densités macrobenthiques - échelle 2 - l'échelle des abscisses et des ordonnées va de -1 à +1.

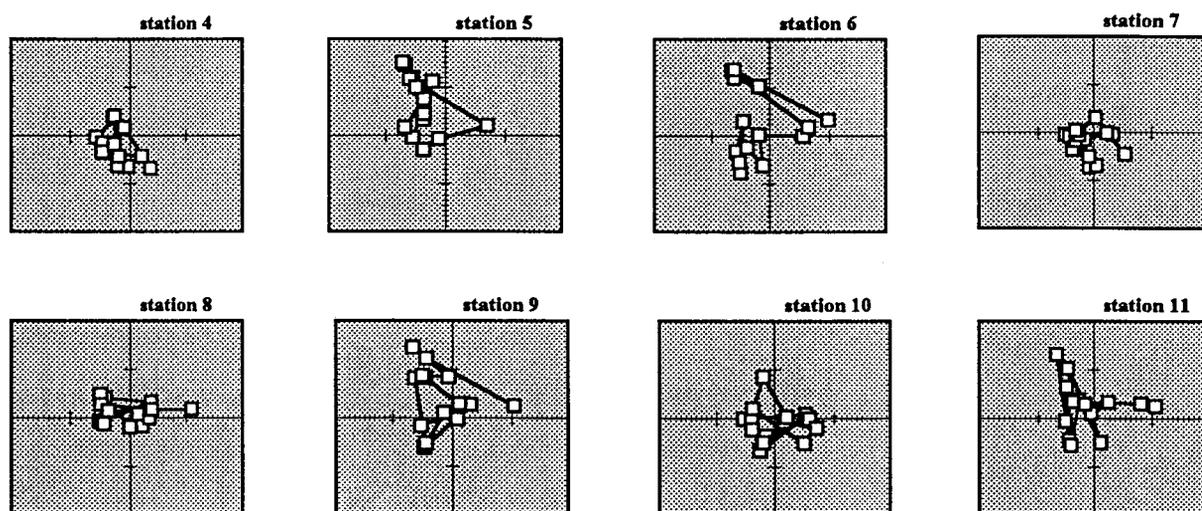


Figure 84: représentation de la dispersion des relevés station par station dans le plan 2(horizontal) - 3 (vertical) de l'AFC effectuée sur la matrice des densités macrobenthiques. - échelle 2 - l'échelle des abscisses et des ordonnées va de -1 à +1.

L'axe 4 isole les prélèvements de la station 5 les 11.09.1991, 13.05.1992 et 02.02.1993 et la station 6 le 20.02.1992 caractérisés par une domination de *Nephtys cirrosa* et *Scoloplos armiger*. Comme nous l'avons vu au niveau de l'approche à une échelle spatiale d'observation inférieure (§III.3.1.), ces prélèvements reflètent des basculements locaux dus à une microhétérogénéité spatiale de la répartition du peuplement.

La figure 85 illustre l'évolution temporelle de quelques espèces considérées comme « typiques » d'un bassin d'attraction du peuplement au niveau de l'échelle d'observation de 1 km² (somme de toutes les stations à chaque relevé).



La classification (figure 86) met en évidence quatre groupes principaux et un cinquième constitué des prélèvements déjà isolés sur l'axe 4 de l'AFC. La projection sur les plans 1-2 et 2-3 de l'AFC des groupes déterminés par la classification (figures 87 et 88) indique que le groupe 4 caractérise les stations ayant de fortes densités de *Lanice conchilega*, et secondairement de *Spiophanes bombyx*, *Ensis directus* et *Eumida sanguinea* (surtout des prélèvements printaniers et estivaux), le groupe 3 est surtout marqué par la présence d'*Ensis directus*, le groupe 2 par la présence d'*Abra alba* et le cortège d'espèces caractéristiques du peuplement avant l'apparition d'*Ensis directus* et enfin le groupe 1 est surtout caractérisé par *Spiophanes bombyx*.

Le corrélogramme de Mantel confirme les résultats déjà obtenus avec l'AFC, à savoir une tendance : plus les relevés sont éloignés dans le temps, plus leur corrélation est négative. Le pic apparaissant pour la classe 13 (361-390 jours), bien que non significatif, reflète le cycle annuel masqué par la tendance à cette échelle d'observation (figure 89).

III.3.2.2. Analyses systémiques

La procédure de sélection progressive des variables a retenu deux variables environnementales (tableau 27) : les sablons et les sables fins. Les deux seuls axes canoniques de l'ACC effectuée avec ces deux variables ont des valeurs propres de 0,133 et 0,035. L'inertie totale est de 2,357 et la somme des valeurs propres canoniques 0,168. Le plan 1-2 explique donc 7,13 % de l'inertie totale et bien sûr 100% de la variance des espèces contraintes par les (deux) facteurs du milieu sélectionnés. (axe 1 : 79,17 % et axe 2 : 20,83 %). Le premier axe canonique et la relation globale espèces-environnement sont significatifs ($p \leq 0,001$ après 999 permutations).

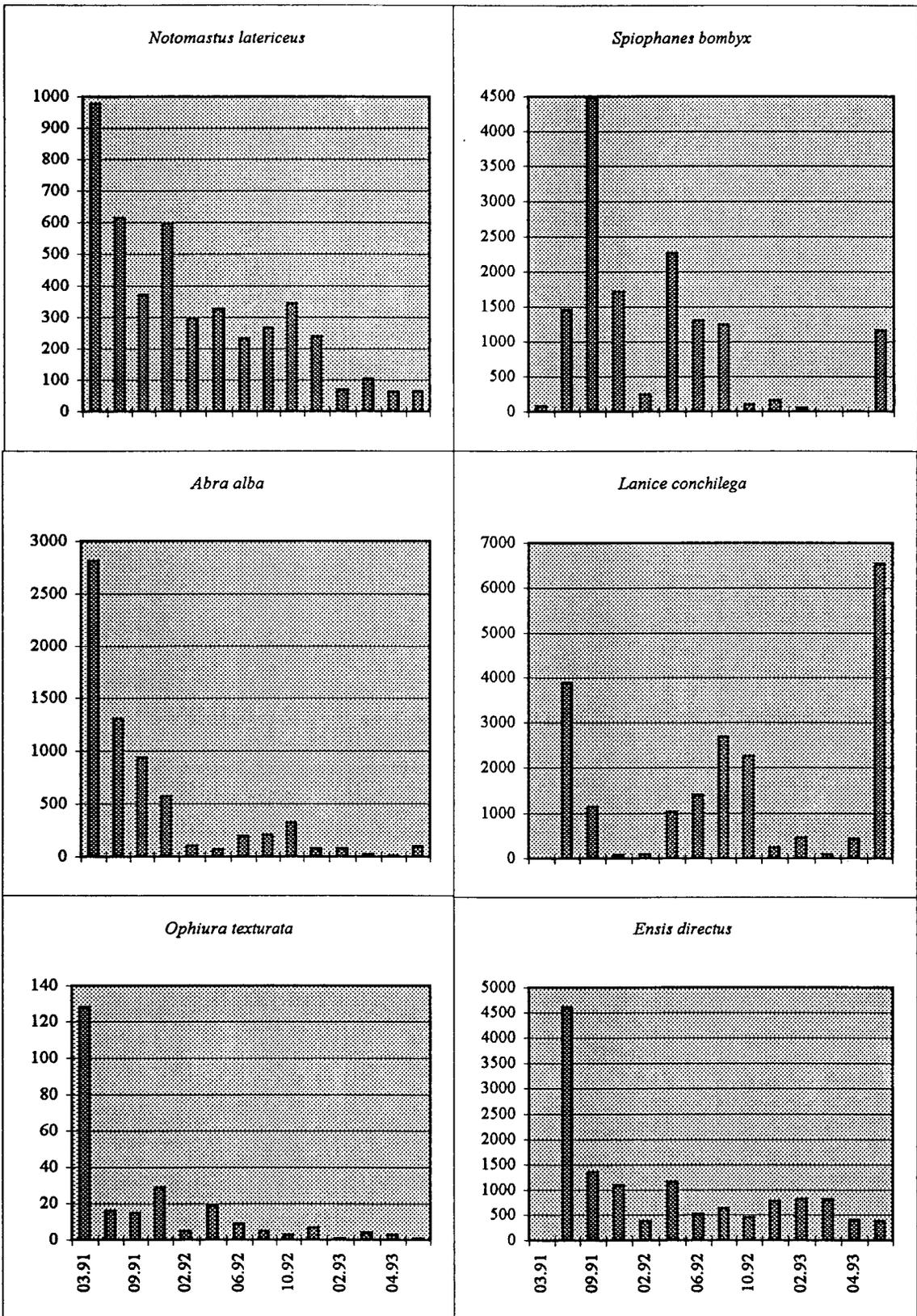


Figure 85 : Evolution temporelle des densités (N/1,6 m²) de quelques espèces caractéristiques de l'attracteur du système dominé par *Abra alba* (colonne gauche) et après le recrutement d'*Ensis directus* (colonne droite).

les densités (ordonnées) sont exprimées en nbre d'individus sur la totalité des stations à chaque relevé de l'échelle 2 l'échelle des ordonnées varie en fonction de l'espèce et l'échelle de temps des abscisses n'obéit pas aux intervalles réels.

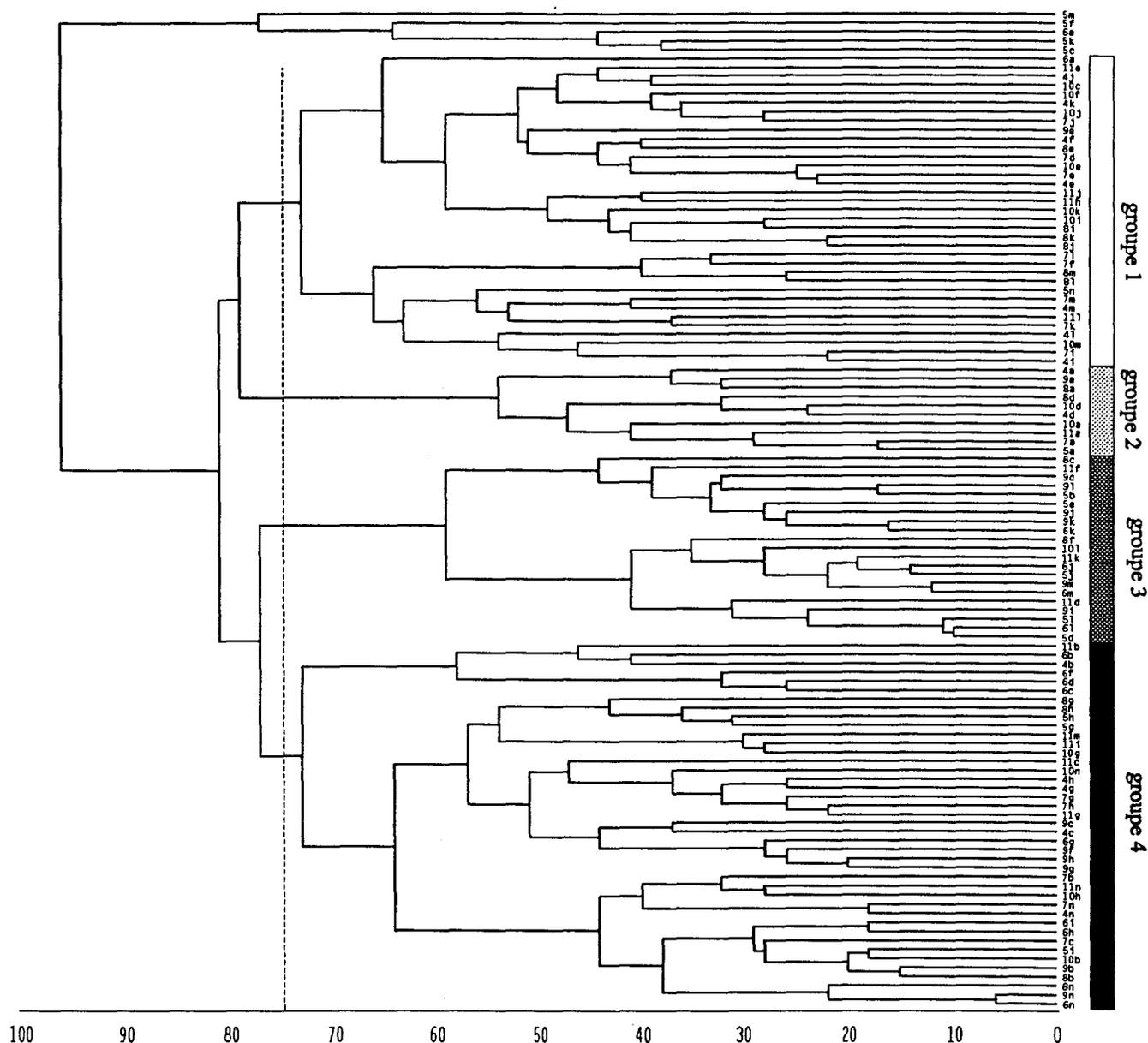


Figure 86 : Dendrogramme des affinités spécifiques entre objets.

Macrobenthos - échelle 2 - distance de bray-Curtis,
méthode de groupement selon l'association moyenne (UPGMA),
coefficient de corrélation cophénétique : 0.7532.

le n° correspond au réplikat, la lettre à la date : a=15.03.91 ; b=02.07.91 ; c=11.09.91 ; d=03.12.91 ; e=20.02.92 ; f=13.05.92 ; g=04.06.92 ; h=03.07.92 ; i=01.10.92 ; j=09.12.92 ; k=02.02.93 ; l=11.03.93 ; m=09.04.93 ; n=09.06.93.

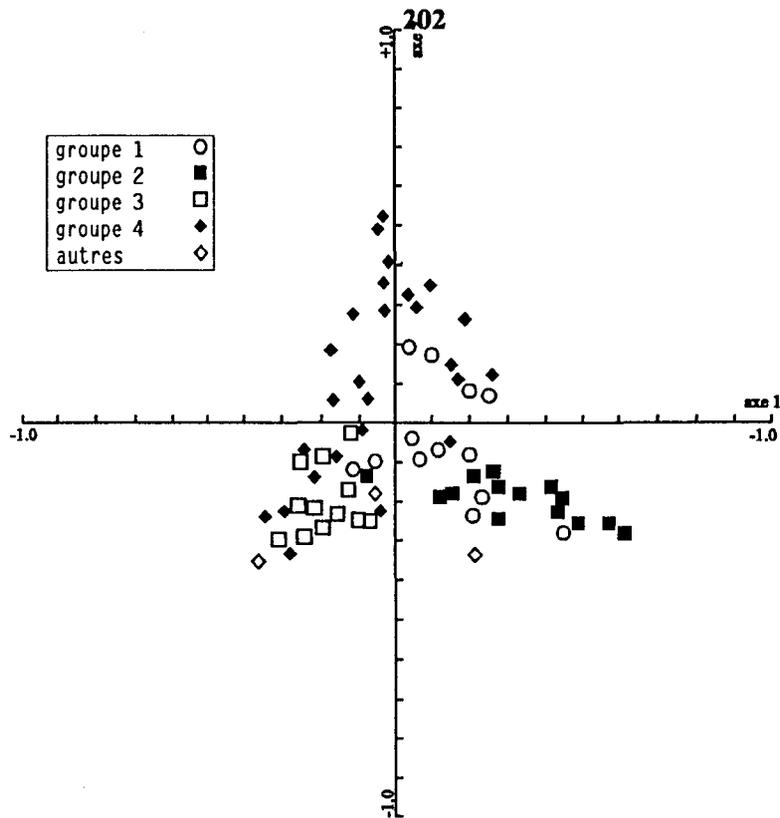


Figure 87 : projection dans le plan 1-2 de l'AFC des groupes formés par la classification (figure 86)

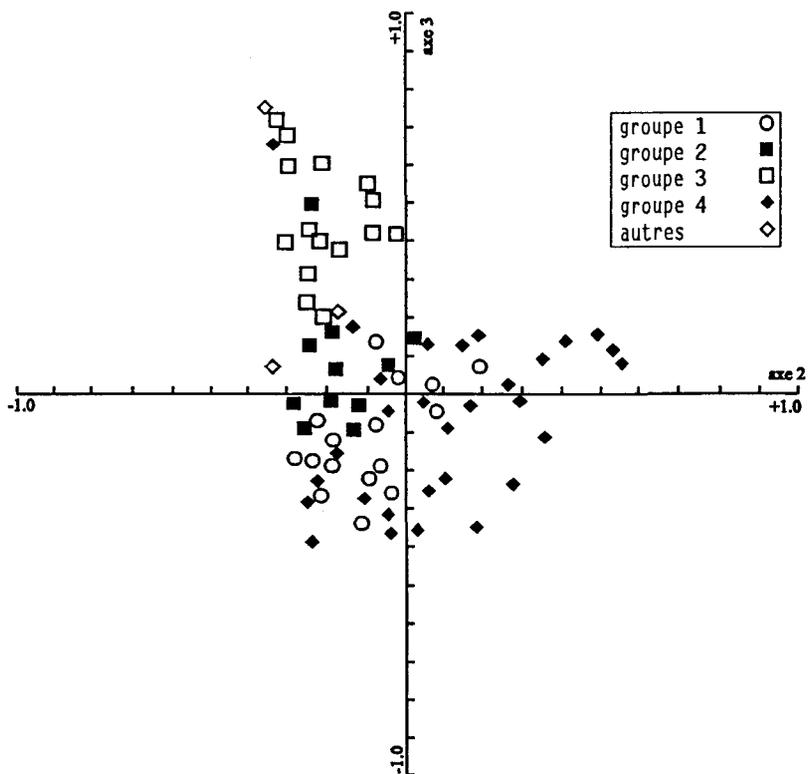


Figure 88 : projection dans le plan 2-3 de l'AFC des groupes formés par la classification (figure 86)

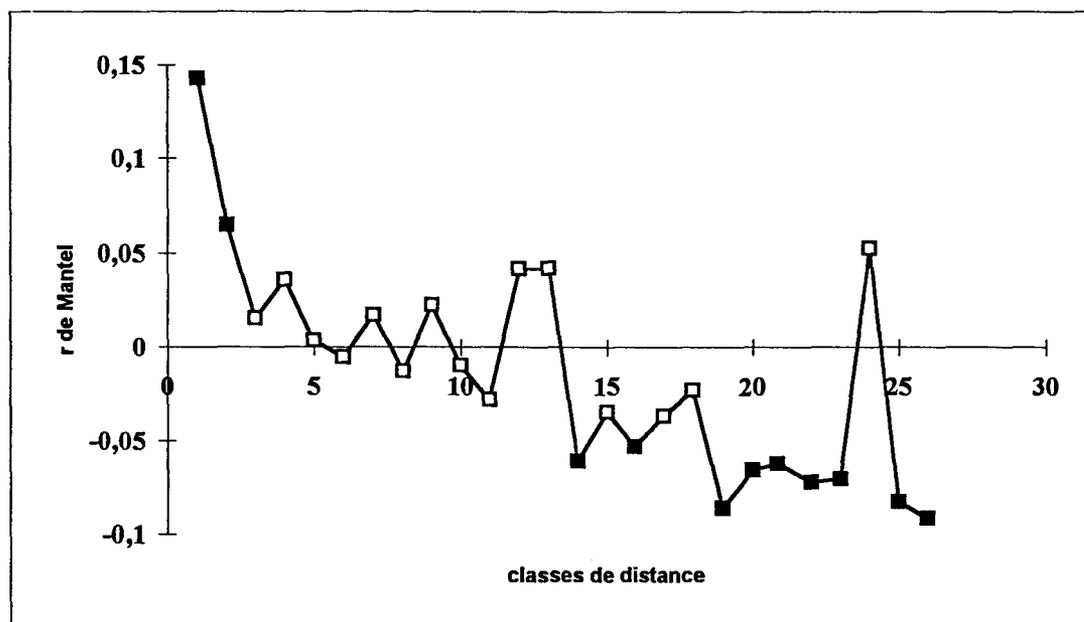


Figure 89 : Corrélogramme de Mantel

- échelle 2 -

une classe de distance représente 30 jours. les carrés pleins indiquent un r de Mantel significatif au seuil $p=0,05$ après correction de Bonferroni ($0,05/26=0,00192$)

type de facteur	variables sélectionnées	variance expliquée	p
matrice environnement	sablons (SAB)	0,11	0,001
	sables fins (SAF)	0,06	0,011
matrice espace	x	0,08	0,001
	y	0,07	0,001
	xy	0,05	0,014
	y ²	0,03	0,050
	x ²	0,04	0,041
matrice temps	mars	0,21	0,001
	jours	0,13	0,001
	juillet	0,08	0,001
	juin	0,05	0,001
	septembre	0,05	0,014
	mai	0,04	0,038
	octobre	0,04	0,027
matrice espace-temps	mars	0,21	0,001
	jours	0,13	0,001
	juillet	0,08	0,001
	y	0,06	0,003
	xy ²	0,07	0,001
	juin	0,05	0,002
	septembre	0,05	0,011
	octobre	0,04	0,036
	xy	0,04	0,006
	mai	0,03	0,049

Tableau 27 : variance expliquée par chaque facteur retenu par la procédure de "forward selection" dans chaque matrice environnement, espace, temps et espace-temps utilisée pour les ACC et ACC partielles - échelle 2 -

C'est principalement l'axe 1 qui présente une importance sur la structure du peuplement ; il reflète une opposition entre les sablons et les sables fins (figure 90). L'axe 2 isole les prélèvements de la station 5 caractérisée par une proportion en sables fins et sablons faible (et une domination des sables grossiers et graviers) (figure 91).

Le plan 1-2 met en évidence une évolution de la structure sédimentaire des stations sur les deux années, depuis un sédiment caractérisé par les sablons en mars 1991 vers un sédiment caractérisé par une proportion plus importante de sables fins au printemps 93 (figures 90 et 92). La variabilité spatiale est peu marquée sauf durant la période hivernale 91/92 où elle est beaucoup plus importante (figure 92). Cette évolution n'est cependant pas réellement similaire pour l'ensemble de la zone, pour la station 10 notamment, l'évolution est moins nette ; quant aux stations 6 et 9, elles présentent toujours une proportion en sables fins plus importante ou du même ordre de grandeur que les sablons (figure 93).

Au niveau des espèces, l'axe 1 illustre l'association des espèces « typiques » du peuplement (*Abra alba*, *Notomastus latericeus*, *Ophiura texturata*,...) avec un taux en sablons plus important durant le printemps et l'automne 1991, et l'association des espèces d'*Ensis directus*, *Lanice conchilega*, *Spiophanes bombyx* avec un sédiment plus riche en sables fins à partir de l'hiver 91/92 (figure 94)

Nephtys cirrosa et *Cerebratulus* sp. sont parmi les principales espèces qui participent à la caractérisation de l'axe 2 en étant associées à la station 5 et à un sédiment très pauvre en sablons et sables fins.

L'axe 1 reflète donc surtout une évolution temporelle du peuplement associé à la granulométrie. La variabilité spatiale n'est cependant pas négligeable : la structure granulométrique peut être localement complètement différente et très instable (station 5) ; par ailleurs, l'importance de cette variabilité semble plus importante durant la période hivernale 91/92.

Pour les matrices espace, temps et espace-temps, la procédure de sélection progressive des variables a retenu respectivement cinq variables spatiales, sept variables temporelles et 10 variables spatio-temporelles (tableau 27). Les variables les plus importantes sont temporelles : mars, jours et juillet. Au niveau spatial, aucune direction n'est privilégiée dans le choix des variables du modèle polynomial.

Le tableau 28 et la figure 95 illustrent l'importance relative des différentes fractions sur la variation du peuplement macrobenthique. Il ressort de ces résultats que les variables

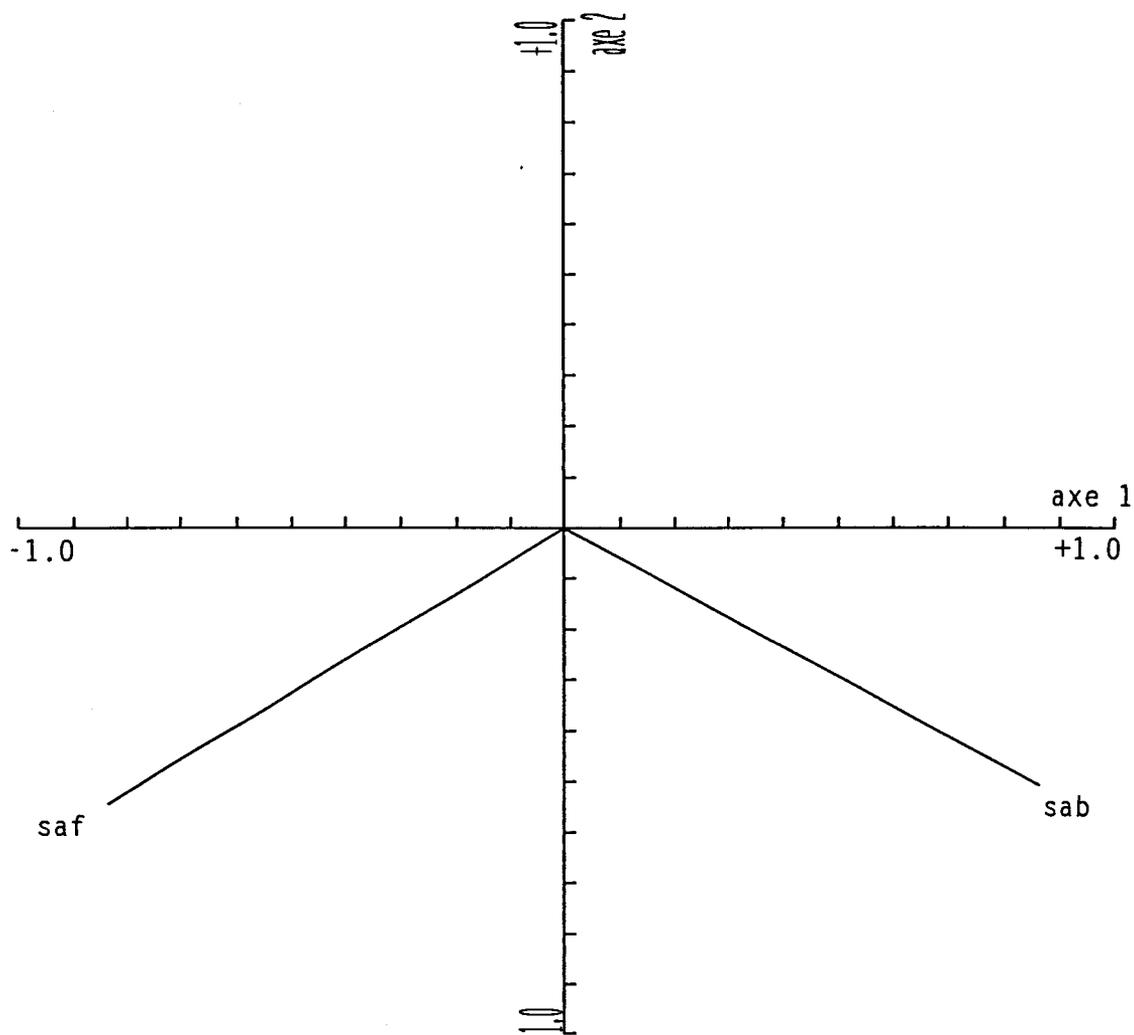


Figure 90 : Analyse Canonique des Correspondances - échelle 2 - [71 espèces macrobenthiques ; 112 objets et 2 variables environnementales]
projection des vecteurs environnementaux dans le plan 1-2.
Valeurs propres : axe 1 : 0,133 et axe 2 : 0,035.
(pour la signification des abréviations, voir le rabat de la dernière feuille du manuscrit)

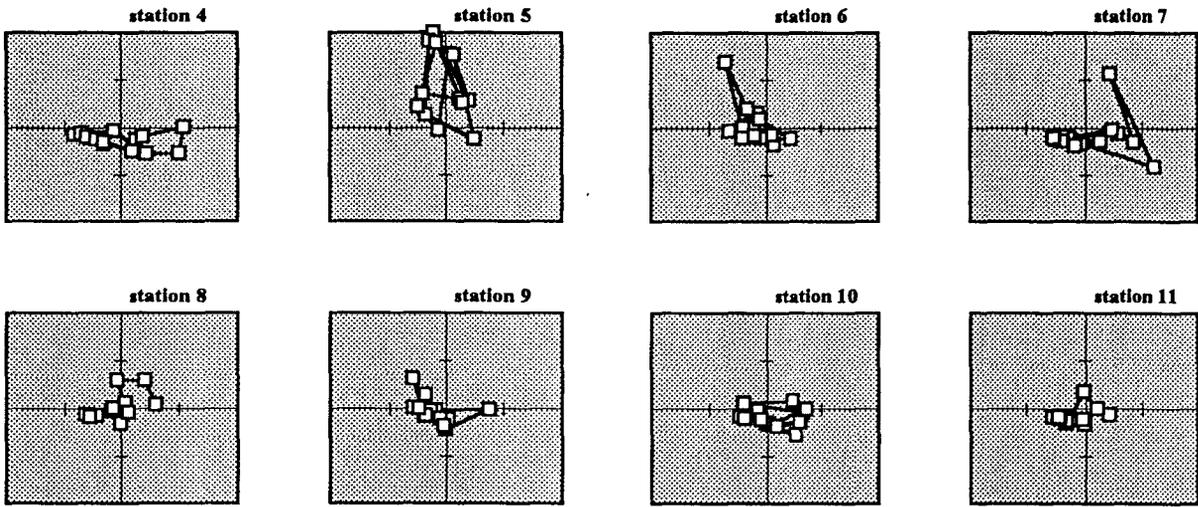


Figure 91 : représentation de la dispersion des relevés station par station dans le plan 1(horizontal) - 2(vertical) de l'ACC - échelle 2 - l'échelle des abscisses et des ordonnées va de -1 à +1.

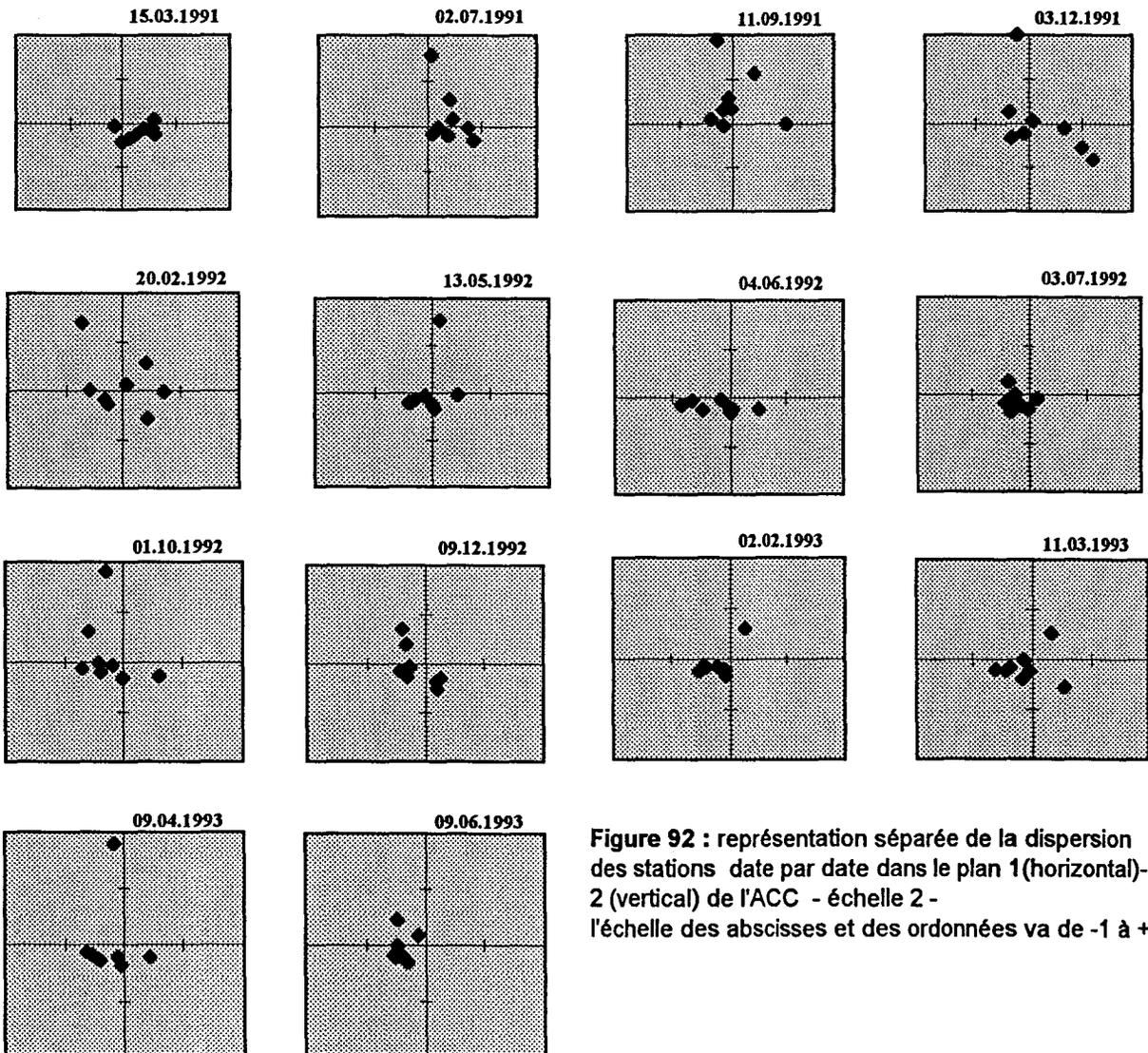


Figure 92 : représentation séparée de la dispersion des stations date par date dans le plan 1(horizontal)- 2 (vertical) de l'ACC - échelle 2 - l'échelle des abscisses et des ordonnées va de -1 à +1.

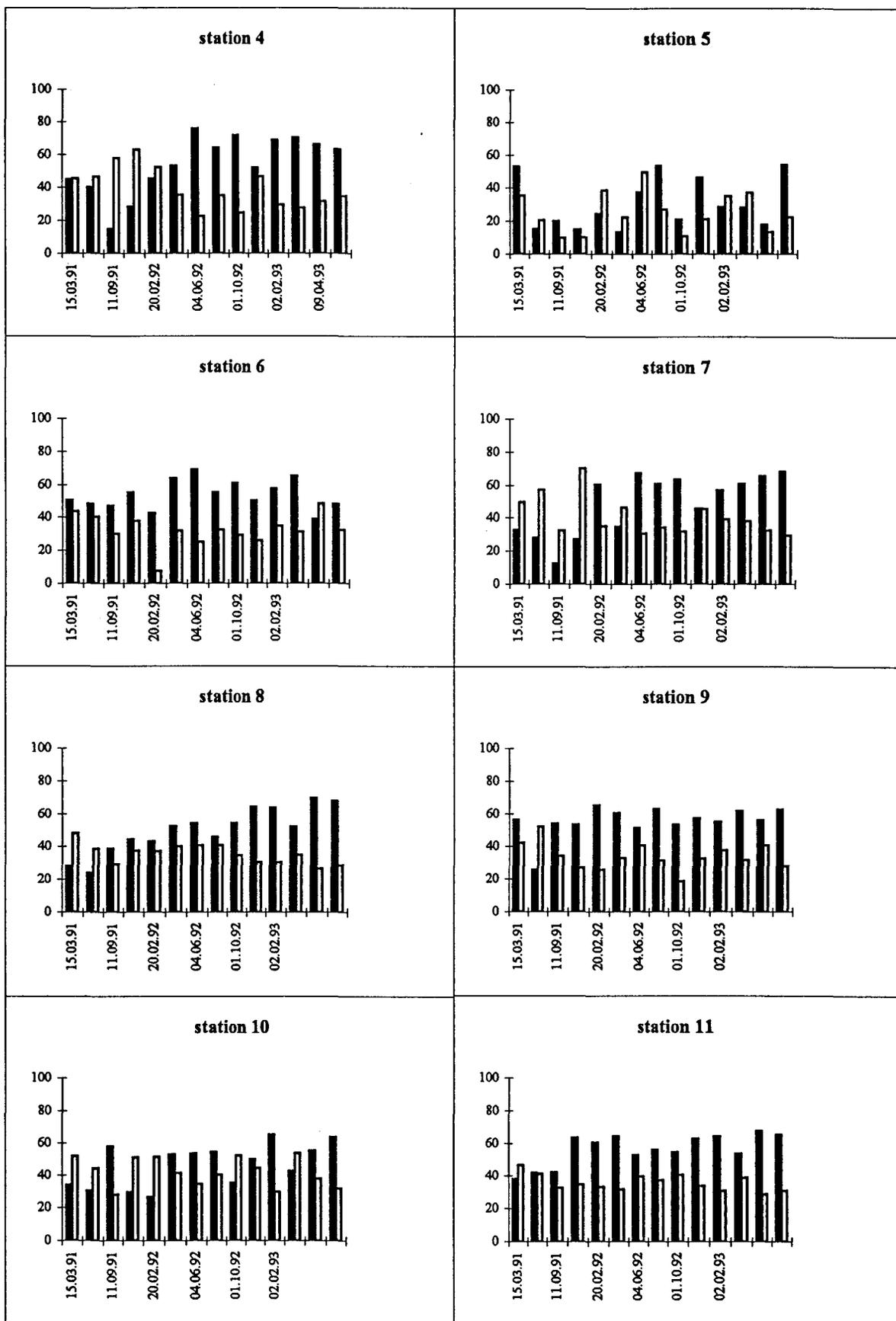


Figure 93 : évolution date par date, pour chaque station, de la proportion de sablons (trame blanche) et de sables fins (trame noire). (% par rapport à la totalité de la fraction granulométrique) - échelle 2 -

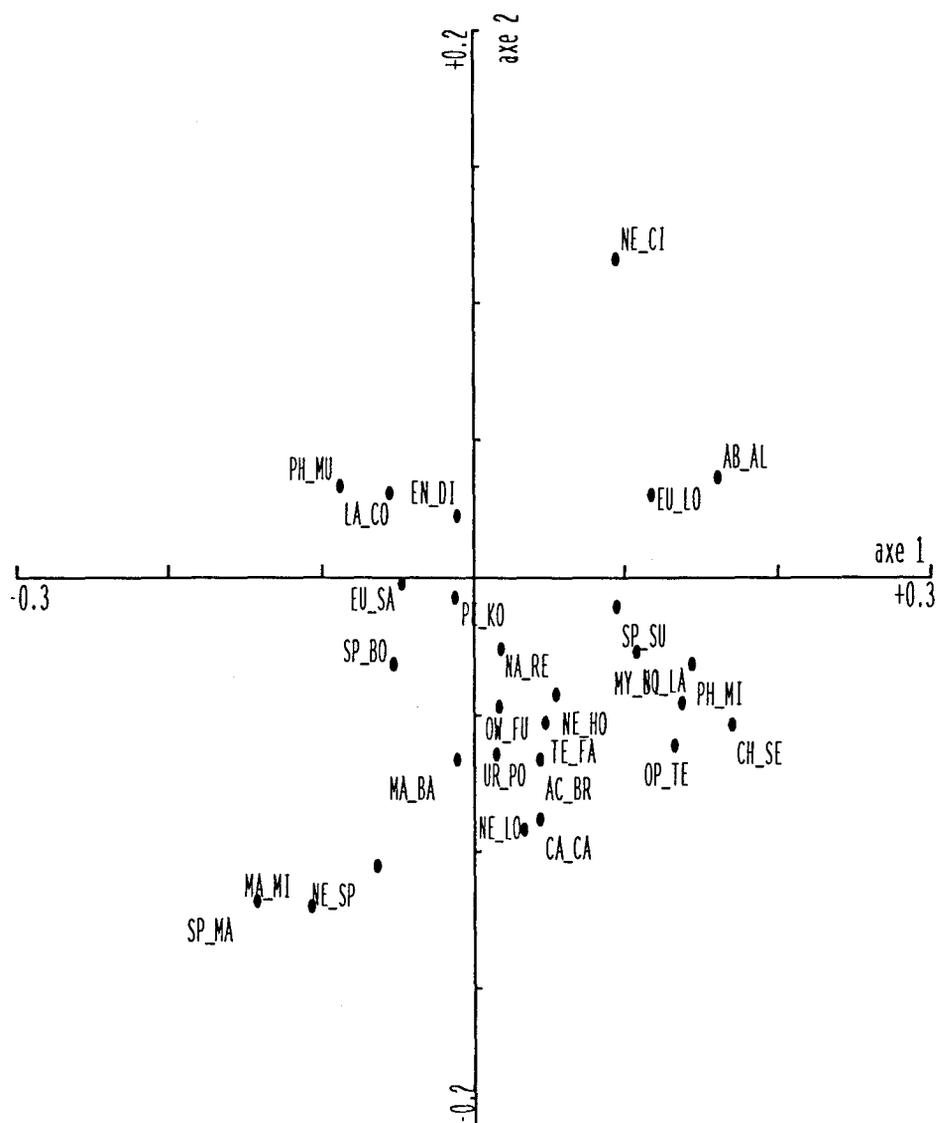


Figure 94 : Analyse Canonique des Correspondances - échelle 2 - [71 espèces macrobenthiques ; 112 objets et 2 variables environnementales]

projection des espèces dans le plan 1-2.

Valeurs propres : axe 1 : 0,133 et axe 2 : 0,035.

(pour la signification des abréviations, voir le rabat de la dernière feuille du volume)

-a-	ACC		ACC partielle		inertie totale
	espèces.envirt	espèces.espace	(espèces.envirt)/espace	(espèces.espace)/envirt	
somme des valeurs propres canoniques	0,168	0,263	0,161	0,256	2,357
"overall test"	***	***	***	***	

-b-	ACC		ACC partielle		inertie totale
	espèces.envirt	espèces.temps	(espèces.envirt)/temps	(espèces.temps)/envirt	
somme des valeurs propres canoniques	0,168	0,598	0,120	0,550	2,357
"overall test"	***	***	***	***	

-c-	ACC		ACC partielle		inertie totale
	espèces.envirt	espèces.espace-temps	(espèces.envirt)/espace-temps	(espèces.espace-temps)/envirt	
somme des valeurs propres canoniques	0,168	0,755	0,102	0,689	2,357
"overall test"	***	***	***	***	

* : $p \leq 0,05$ ** : $p \leq 0,01$ *** : $p \leq 0,001$ NS : non significatif

tableau 28 : somme des valeurs propres canoniques issues des ACC et ACC partielles et résultats des tests par permutations (999 permutations)

analyses effectuées avec :

-a- les variables environnementales et l'espace comme variables explicatives

-b- les variables environnementales et le temps comme variables explicatives

-c- les variables environnementales et l'espace-temps comme variables explicatives

abiotiques sélectionnées expliquent très peu la variabilité du peuplement macrobenthique à cette échelle d'observation : dans le meilleur des cas, 63,64% de la variabilité restent inexpliqués. De plus, la contribution abiotique totale est faible : 7.13%, mais statistiquement significative ($p \leq 0,001$ après 999 permutations).

Les fractions spatiales, temporelles et spatio-temporelles « pures » sont toujours significatives et très importantes (figure 95). Par ailleurs, la structuration des facteurs abiotiques dans le temps et l'espace-temps est toujours importante si on compare les fractions (b) et (a+b) correspondantes : ce rapport vaut respectivement 28,61% et 39,27%. Par contre, l'influence du facteur granulométrique sur la macrobenthos est pratiquement indépendant de la position des stations : $0,30/7,13 = 4,21\%$. L'évolution temporelle prédomine donc à cette échelle d'observation sur la variabilité spatiale.

Une plus grande part de l'explication de la variabilité du peuplement macrobenthique doit certainement être recherchée au niveau des interactions biotiques mais également de l'influence de facteurs de l'environnement et de processus d'un niveau hiérarchique supérieur ; en effet, le temps « pur » explique 23,33% de la variabilité.

III.3.3. Echelle 3

III.3.3.1. *Analyses exploratoires*

Les quatre premiers axes de l'AFC représentent 46,8 % de la variabilité totale : l'axe 1 : 15,8 %, l'axe 2 : 14,34 %, l'axe 3 : 8,11 % et le quatrième : 8,02 %.

Le plan 1-2 met en évidence trois groupes de stations quelle que soit la date de prélèvement (figures 96 & 97) : le premier groupe concerne les stations B, G, J et secondairement K ; il est caractérisé par *Lanice conchilega*, *Ensis*, *Notomastus latericeus*, *Hinia reticulata*, *Eumida sanguinea* et *Phyllodoce mucosa* pour les principales espèces. Le second groupe isolé sur l'axe 2 renferme les stations A, C et M (la station P le 03.07.1992 y est également associée). *Macoma balthica*, *Tellina fabula*, *Arenicola marina* et *Spio martinensis* structurent ces prélèvements, les deux dernières espèces concernant plus particulièrement la station A, le 09.06.1993 (fort recrutement de *Spio martinensis* notamment). Ces deux groupes ne sont apparemment pas totalement dissociés dans la mesure où ils forment une continuité dans le plan 1-2 (figure 96). Par ailleurs *Abra alba*, *Nephtys hombergii* et *Spisula subtruncata* sont en position intermédiaire entre ces deux entités (figure 97). Enfin le

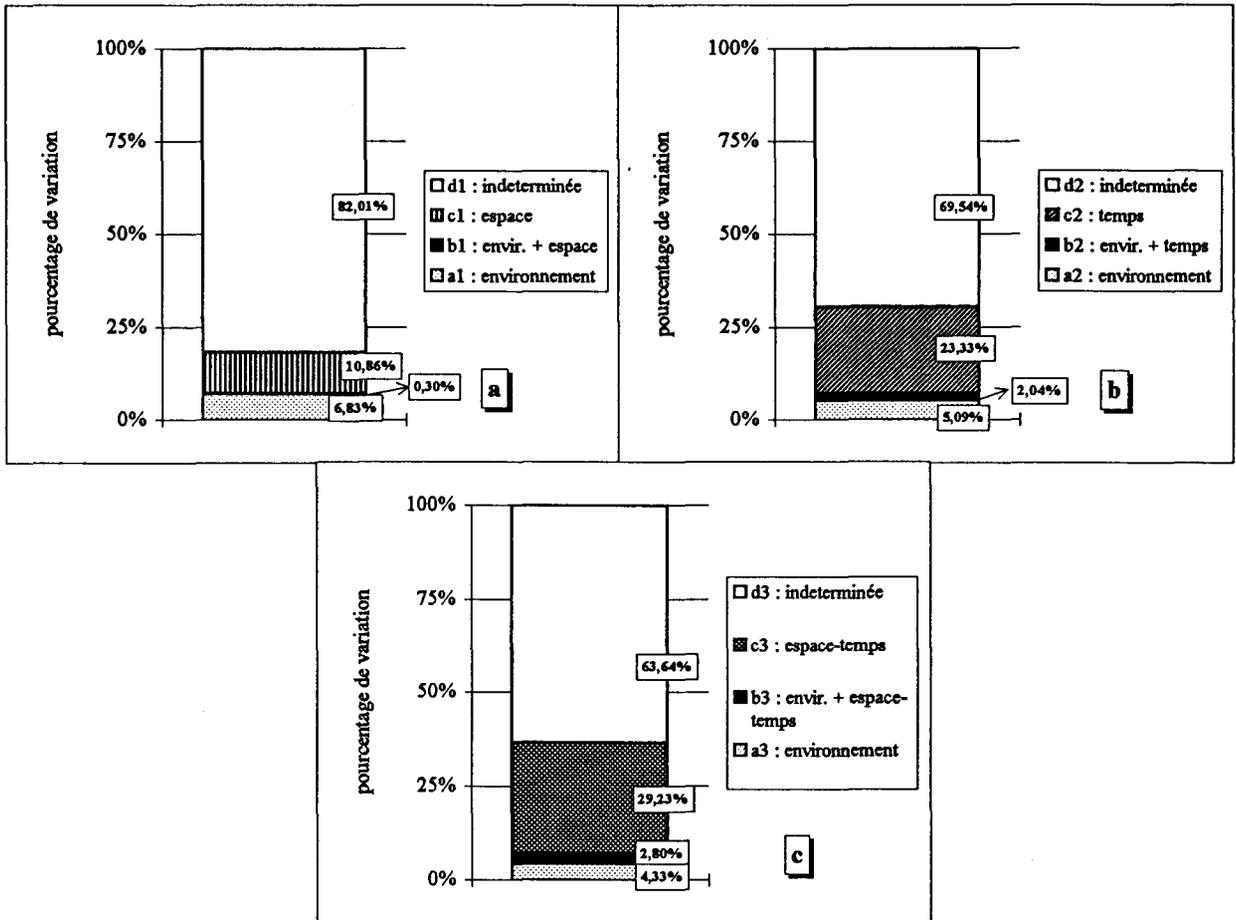


Figure 95 : Partitionnement de la variance de la matrice macrobenthos suivant *l'approche globale* .
 a- analyse avec les variables environnementales et l'espace comme variables explicatives
 b- analyse avec les variables environnementales et le temps comme variables explicatives
 c- analyse avec les variables environnementales et l'espace-temps comme variables explicatives

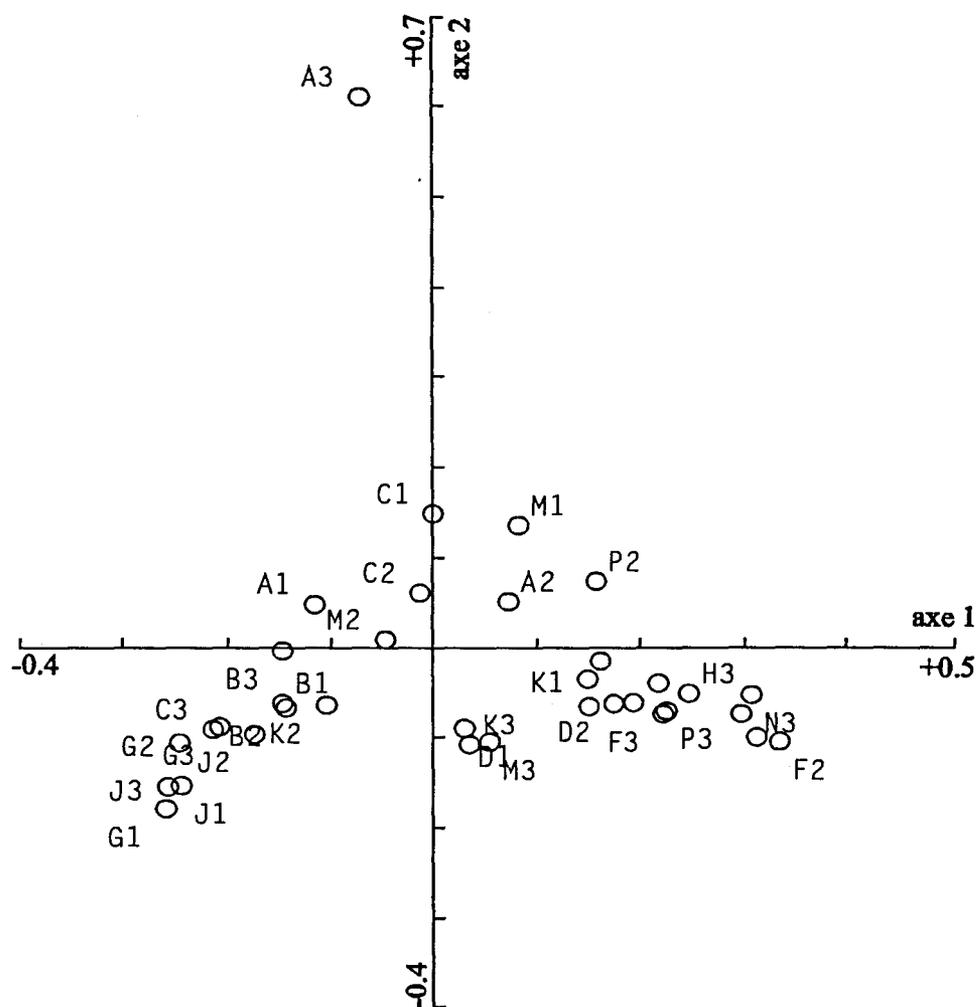


Figure 96 : plan 1-2 de l'AFC réalisée sur la matrice [49 espèces macrobenthiques - 48 objets] - échelle 3 - projection des objets - l'axe 1 explique 15,80% de la variance, l'axe 2 14,34% (les lettres correspondent aux stations de prélèvements, les chiffres aux dates : 1 : 20.02.91 ; 2 : 03.07.92 & 3 : 09.06.93)

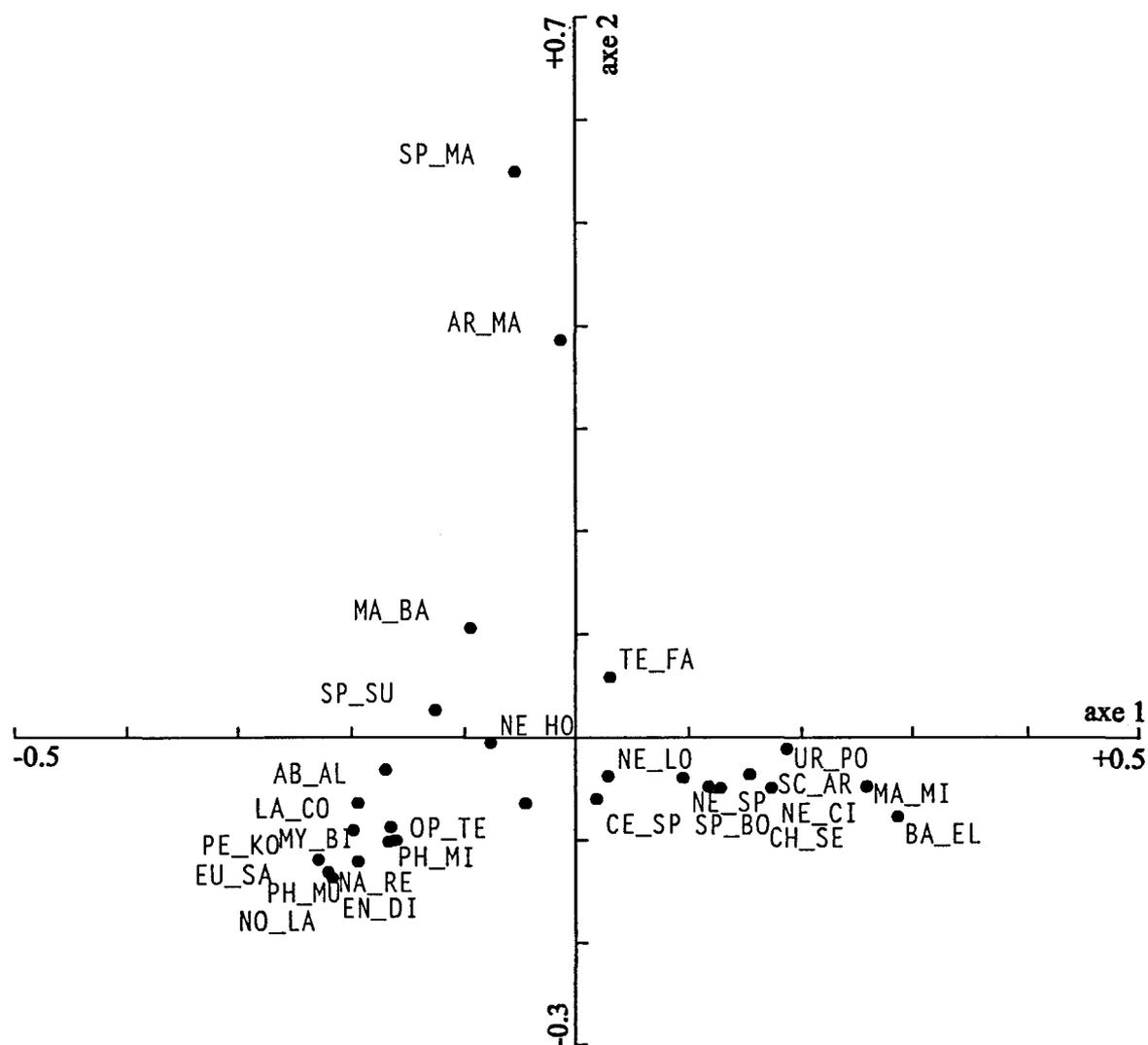


Figure 97 : plan 1-2 de l'AFC réalisée sur la matrice [49 espèces macrobenthiques - 48 objets] - échelle 3 - projection des espèces - l'axe 1 explique 15,80% de la variance, l'axe 2 14,34% (pour la signification des abréviations, voir le rabat de la dernière feuille du volume)

groupe 3 regroupe le reste des stations de la zone et un contingent d'espèces particulier surtout caractérisé par *Nephtys cirrosa*, *Bathyporeia elegans*, *Urothoe poseidonis*, *Cerebratulus* sp. mais également *Spiophanes bombyx* et *Magelona mirabilis* (figure 97).

L'axe 3 permet de dissocier le groupe 3 en 2 sous-groupes (figure 98 et 99): le premier concerne les stations caractérisées par *Magelona* et *Spiophanes bombyx*, *Magelona mirabilis* structure plutôt les stations H, I, L et N le 09.06.1993 et *Spiophanes bombyx* les stations H, K et M le 20.02.1992. Le second sous-groupe renferme les autres stations du groupe 3 avec la présence de *Nephtys cirrosa*, *Bathyporeia elegans*, *Urothoe poseidonis* et *Cerebratulus* sp..

L'axe 4 oppose enfin les stations J, M et G (le 20.02.1992 pour cette dernière station) caractérisées notamment par *Notomastus latericeus*, *Ensis directus* et *Phyllodoce* aux stations A et B plutôt dominées par *Macoma balthica*, *Spisula subtruncata*, *Tellina fabula*, *Abra alba*, *Ophiura texturata* et *Nephtys hombergii* (figures 98 et 99).

Il semble donc également possible de détecter à cette échelle d'observation l'impact du recrutement d'*Ensis directus*, et secondairement de *Lanice conchilega* et *Spiophanes bombyx* qui "dominent" seulement quelques stations très proches de la côte. *Magelona mirabilis* semble également avoir une influence dans certains secteurs principalement en juin 1993 suite à un recrutement récent.

La représentation date par date de la projection des prélèvements sur le plan 1-2 de l'AFC met en évidence une stabilité du nuage de point dans le temps, sauf pour la station A qui "sort" le 09.06.1993 avec un recrutement massif de *Spio martinensis* (567 ind./ 0,2 m²) (figure 100).

La classification forme des groupes peu homogènes, le niveaux de fusion des groupes se réalise toujours à des distances élevées (figure 101). Hormis la station O le 09.06.1993, trois groupes peuvent être formés : le groupe 1 concerne les stations renfermant les espèces "typiques" du peuplement à *Abra alba* et *Ensis directus* ; il correspond aux groupes 1 et 2 mis en évidence dans le plan 1-2 de l'AFC. Le second groupe de cette classification correspond au groupe 3 du plan 1-2 de l'AFC. ; il renferme la majorité des stations caractérisées par *Nephtys cirrosa*, *Cerebratulus* sp. mais également *Magelona mirabilis* et *Spiophanes bombyx*. Enfin, le groupe 3 regroupe les stations les plus pauvres en densités macrobenthiques.

Peu d'information plus précises peuvent être tirées de cette classification.

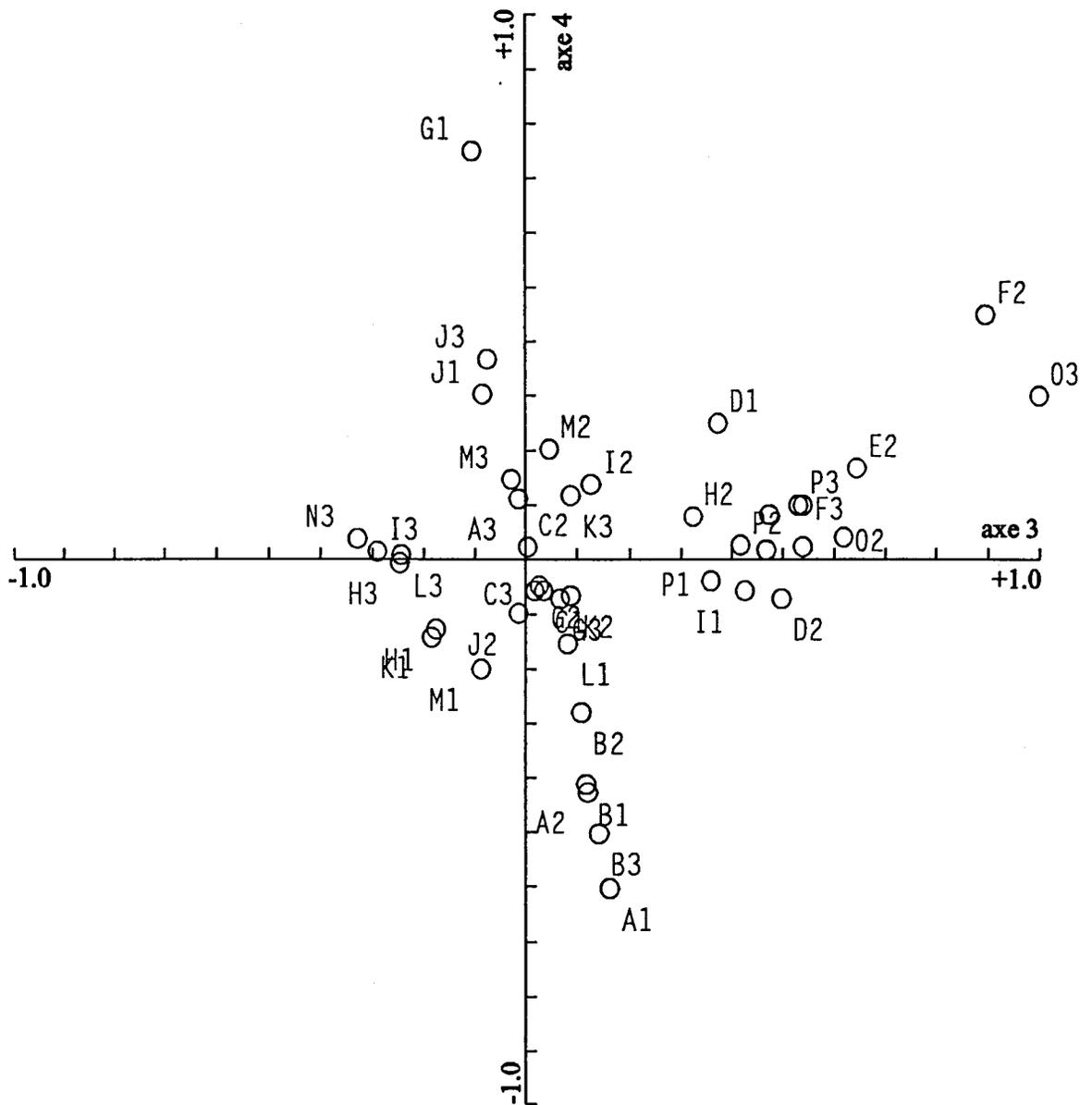


Figure 98 : plan 3-4 de l'AFC réalisée sur la matrice [49 espèces macrobenthiques - 48 objets] - échelle 3 - projection des objets - l'axe 3 explique 8,11% de la variance, l'axe 4 8,02% (les lettres correspondent aux stations de prélèvements, les chiffres aux dates : 1 : 20.02.91 ; 2 : 03.07.92 & 3 : 09.06.93)

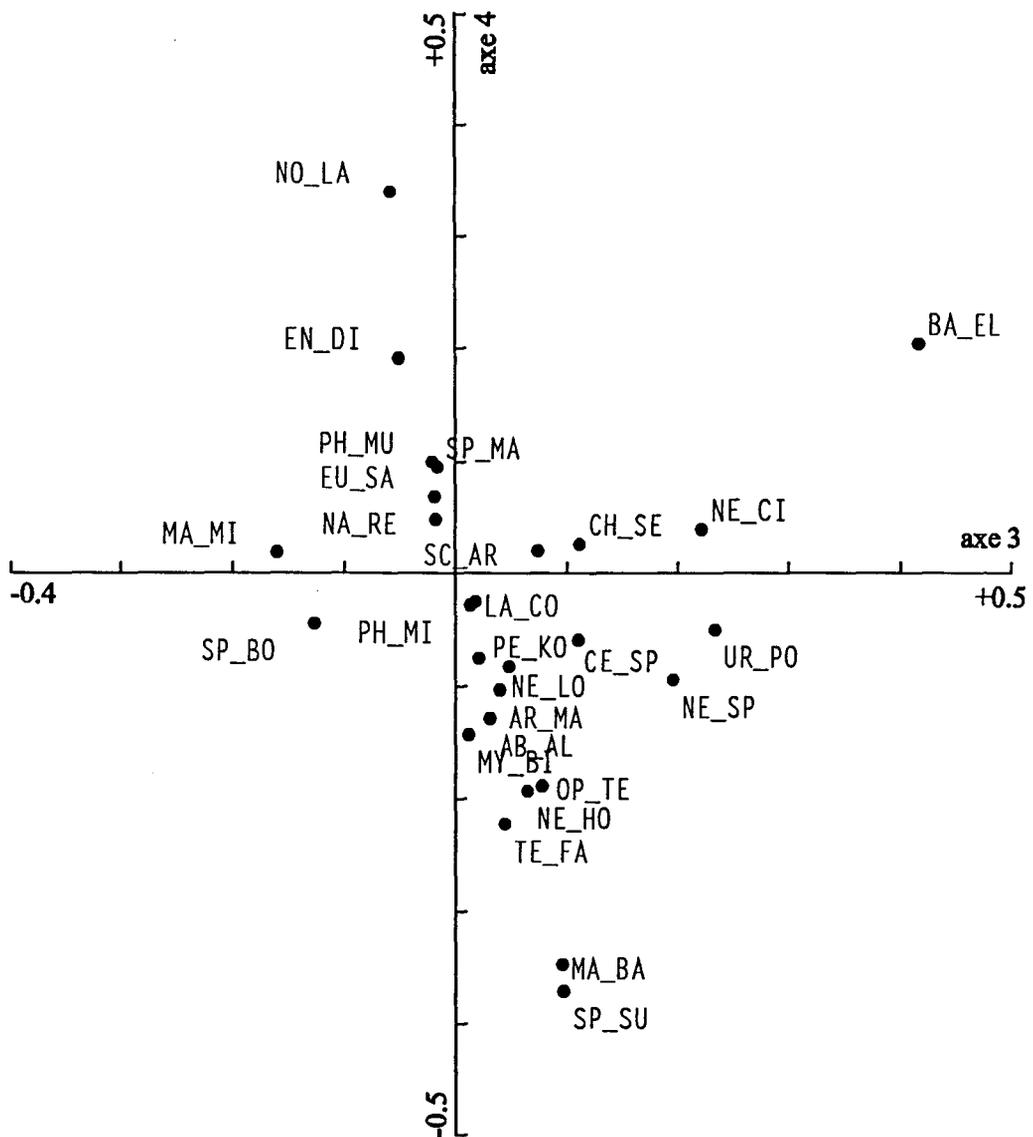


Figure 99 : plan 3-4 de l'ACF réalisée sur la matrice [49 espèces macrobenthiques - 48 objets] - échelle 3 - projection des espèces - l'axe 3 explique 8,11% de la variance, l'axe 4 8,02% (pour la signification des abréviations, voir le rabat de la dernière feuille du volume)

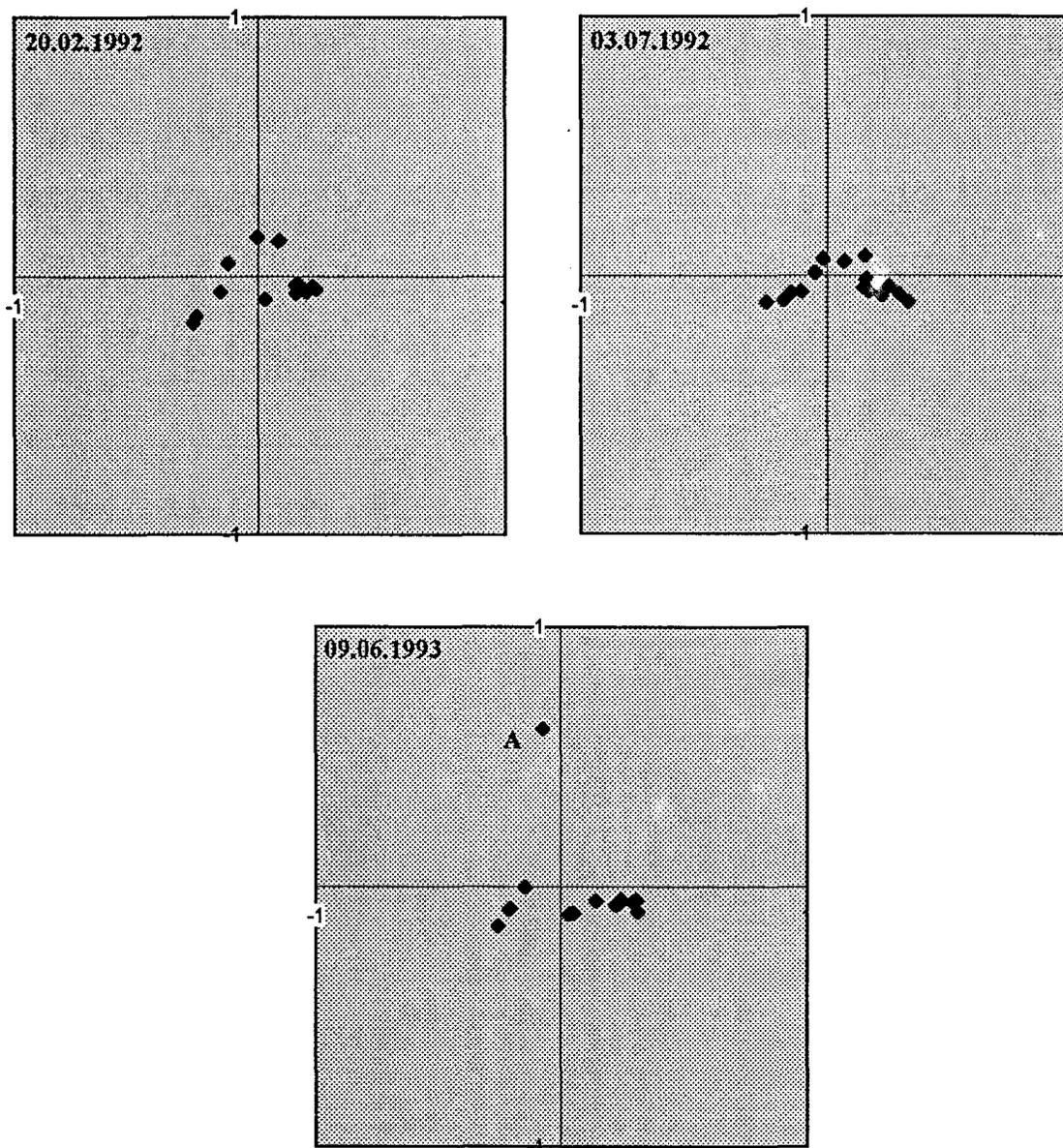
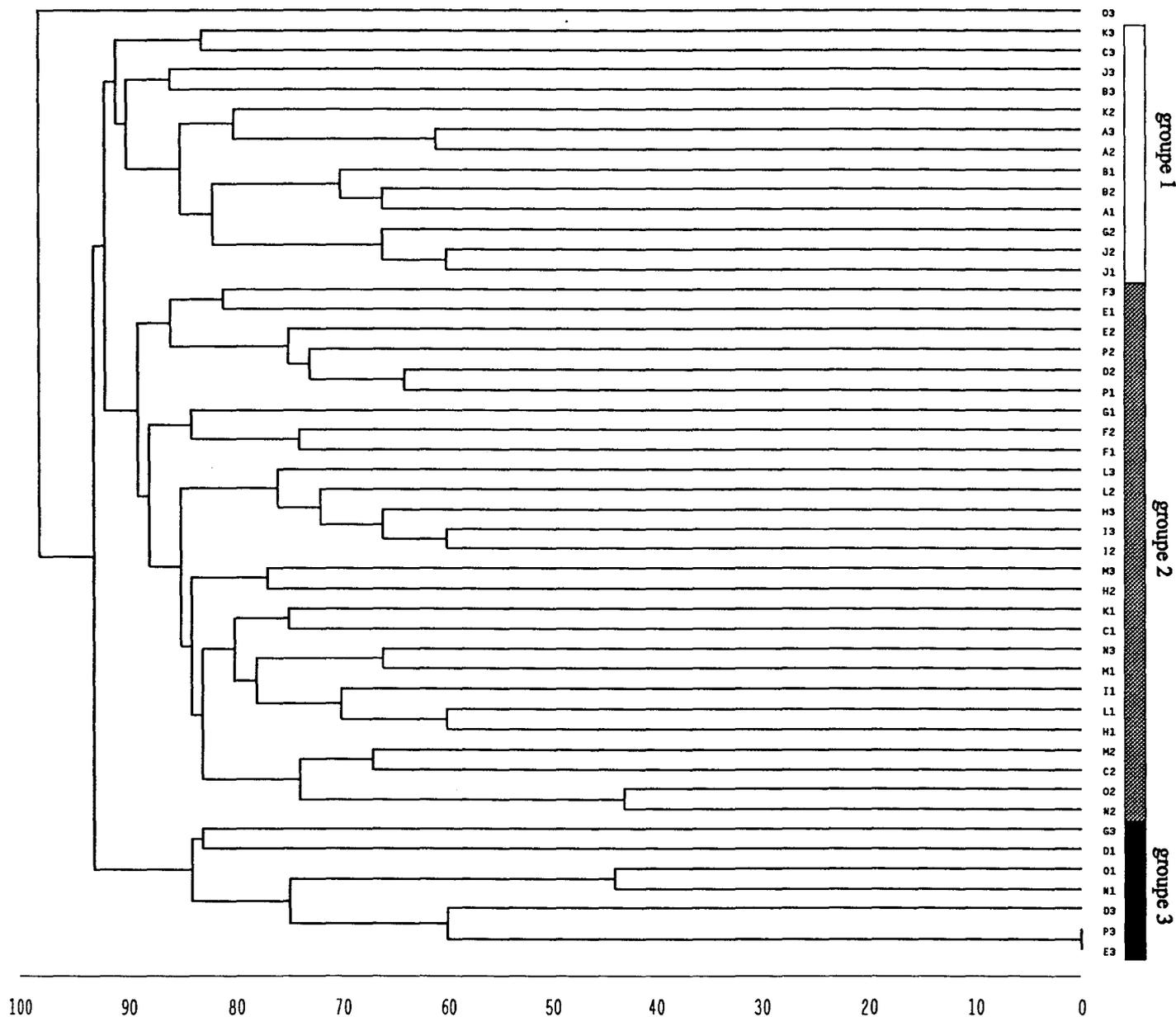


Figure 100 : plan 1-2 de l'AFC réalisée sur les densités macrobenthiques à l'échelle 3 (40 km²). projection séparée des stations date par date.



**Figure 101 : Dendrogramme des affinités spécifiques entre objets
Macrobenthos - échelle 3 - distance de Bray-Curtis,
méthode de groupement selon l'association moyenne (UPGMA),
coefficient de corrélation cophénétique : 0,7190.**

(les lettres correspondent aux stations de prélèvements, les chiffres aux dates : 1 : 20.02.91 ; 2 : 03.07.92 & 3 : 09.06.93)

III.3.3.2. *Analyses systématiques*

La procédure de sélection progressive des variables a retenu quatre variables environnementales (tableau 29) : les sables moyens, les sablons, les graviers et la matière organique. Les deux premiers axes canoniques de l'ACC effectuée avec ces variables ont des valeurs propres de 0,720 et 0,389. L'inertie totale est de 4,876 et la somme des valeurs propres canoniques 1,493. Le plan 1-2 explique donc 22,74% de l'inertie totale et 74,3 % de la variance des espèces contrainte par les variables du milieu (axe 1 : 48,22 % et l'axe 2 : 26,05 %). Le premier axe canonique et la relation globale espèces-environnement sont significatifs ($p \leq 0,001$ après 999 permutations).

Dans le plan 1-2, les sables moyens fortement corrélés aux graviers sont pratiquement indépendants des sablons ; ces derniers sont corrélés positivement avec la matière organique (figure 102). Les espèces associées à des teneurs élevées en sables moyens et des teneurs plutôt faibles en sablons et matière organique sont *Notomastus latericeus*, *Eumida sanguinea*, *Phyllodoce mucosa*, *Ensis directus*, *Lanice conchilega* et *Hinia reticulata* (figure 103). Les stations G, J et B (le 03.07.1992) sont également localisés dans cette zone (figure 104).

Macoma balthica, *Spisula subtruncata*, *Tellina fabula*, *Arenicola marina*, *Spio martinensis* et *Nephtys hombergii* sont communes dans les régions où la teneur en sablons et matière organique est importante, mais celle en sables moyens est faible (figure 103). Ce sont les stations A, B, C, K et M qui occupent ce secteur (figure 104). Quelques espèces, dont *Abra alba* et *Mysella bidentata*, sont intermédiaires entre ces deux typologies.

Enfin, il y a un gros contingent d'espèces dans des zones ayant des teneurs en sables moyens, sablons et matière organique faibles : *Magelona mirabilis*, *Spiophanes bombyx*, *Nephtys cirrosa*, *Bathyporeia elegans* et *Cerebratulus sp.*.

Les groupes mis en évidence dans l'AFC et la classification sont ici en grande partie retrouvés avec chacun une typologie granulométrique particulière.

La structure temporelle est peu nette et apparaît plus faible que la structure spatiale.

Cinq variables spatiales, deux variables temporelles et sept spatio-temporelles ont été sélectionnées par la procédure de sélection progressive des variables (tableau 29). Les variables les plus importantes sont spatiales. Les deux variables temporelles sélectionnées sont le mois de juin et la variable « jours ».

type de facteur	variables sélectionnées	variance expliquée	p
matrice environnement	sables moyens (SAM)	0,63	0,001
	sablons (SAB)	0,39	0,001
	graviers (GRAV)	0,24	0,016
	matière organique (MATOR)	0,24	0,021
matrice espace	y	0,50	0,001
	x	0,47	0,001
	xy	0,26	0,001
	xy ²	0,21	0,004
	y ²	0,16	0,008
matrice temps	juin	0,39	0,001
	jours	0,21	0,019
matrice espace-temps	y	0,50	0,001
	x	0,47	0,001
	juin	0,30	0,001
	xy	0,26	0,001
	xy ²	0,21	0,002
	jours	0,16	0,005
	y ³	0,13	0,013

Tableau 29 : variance expliquée par chaque facteur retenu par la procédure de "forward selection" dans chaque matrice environnement, espace, temps et espace-temps utilisée pour les ACC et ACC partielles sur le macrobenthos - échelle 3 -

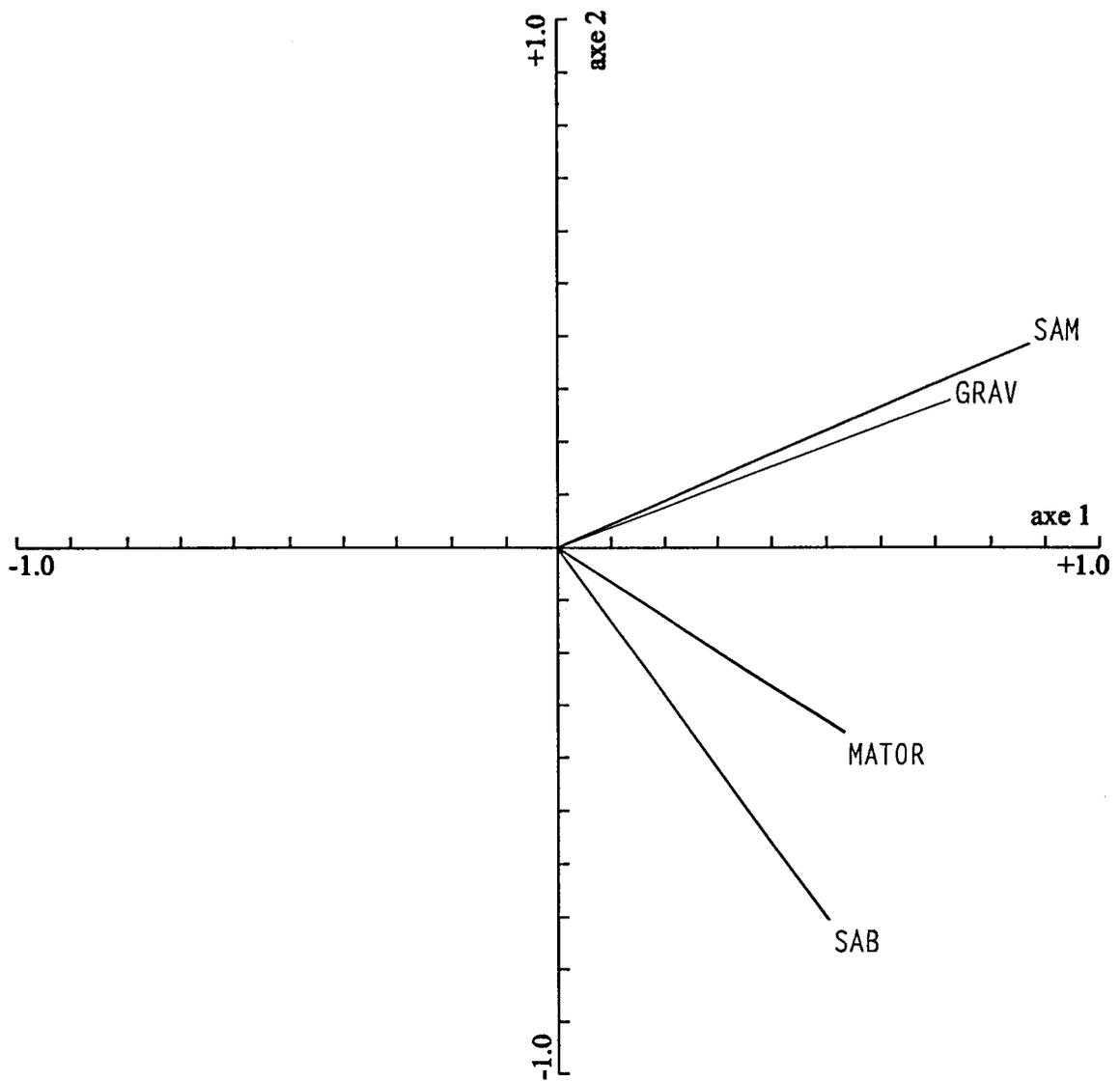


Figure 102 : Analyse Canonique des Correspondances - échelle 3 - [49 espèces macrobenthiques ; 48 objets et 4 variables environnementales] projection des vecteurs environnementaux dans le plan 1-2.
 Valeurs propres : axe 1 :0,720 et axe 2 : 0,389.
 (pour la signification des abréviations, voir le rabat de la dernière feuille du manuscrit)

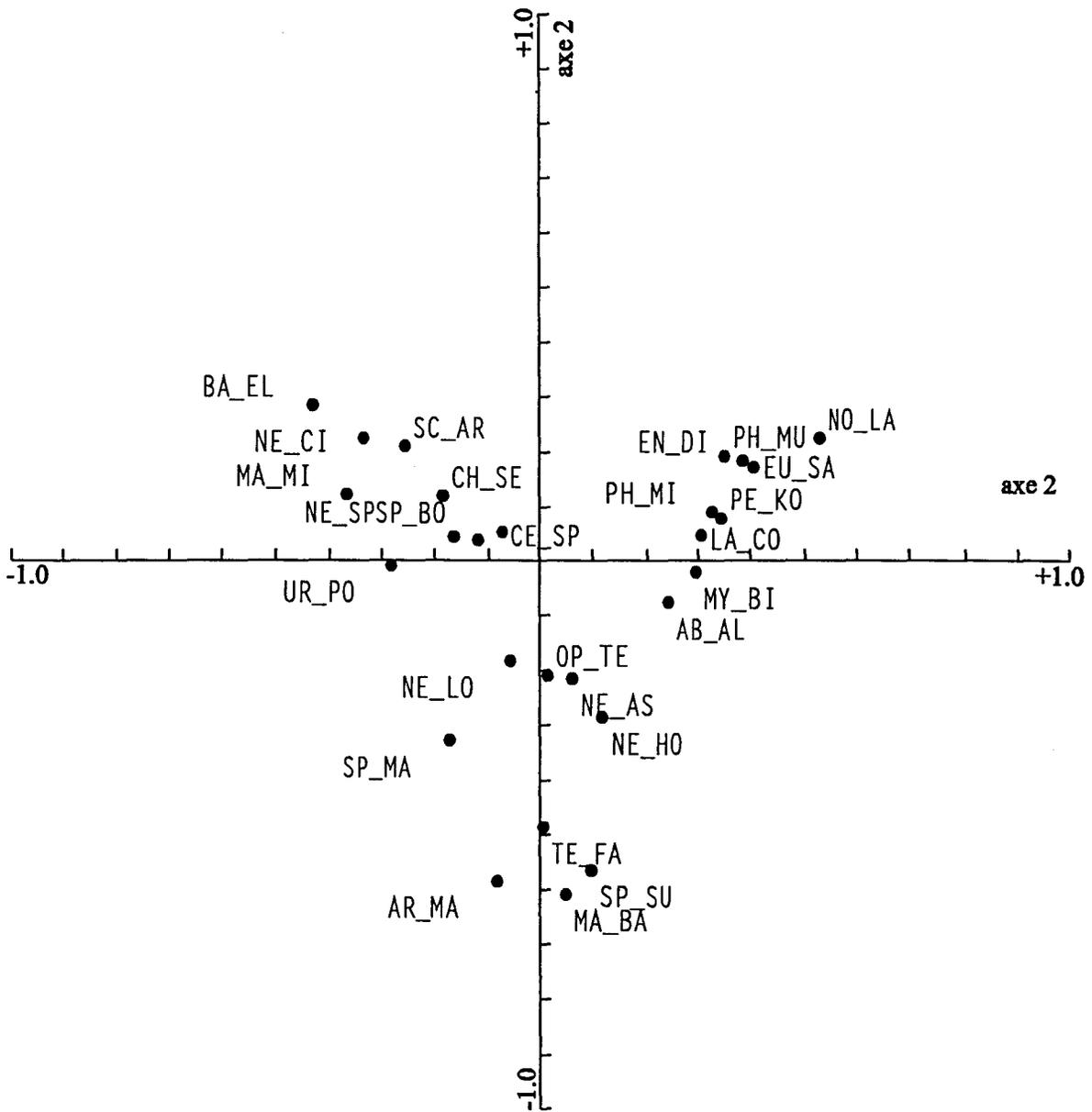


Figure 103 : Analyse Canonique des Correspondances - échelle 3 - [49 espèces macrobenthiques ; 48 objets et 4 variables environnementales]
projection des espèces dans le plan 1-2.

Valeurs propres : axe 1 : 0,720 et axe 2 : 0,389.

(pour la signification des abréviations, voir le rabat de la dernière feuille du manuscrit)

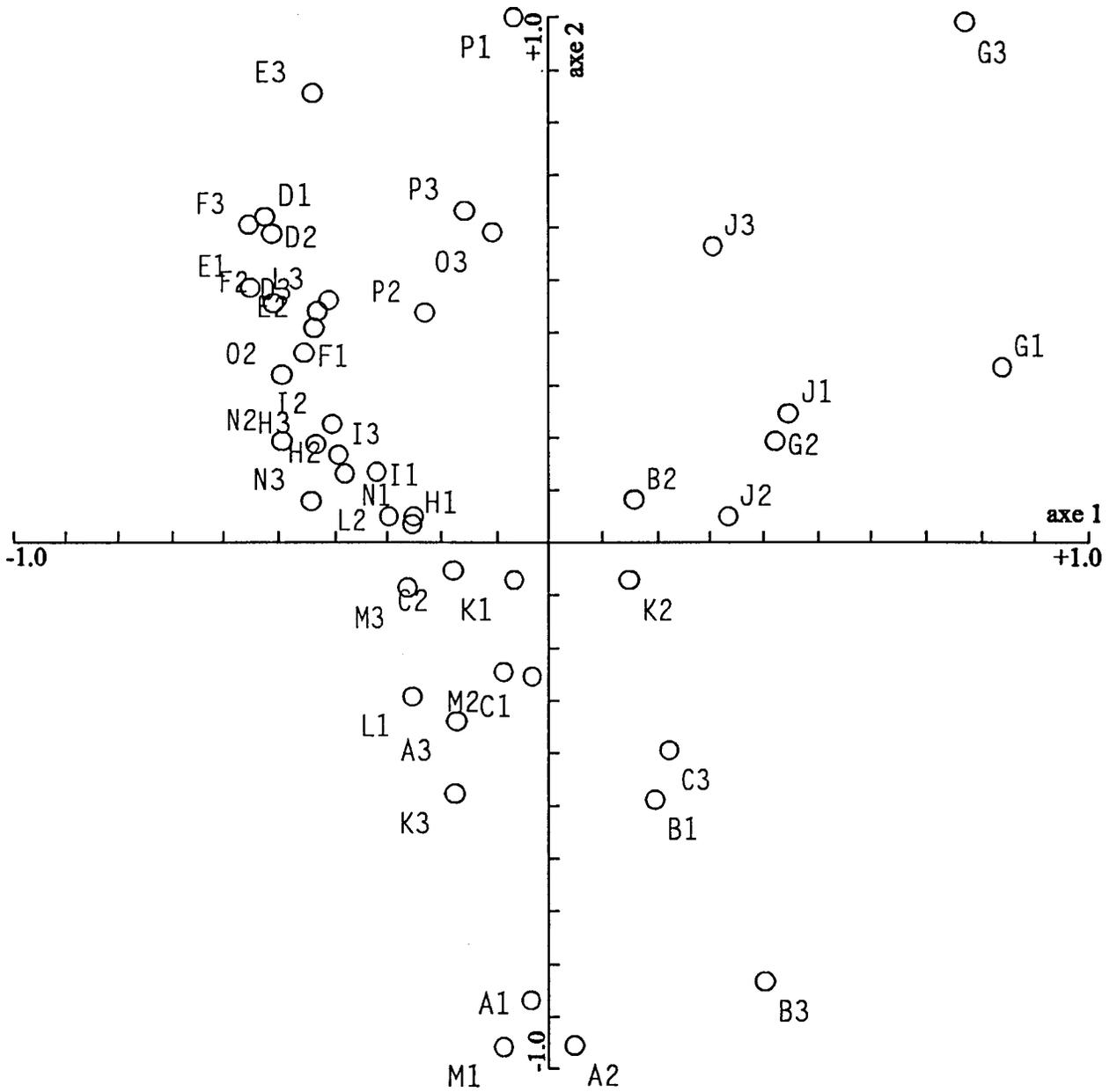


Figure 104 : Analyse Canonique des Correspondances - échelle 3 - [49 espèces macrobenthiques ; 48 objets et 4 variables environnementales] projection des objets dans le plan 1-2.

Valeurs propres : axe 1 : 0,720 et axe 2 : 0,389.

(les lettres correspondent aux stations de prélèvements, les chiffres aux dates : 1 : 20.02.91 ; 2 : 03.07.92 & 3 : 09.06.93)

Le tableau 30 et la figure 105 illustrent les résultats du partitionnement de la variance. Toutes les fractions sont statistiquement significatives à $p \leq 0,001$ sauf le temps significatif à $p \leq 0,01$. Une part relativement importante de la variabilité du peuplement macrobenthique peut être expliquée par les variables granulométriques sélectionnées ; en effet, la contribution totale de l'environnement est de 30,62%. la comparaison des fractions b et (a+b) permet de voir que la structuration dans l'espace est plus importante que la variabilité dans le temps ; le rapport $b/(a+b)$ vaut en effet pour l'espace, le temps et l'espace-temps respectivement : 49,08%, 9,70% et 55,58%. Il y a donc plus de la moitié de la variabilité expliquée par les facteurs granulométriques du sédiment qui influence la communauté macrobenthique de par sa localisation spatio-temporelle.

III.4. DISCUSSION

L'impact du recrutement massif d'*Ensis directus* au printemps 91 est détecté aux différentes échelles d'observation, notamment aux petite et moyenne échelles spatiales ("50m²" et 1km²). Avec les données récoltées au niveau de la plus grande échelle spatiale d'observation (échelle 3 : 40km²), l'impact de ce recrutement est localisé seulement à une zone très proche de la côte (stations C, G, J, K, M). La *résonance* entre phénomènes physiques et biologiques à méso échelle (phase pélagique) qui a permis la sédentarisation de ce Solenidae sur les côtes françaises de la Mer du Nord a donc des répercussions au niveau macrobenthique sur la dynamique du peuplement, et ce, à différentes échelles spatiales. Comme il y a une action d'un phénomène à grande échelle sur un phénomène à petite et moyenne échelles spatiales on peut parler de *transfert d'échelle* (Frontier *et al.*, 1992). Cette action est par ailleurs très importante sur la dynamique du peuplement macrobenthique dans la mesure où ce recrutement massif d'*Ensis directus* a provoqué une bifurcation dans le système, le faisant passer d'un bassin d'attraction dominé par *Abra alba* notamment vers un nouveau bassin sous la domination principale de trois espèces : *Ensis directus*, *Lanice conchilega* et *Spiophanes bombyx*. Il y a un changement radical du domaine d'attraction comme l'illustrent schématiquement O'Neill *et al.* (1989) (figure 106). Cette bifurcation est différente de celles apparaissant (dans un bassin d'attraction donné) chaque année en période de recrutement et mettant en cause les espèces caractéristiques et typiques du peuplement (figure 107) : dans ce cas, c'est la structure du peuplement qui se modifie en fonction de l'histoire du système.

-a-	ACC		ACC partielle		inertie totale
	espèces.envirt	espèces.espace	(espèces.envirt)/espace	(espèces.espace)/envirt	
somme des valeurs propres canoniques	1,493	1,595	0,760	0,862	4,876
"overall test"	***	***	***	***	

-b-	ACC		ACC partielle		inertie totale
	espèces.envirt	espèces.temps	(espèces.envirt)/temps	(espèces.temps)/envirt	
somme des valeurs propres canoniques	1,493	0,608	1,348	0,463	4,876
"overall test"	***	***	***	***	

-c-	ACC		ACC partielle		inertie totale
	espèces.envirt	espèces.espace-temps	(espèces.envirt)/espace-temps	(espèces.espace-temps)/envirt	
somme des valeurs propres canoniques	1,493	2,029	0,663	1,198	4,876
"overall test"	***	***	***	***	

* : $p \leq 0,05$ ** : $p \leq 0,01$ *** : $p \leq 0,001$ NS : non significatif

tableau 30 : somme des valeurs propres canoniques issues des ACC et ACC partielles et résultats des tests par permutations (999 permutations)

analyses effectuées avec :

- a- les variables environnementales et l'espace comme variables explicatives
- b- les variables environnementales et le temps comme variables explicatives
- c- les variables environnementales et l'espace-temps comme variables explicatives

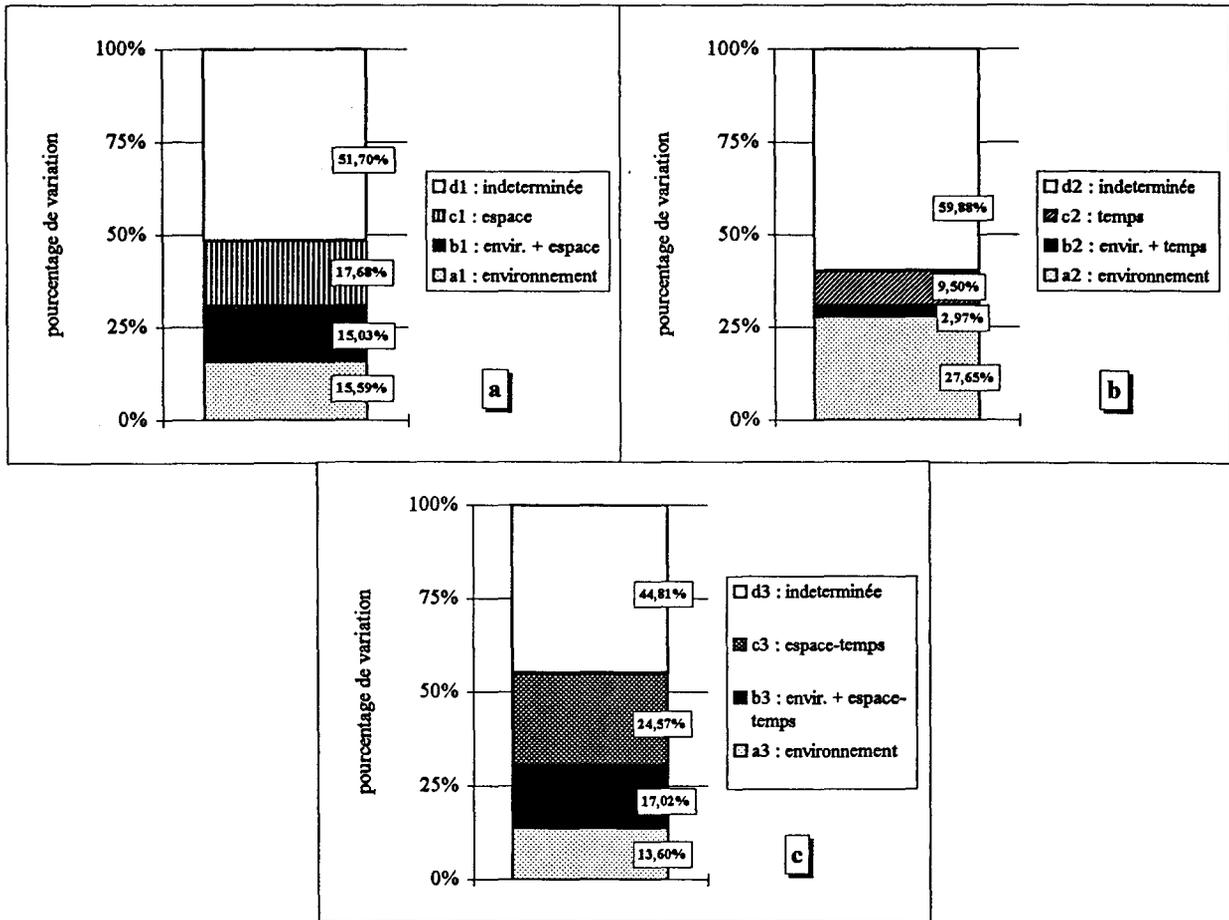


Figure 105 : Partitionnement de la variance de la matrice des densités macrobenthiques - échelle 3 - .
 a- analyse avec les variables environnementales et l'espace comme variables explicatives
 b- analyse avec les variables environnementales et le temps comme variables explicatives
 c- analyse avec les variables environnementales et l'espace-temps comme variables explicatives

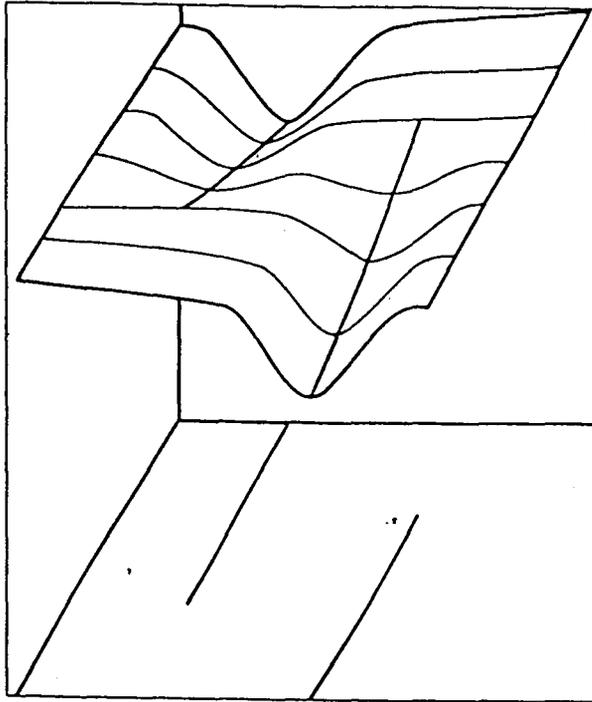


Figure 106 : Schéma d'un changement radical de bassin d'attraction d'un système suite à une perturbation (O'Neill *et al.*, 1989)

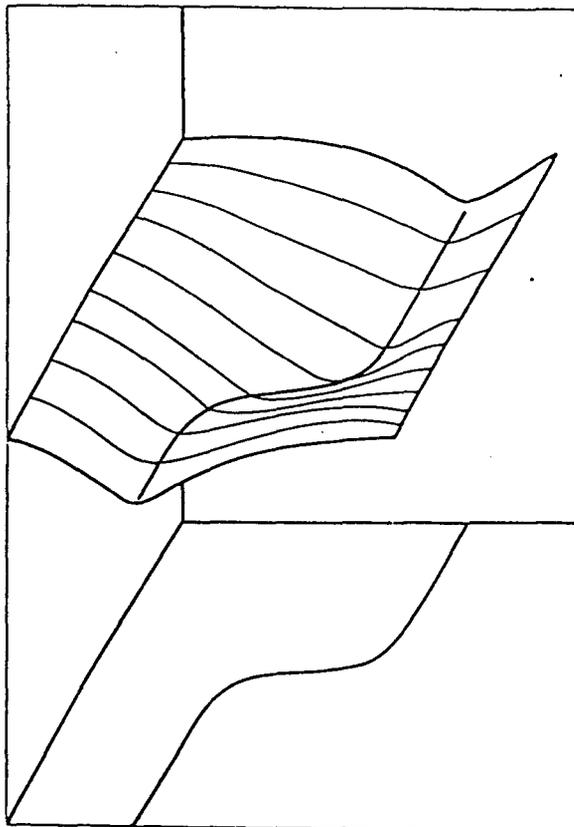


Figure 107 : Schéma d'une bifurcation « légère » dans le système (O'Neill *et al.*, 1989)

Ces trois espèces ne dominent cependant pas le peuplement de la même façon, et cela en relation avec leur durée de vie : le suivi de la cohorte d'*Ensis directus* apparue en juin 1991 permet d'affirmer que ce sont toujours les mêmes individus qui sont présents en densités notables durant la période du suivi (Luczak, en prép.). Par contre, *Lanice conchilega* domine principalement en période estivale et automnale après un recrutement important, mais sa survie en période hivernale est très faible (figure 108). *Spiophanes bombyx* présente le cas intermédiaire avec un recrutement annuel suivi d'un pic de densités, mais d'après nos observations la durée de vie de ce Spionidae semble plus longue que celle de *Lanice conchilega* (figure 108). Cela nous conduit à penser que c'est la présence d'*Ensis directus* qui régit la dynamique du système : il y aurait une « favorisation » d'*Ensis directus* vis à vis de ces deux espèces. Cette hypothèse est à tester dans un cadre expérimental, mais nous avons très fréquemment observé *in situ* de très fortes densités de ce Solenidae à l'intérieur d'agrégats de *Lanice conchilega* (même lorsqu'il n'y a que des tubes vides) et de *Spiophanes bombyx*. La modification de l'hydrodynamisme à proximité du fond causée par les tubes de ces polychètes favorise peut être l'alimentation du suspensivore qu'est *Ensis directus*.

Au niveau de l'échelle d'observation locale (échelle du suivi à long terme), la bifurcation entraîne immédiatement le peuplement dans un nouveau cycle annuel dominé par ces trois espèces durant toute l'année : leur domination est quasi exclusive en période hivernale et en début de printemps ; la fin du printemps et la période estivale voient cependant le recrutement de nouvelles espèces caractéristiques du peuplement, mais ces espèces survivent très peu de temps au delà de l'automne. A l'échelle d'observation supérieure (1km²) , une variabilité spatiale apparaît notamment au niveau de la rapidité et de l'intensité du passage du système dans le nouvel attracteur ; certaines stations ne basculent pas immédiatement contrairement à l'exemple ci-dessus. De plus, la domination relative des trois espèces principales varie dans le temps mais également dans l'espace à cette échelle. Il s'ensuit que le peuplement apparaît comme dérivant vers un nouveau système et la bifurcation s'effectue à une échelle de temps plus grande.

Le suivi à l'échelle de 40 km² indique l'existence de structures spatiales solides basées chacune sur une typologie sédimentaire et un cortège d'espèces spécifiques. L'évolution du peuplement à cette échelle d'observation est plus lente d'où l'impression d'une stabilité du peuplement (figure 109). L'ordre de grandeur de cette échelle d'observation et la vision du peuplement benthique qui est alors décelée sont ceux les plus communément rencontrés et mis en évidence dans les études des peuplements macrobenthiques.

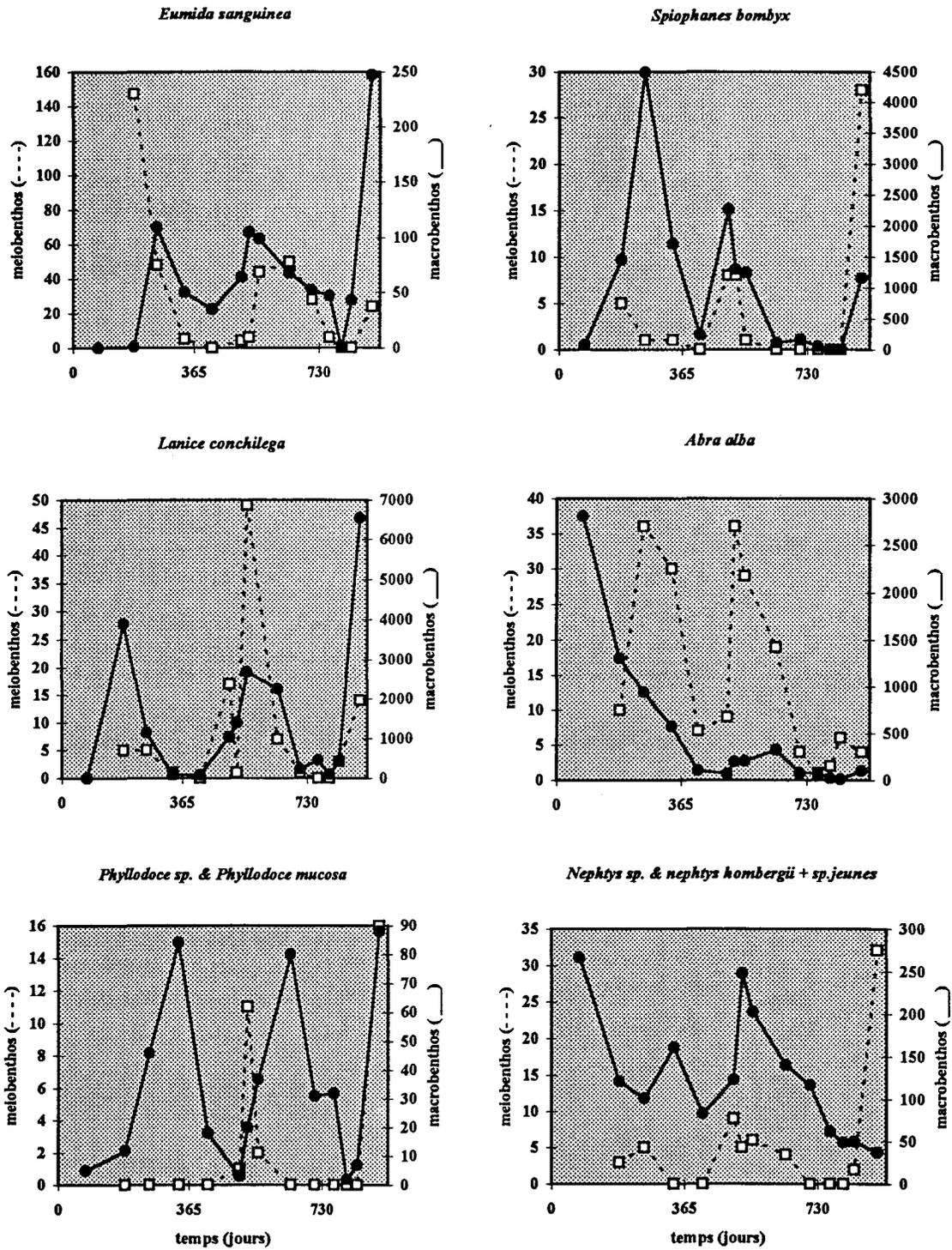


Figure 108 : Comparaison de l'évolution des densités meiobenthiques et macrobenthiques à l'échelle 2 totale (somme de toutes les stations à chaque date)

meiobenthos : n/160cm²

macrobenthos : n/1,6m²

L'origine des abscisses correspond au 01.01.1991

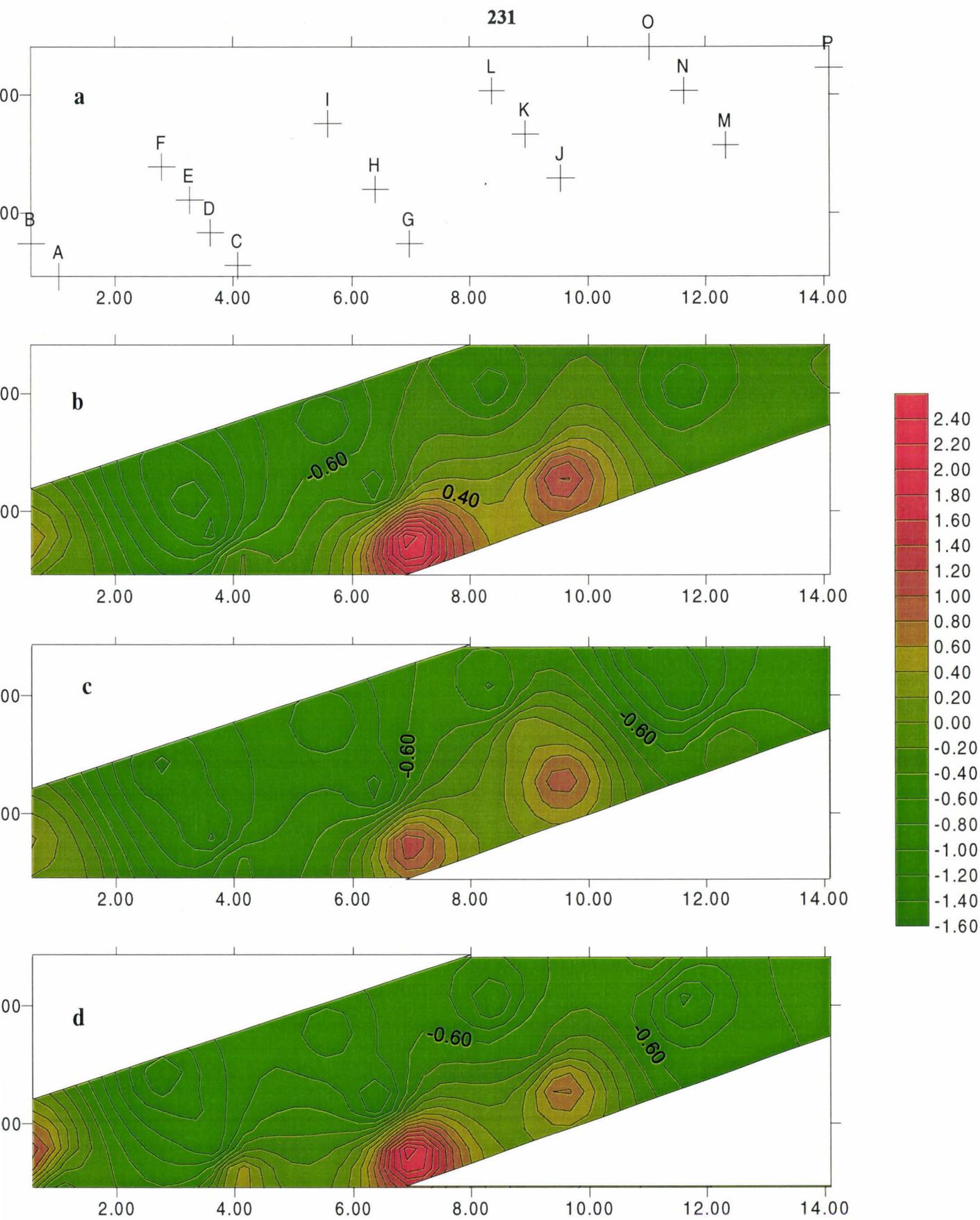


Figure 109 : cartographie date par date du premier axe canonique de l'ACC macrobenthos par variables environnementales. Les isolignes ont un pas de 0,2. échelle 3

a. localisation et identification des stations
 b. 20.02.1992; c. 03.07.1992; d. 09.06.1993

abscisse : longitude (en km)
 ordonnée : latitude (en km)

Sauf à cette échelle d'observation de 40 km², la granulométrie du sédiment joue un rôle très faible à nul sur la répartition et l'évolution du peuplement macrobenthique. Ce résultat rejoint le point de vue de Thiébaud (1994) qui indique que les caractéristiques granulométriques du sédiment sont une composante mineure dans le contrôle de la distribution des populations benthiques au sein d'un même peuplement. Il faut de plus préciser que cette conclusion n'est valide qu'au sein d'une même zone de quelques km² du peuplement car à une échelle de 40 km² (c'est à dire une partie du peuplement), l'influence du sédiment est importante. Cependant, cette influence n'autorise pas une interprétation d'ordre causal des relations benthos-sédiment car d'autres facteurs non mesurés (et peut être reliés à la granulométrie) doivent intervenir dans la distribution observée. La nature du sédiment ne peut être un facteur explicatif unique. Par ailleurs, le fait que le taux de matière organique dans le sédiment ne soit jamais sélectionné comme variable environnementale influente (sauf à l'échelle de 40 km² mais en expliquant une part faible de la variance) conduit à rejoindre les conclusions de Snelgrove & Butman (1994) pour lesquels la granulométrie du sédiment et sa teneur en matière organique ne peuvent déterminer seuls la répartition du benthos. Ces résultats vont à l'encontre des travaux de Gray (1974, 1981) et Rhoads (1974) notamment.

Aux échelles d'observation de "50m²" et surtout 1 km², le facteur temps s'est révélé très important (notamment au printemps et en été). Or, le facteur temps peut s'interpréter en terme d'influence d'un niveau hiérarchique supérieur du système. Le suivi de l'évolution simultanée des principales espèces du peuplement macrobenthique et de leur phase méiobenthique (figure 108) indique qu'une grande part de cette influence du temps sur la variabilité du peuplement peut provenir de la réussite du recrutement suite à la sédentarisation plus ou moins régulière et annuelle observée pour les principales espèces. A l'échelle de 1km², malgré une sédentarisation régulière, la densité des adultes d'*Abra alba* ne cesse de diminuer. Si on se réfère au cycle de 7 ans de cette espèce, nous sommes, durant la période de l'étude, dans la phase de faibles abondances (Dauvin *et al.*, 1993). Il semble y avoir une synergie entre phénomènes locaux biotiques et globaux climatiques sur la cinétique d'*Abra alba*. Cette diminution des effectifs macrobenthiques est également détectable pour *Nephtys hombergii* et *Notomastus latericeus*. Par contre, *Eumida sanguinea*, *Lanice conchilega*, *Spiophanes bombyx* et *Phyllodoce mucosa* présentent des pics de densité macrobenthique consécutifs à ceux détectés dans le méiobenthos. Le macrobenthos a donc une influence importante au niveau des interactions biotiques pour la réussite du recrutement à cette échelle d'observation.

Cependant, pour faibles qu'elles soient, des augmentations de densités macrobenthiques d'*Abra alba* et *Nephtys hombergii* sont quand même détectables après le pic de sédentarisation. Cette interaction s'exerce donc, pour ces principales espèces, au niveau de la phase méiobenthique du cycle de vie et de la "jeune" phase macrobenthique : la phase de recrutement macrobenthique apparaît donc également comme une étape cruciale dans le cycle de vie benthopélagique.

La distribution des organismes benthiques du peuplement à *Abra alba* dans la Baie sud de la Mer du Nord est donc influencée par des processus biotiques et abiotiques dont l'importance varie en fonction de l'échelle spatiale d'observation *a priori* en conformité avec le modèle de Pinel-Alloul (1995). Le choix des variables environnementales prises en compte ne permet cependant pas de déterminer avec précision la complexité des causes générant les patrons de distribution observés. L'importance de la part de variabilité inexplicée dans le partitionnement de la variance a plusieurs origines : l'introduction de l'espace sous forme d'un modèle polynomial et du temps (tendance et saison) dans les analyses ne permet pas d'extraire toute l'information des structures spatiales et temporelles. Par ailleurs, de nombreux paramètres du milieu n'ont pas été intégrés dans notre travail bien qu'ils se soient révélés importants dans le fonctionnement des écosystèmes benthiques : bactéries et microorganismes (Maillard-Quisthoudt, 1988), structure et stabilité du sédiment (Probert, 1984), pollutions (Diaz-Castaneda, 1989), climat "local" et tempêtes (Glémarec, 1979 ; Rees *et al.*, 1977) et hydrodynamisme local (Carpentier, 1993). En ce qui concerne l'hydrodynamisme local, Carpentier (1993) a mis en évidence par simulation l'importance de la houle sur la zone de Gravelines. La simulation du champ de houle a en effet révélé l'existence d'une hétérogénéité des conditions hydrodynamiques dans la zone étudiée. Il existe notamment face à la station du suivi à long terme (donc également au niveau de l'échelle de 1 km²) un couloir à fortes hauteurs de houle (Carpentier, 1993) dont les répercussions sur l'écosystème benthique doivent être importantes. Il est probable que cette hétérogénéité existe également à plus petite échelle.

L'échelle d'observation du suivi à long terme ("50m²") (échelle 1) et celle de 1km² (échelle 2) semblent décrire une même échelle d'organisation du peuplement macrobenthique. En effet, avec une même fenêtre temporelle d'observation apparaissent les mêmes évènements majeurs. L'échelle de 40 km² est par contre totalement différente.

L'échelle du suivi à long terme ne permet cependant de décrire qu'une partie de l'évolution d'une zone du peuplement de quelques km². Les principaux évènements (ex : recrutement massif d'*Ensis directus*) sont détectés et ont un impact aux deux échelles d'observation mais le passage du système d'un attracteur à l'autre s'effectue à des vitesses différentes. La bifurcation est "instantanée" à l'échelle 1, mais elle est plus lente à l'échelle 2 car à cette échelle d'observation intervient l'hétérogénéité spatiale. Dewarumez *et al.* (1986) travaillant à l'échelle 1 avaient déjà noté la faculté de réponse très rapide du peuplement à toute perturbation due à des changements de l'importance relative des espèces principales. Ce résultat n'est pas étonnant car l'organisation hiérarchique de l'écosystème résulte des différences de vitesses existant au niveau des processus écologiques : les niveaux hiérarchiques supérieurs ont une dynamique plus lente que les niveaux inférieurs (Allen *et al.*, 1987 ; O'Neill, 1989 ; Allen & Hoekstra, 1991 ; Baudry, 1992). Or l'échelle d'organisation étudiée est *a priori* la même pour les deux échelles spatiales d'observation. Ces résultats semblent aller dans le sens de Bellehumeur *et al.* (1996) qui ont montré dans une forêt tropicale que les échelles spatiales de l'influence des phénomènes écologiques ne sont pas discrètes, mais forment un continuum dont la perception dépend de l'unité d'échantillonnage. Par contre, les résultats de l'échelle de 40 km² montrent des ruptures nettes entre faciès différents : la rupture avec les échelles inférieures apparaît dans ce cas discrète. Pour Barry & Dayton (1991), les variations à court-terme résultent principalement de l'influence de facteurs agissant à petite échelle spatiale alors que les facteurs agissant sur une grande échelle spatiale sont responsables des changements à long-terme.

La forte variabilité de l'échantillonnage au niveau de l'échelle d'observation de la station "série à long terme" en terme de précision du positionnement, de la longueur du transect et de la distance inter-stations (dérive du bateau) n'a pas d'influence majeure sur les résultats. Notre travail tend à montrer que l'échelle d'organisation du peuplement est la même depuis la plus petite distance inter-station jusqu'à l'échelle d'observation d'environ 1 km². Cependant, les résultats principaux sont masqués par des bifurcations brutales et ponctuelles dues à l'existence de faciès paucispécifiques à micro-échelle spatiale. Des répartitions de type aggrégatives ont déjà été mises en évidence à micro-échelle spatiale notamment par Volckaert (1987). Ces "biais" introduisent dans les analyses de la série des fluctuations complètement artificielles d'un point de vue temporel masquant l'évolution réelle du peuplement à cette échelle d'observation. L'origine de ces "micro-faciès" est difficile à expliquer ; si on s'en tient au modèle de Pinel-Alloul (1995), l'origine serait principalement d'origine biotique ce qui est

difficilement concevable. Dans ce cas, peut être existe-t-il à micro-échelle à nouveau une domination des facteurs abiotiques et physiques sur la répartition du macrobenthos. Au niveau de l'échelle 2, ces "perturbations" sont également présentes, mais nettement moins importantes dans la mesure où elles n'apparaissent dans l'AFC qu'au niveau du quatrième axe.

Après avoir éliminé ces prélèvements de la série à l'échelle 1, un cycle saisonnier apparaît plus nettement. Il existe également à l'échelle 2, mais de façon moins nette à cause de la présence d'une tendance. Or, l'analyse du suivi à long terme de la série Gravelines dans le cadre du PNOC ne met aucun cycle saisonnier net en évidence (Dauvin & Ibanez, 1995) ; une telle différence peut avoir deux origines : la première concerne l'existence possible dans la série à long terme de basculements dus aux "micro-faciès" masquant l'évolution réelle du système ; la seconde peut provenir de la différence du rythme d'échantillonnage qui est de quatre relevés par an pour le suivi à long terme alors que nous avons travaillé avec 14 relevés sur deux ans.

Il faut de plus ajouter aux problèmes du suivi du peuplement des sables fins envasés un biais important causé par le mauvais échantillonnage des jeunes stades macrobenthiques. En effet, le suivi des cohortes de *Tellina fabula* et *Abra alba* à partir des distributions de fréquence de tailles issus des données du suivi à long terme (Luczak & Dewarumez, soumis) a mis en évidence un décalage entre la détection quantitative du recrutement telle qu'elle apparaît dans le traitement classique des séries et le recrutement qualitatif tel qu'il apparaît réellement. Les jeunes individus macrobenthiques apparaissent qualitativement dans les prélèvements un mois à quelques mois avant leur détection quantitative. Pis encore, certains recrutements ne sont pas signalés car quantitativement ils ne provoquent pas de pics de densités (Luczak & Dewarumez, soumis ; Blin, 1996)

DISCUSSION GÉNÉRALE

CONCLUSION

« L'imagination est la véritable source des conceptions scientifiques.....cette imagination est loin d'être une faculté qui permette de transgresser les limites du bocal conceptuel dans lequel nous sommes enfermés : au contraire, elle en dresse les parois »

W. Stoczkowski (1994)

DISCUSSION GENERALE - CONCLUSION

L'approche de la problématique du recrutement au niveau de la dynamique du méiobenthos temporaire et du macrobenthos a mis en évidence l'importance de l'échelle spatiale d'observation sur les résultats et les conclusions qui sont obtenues.

Conformément au modèle des relations entre l'échelle spatiale d'échantillonnage et l'importance des processus biotiques et abiotiques « contrôlant » l'hétérogénéité proposé par Pinel-Alloul (1995), au niveau de la phase méiobenthique du cycle benthopélagique, ce sont les facteurs abiotiques qui dominent quand l'échelle spatiale d'observation est grande ; en revanche, les facteurs biotiques dominent à une échelle spatiale plus petite. Un résultat similaire a été obtenu avec le macrobenthos, mais dans ce cas une microhétérogénéité spatiale a de plus été mise en évidence. Etant donnée la composition complètement différente du peuplement dans ces "micro-faciès", il est probable que des facteurs physiques et/ou abiotiques soient à l'origine de ces structures (microtopographie, ...). Ce résultat tendrait donc à moduler le modèle de Pinel-Alloul (1995) au niveau de la micro-échelle spatiale telle que définie dans notre travail, mais des investigations plus précises à ce niveau sont nécessaires.

Les conclusions qui peuvent être tirées des observations aux échelles du suivi à long terme (échelle 1) et 1 km² (échelle 2) ne peuvent être étendues qu'à une zone de quelques km² du peuplement étudié.

Le printemps et le début de l'été sont des périodes importantes dans la dynamique du peuplement, ce qui confirme les résultats déjà obtenus par Fromentin (1995) et Carpentier *et al.* (1996). Au niveau méiobenthique, les principales sédentarisation ont lieu à cette période ; les recrutements méiobenthiques s'effectuent avec la même intensité sur toute la zone étudiée de 1 km², la variabilité spatiale est alors faible à ce moment, c'est ensuite que l'évolution peut apparaître variable dans l'espace (automne et hiver). Cette intensité "uniforme" de la sédentarisation a été mise en évidence de manière directe à l'échelle de 1 km². A l'échelle de 40km², alors qu'aucun nouveau recrutement d'*Ensis directus* n'a été observé entre juin 1991 et juin 1993, des adultes de cette espèce sont trouvés à la station C et à la station M (voir la localisation des stations figure 9). Cette observation indirecte va dans les sens d'une sédentarisation massive à une échelle spatiale dont l'ordre de grandeur est proche de cette échelle de 40 km² (et de la taille des essaims larvaires). Des phénomènes de remise en

suspension des post-larves et/ou de mortalité rapide durant les quelques semaines suivant la sédentarisation (et donc non détectés par notre échantillonnage) sont alors soupçonnés pour expliquer cette variabilité spatiale. Les taxa méiobenthiques et le peuplement macrobenthique apparaissent à cette échelle spatiale en mosaïque.

La même période printanière et estivale est importante au niveau macrobenthique, car c'est alors que le recrutement apparaît. Par contre, contrairement à la phase méiobenthique, c'est à cette époque que la variabilité spatiale apparaît plus forte.

Le recrutement massif d'*Ensis directus* en juin 1991 (jusque 30 000 ind./m²) a eu un impact majeur sur le peuplement macrobenthique, provoquant une bifurcation du système et son passage dans un nouveau bassin d'attraction. Cet impact ne concerne qu'une partie du peuplement localisé autour de la station du suivi de la série à long terme « Gravelines » et très proche de la côte. Ce basculement est plus ou moins rapide suivant l'échelle spatiale d'observation : immédiat à petite échelle, mais plus lent à une échelle plus grande (1km²) à cause de la présence à cette échelle d'une hétérogénéité spatiale. *Abra alba*, *Notomastus latericeus* et *Nephtys hombergii*, parmi d'autres espèces, voient leur densité macrobenthique diminuer malgré une réussite au niveau de la sédentarisation qui ne change pas. Pour *Abra alba*, présentant un cycle de 7 ans mis en évidence dans le cadre du PNOC-slt (Dauvin *et al.*, 1993), une synergie entre phénomènes locaux biotiques et globaux climatique est possible. Par contre, le nouveau système macrobenthique est dominé par *Ensis directus*, *Lanice conchilega*, *Spiophanes bombyx* et secondairement *Eumida sanguinea*. C'est *Ensis directus* qui semble régir la dynamique du nouveau système macrobenthique. Au niveau du méiobenthos temporaire, l'impact des adultes d'*Ensis directus* est certes également détecté, mais très faiblement. Les espèces macrobenthiques ayant un impact majeur sur les méiobenthos sont principalement *Notomastus latericeus*, *Lanice conchilega* et *Spio martinensis*. Il apparaît alors que l'impact du recrutement d'*Ensis directus* sur l'évolution du méiobenthos temporaire est indirect : cet impact est la résultante de l'influence d'*Ensis directus* sur les espèces macrobenthiques. Il est cependant possible qu'il y ait des décalages temporels (« temps de réaction ») dans les interactions qui n'ont pu être appréhendés dans ce travail vu la fréquence d'échantillonnage trop faible.

Le choix des variables abiotiques *a priori* influentes sur le méiobenthos temporaire et le macrobenthos ne semble pas être assez précis et complet pour permettre une véritable

interprétation au niveau des mécanismes écologiques mis en jeu. En effet, le taux de matière organique mesuré dans le sédiment représente majoritairement la part réfractaire de cette matière organique et non le flux qui, lui, est capital dans le fonctionnement de l'écosystème benthique. Bien que la part de matière organique réfractaire mesurée peut être supposée plus ou moins proportionnelle au flux, ce n'est pas la quantité qui importe, mais *le rythme d'injection* de cette matière vis à vis des besoins de l'écosystème (raisonnement similaire à celui de l'énergie auxiliaire de Frontier & Pichod-Viale, 1991) : c'est la *résonance* entre flux de matière organique et phénomènes biologiques qui est important et c'est donc ce flux de matière organique qui devrait être mesuré.

La granulométrie du sédiment se révèle importante dans l'explication de la distribution du benthos à grande échelle (40 km² dans notre cas), mais rien ne permet d'affirmer que ce facteur est la cause de la distribution du benthos à cette échelle ; en effet, les mécanismes avancés comme contrôlant l'organisation des communautés et la dynamique des populations ne sont pas nécessairement les mécanismes responsables de ces distributions observées (Drake, 1991). Le fait qu'il y ait corrélation est indéniable, mais le sédiment ne peut, seul, expliquer les patrons observés.

Nous partageons le point de vue de Snelgrove & Butman (1994) qui précisent que l'explication de la distribution de la faune benthique subtidale des sédiments meubles apparaîtra réellement lorsque cette distribution sera étudiée en fonction des facteurs biologiques et sédimentaires classiques (interactions pour l'espace et la ressource trophique, microorganismes, granulométrie, porosité, teneur en matière organique...), mais également en tenant compte des phénomènes hydrodynamiques et des processus de transport du sédiment. Les résultats obtenus par Carpentier (1993) concernant l'importance de la houle vont dans ce sens. Nous ajouterons que cette approche nécessite la prise en compte d'échelles spatio-temporelles multiples et des flux à l'interface eau-sédiment.

Quant aux interactions recrues-recrues et recrues-méiobenthos permanent, elles requièrent une étude spécifique à une échelle spatio-temporelle très fine (de l'ordre de quelques dizaines de centimètres carrés pour l'espace et quelques jours ou semaines pour le temps) et doit prendre en compte notamment les structures fines du sédiment (porosité, microgranulométrie, etc...) et l'existence d'un éventuel décalage temporel dans les interactions.

Le temps est systématiquement apparu comme facteur déterminant dans l'explication de la variabilité des peuplements benthiques. L'influence du temps apparaît au niveau saisonnier

(cf plus haut), mais également au niveau de la "tendance". Les résultats concernant la plus grande échelle spatiale d'observation ont révélé une stabilité du peuplement macrobenthique dans la fenêtre temporelle d'observation de deux années. Il conviendrait de poursuivre le suivi de cette échelle sur plusieurs années, car, pour Frontier (1995a), aucun système n'est stable sur le long terme à quelque échelle que ce soit. Cette stabilité à grande échelle et les résultats qui ont été obtenus dans le présent travail au niveau des différentes échelles d'observation lors de l'impact du recrutement massif d'*Ensis directus* sont en accord avec la théorie qui stipule qu'une hiérarchie peut être ordonnée sur la base des temps de réaction : plus le niveau hiérarchique est élevé, plus le temps de réaction est long (O'Neill *et al.*, 1986 ; Johnson, 1994). Cependant, les ruptures entre niveaux peuvent apparaître discrètes ou continues.

La comparaison de l'évolution du peuplement à l'échelle du suivi à long terme et aux deux autres échelles d'observation a permis de mettre en évidence que ce suivi reflète en partie l'évolution du peuplement au niveau d'une zone de quelques km² : les principaux événements sont détectés aux deux échelles d'observation du suivi à long terme et de 1 km², mais les temps de réactions du peuplement sont plus rapides au niveau de l'échelle du suivi à long terme. D'autre part, la composition spécifique aux deux échelles est comparable, mais la structure observée à l'échelle du suivi à long terme ne représente qu'une possibilité parmi celles observables en d'autres points de la même zone de quelques km². L'extension des résultats d'une échelle à l'autre est donc valable surtout qualitativement.

Par ailleurs, ces conclusions sont valides uniquement dans la mesure où les prélèvements effectués au niveau de l'échelle du suivi à long terme et provoquant dans la série temporelle un basculement dû à une hétérogénéité spatiale sont éliminés. En effet, des bifurcations d'ordre temporel sont détectés dans le peuplement macrobenthique, mais ils sont masqués par des relevés effectués dans des "micro-faciès" illustrant l'existence d'une microhétérogénéité spatiale. La prise en considération de ces relevés "aberrants" peut poser de sérieux problèmes pour l'interprétation de la série temporelle dans la mesure où dans ce cas la variabilité détectée à une échelle temporelle courte (2 à 4 mois) apparaît du même ordre de grandeur que la variabilité pouvant apparaître à une échelle temporelle plus grande (saisonnière, pluriannuelle...). Il conviendrait de vérifier dans la série Gravelines la présence de relevés radicalement différents (à un temps t), d'un point de vue bionomie, du relevé précédent (temps $t-1$) et du suivant (temps $t+1$) : si un tel relevé est détecté, il est écologiquement impossible que le peuplement soit passé en un laps de temps de 3 à 4 mois d'une structure "x"

donnée à une autre "y" et revenir 3 à 4 mois encore plus tard à une structure à nouveau proche de "x". De tels basculements dus à un biais d'échantillonnage ont cependant déjà été interprétés en terme de basculement bionomique d'ordre temporel (Carpentier, 1993)

Les variations dans l'échantillonnage dues à des positionnements légèrement différents et une dérive du bateau fortement dépendante des conditions de marée et de vent (provoquant une longueur de transect et des distances inter-stations variables) n'ont pas de conséquence sur les résultats obtenus dans la mesure où l'échelle d'organisation est la même.

Enfin, il est complètement erroné d'étendre les résultats du suivi à long terme à l'ensemble du peuplement des sables fins envasés ou même uniquement à la partie française de ce peuplement en Mer du Nord. En effet, les résultats du suivi à l'échelle de 40 km² mettent en évidence que l'impact du recrutement d'*Ensis directus* n'a affecté au niveau macrobenthique qu'une partie du peuplement localisée aux stations les plus proches de la côte. L'extension depuis l'échelle de 1 km² jusque celle de 40 km² est également impossible.

Tous les phénomènes mis en évidence dans cette étude à quelque échelle d'observation que ce soit confèrent au système un caractère historique : le peuplement de la zone où le recrutement massif d'*Ensis directus* a eu lieu n'aura plus une évolution comparable à celle observée avant cet évènement, les périodes de sédentarisation et de recrutement sont similaires d'une année à l'autre pour de nombreuses espèces, mais la prédiction de cet évènement est uniquement possible approximativement au niveau de la saison ; l'échelle du mois est trop fine pour permettre une prédiction "fiable". En d'autres termes, les phénomènes de sédentarisation et de recrutement ne sont jamais les mêmes dans l'espace et le temps d'une année à l'autre : le temps a donc une flèche et il est créateur de structure. L'irréversibilité du temps apparait donc très importante pour appréhender le fonctionnement des écosystèmes. Une des conséquences de cette flèche du temps est que c'est au niveau des ensembles de trajectoires que l'évolution temporelle d'un système peut être prédite, ces ensembles sont plus riches que les trajectoires isolées (Prigogine, 1993). L'implication de ces résultats sur la modélisation est immédiate.

L'irréversibilité n'est pas due à l'introduction de l'observateur dans la nature (Prigogine, 1993). Cependant, il y a interaction entre l'objet analysé et l'acte d'échantillonnage (Frontier, 1983), l'observateur est acteur et fait partie de la situation étudiée (Legay, 1993 ; Allen *et al.*, 1987). Il est alors important de ne pas prendre pour *un fait* ("atemporel et/ou aspatial") ce qui

est un évènement enregistré, unique, localisé précisément dans l'espace et le temps et appartenant à une situation.

Le problème de la détermination de la phase cruciale du cycle benthopélagique pour expliquer le déterminisme du recrutement illustre cette interaction entre la position de l'observateur, l'échelle spatio-temporelle d'observation et la problématique étudiée.

Frontier recommandait en 1983 la prise en considération des échelles d'observation dans un plan d'échantillonnage. La prise en compte de ces différentes échelles d'observations spatiales et temporelles est encore à l'heure actuelle une recommandation considérée comme importante, voire nouvelle (Schneider, 1994 ; Price & Hunter, 1995 par exemple) et très peu de travaux ont réellement appréhendé cette approche "multi-échelle" dans l'étude des peuplements benthiques (Johnson, 1992 ; Morrisey & Underwood, 1989 ; Morrisey *et al.*, 1992a & b ; Lindegarth *et al.*, 1995 ; Saburova *et al.*, 1995).

Cette première approche systémique de la problématique du recrutement a permis de mettre en évidence une structure spatiale hiérarchisée de l'écosystème benthique ainsi que l'existence d'une hétérogénéité spatio-temporelle ayant une fonction déterminante dans ce système complexe. Cependant, nous avons mis en évidence seulement deux échelles d'organisation discrètes avec la stratégie d'échantillonnage adoptée ; il doit sans nul doute exister d'autres échelles d'organisation entre l'unité de prélèvement (« grain ») et l'étendue totale de l'échantillonnage (« extent ») employées. Un choix de facteurs du milieu plus pertinent et la prise en compte d'échelles d'observations spatiales et temporelles encore plus nombreuses devraient permettre de mieux appréhender la complexité des interactions dans l'écosystème benthique, notamment pour délimiter plus précisément les échelles d'organisation ou niveaux hiérarchiques.

Enfin, au niveau méthodologique, d'autres approches complémentaires de celle utilisée dans ce travail devraient être mises en oeuvre notamment au niveau de la prise en considération de l'espace dans les analyses : la modélisation de l'espace par un polynôme a été critiquée par plusieurs auteurs au niveau notamment de la difficulté d'interprétation des paramètres estimés et de la possibilité de modélisation uniquement d'une tendance (Méot *et al.*, 1993). Il serait alors intéressant d'analyser les données du présent travail avec la méthode mise au point par Thioulouse *et al.* (1996) prenant en compte les relations de voisinage. Par ailleurs, une approche symétrique des relations espèces - environnement permettrait d'étudier la covariation temporelle et la costructure spatiale entre faune et milieu par l'analyse de co-inertie par

exemple (Franquet & Chessel, 1994 ; Dolédec & Chessel, 1994 ; Franquet *et al.*, 1995). Enfin, l'application de la théorie des fractales (Mandelbrot, 1983) à l'analyse de la complexité de la répartition spatiale des principales populations du peuplement, voire son extension à la communauté complète (par l'utilisation de variogrammes multivariés peut être), permettrait de détecter les différentes échelles d'organisation (Bradbury & Reichelt, 1983 ; Bradbury *et al.*, 1984 ; Krummel *et al.*, 1987 ; Mark, 1988 ; Palmer, 1988) et fournirait alors, pour chaque échelle, un outil de modélisation et de cartographie puissant par l'utilisation par exemple de la méthode du "random midpoint displacement" (Palmer, 1992 ; Feder, 1988 ; Saupe, 1988).

A l'issue de ce travail, il apparaît nécessaire de mettre en place des recherches suivant trois axes principaux :

- recherches expérimentales afin de mieux comprendre à des échelles spatio-temporelles très fines les mécanismes de compétition et prédation entre macrobenthos, méiobenthos temporaire et méiobenthos permanent fondamentaux pour mieux comprendre le déterminisme du recrutement et l'évolution subséquente du peuplement macrobenthique.
- recherches des facteurs du milieu pertinents quant à leur influence sur les peuplements benthiques à différentes échelles d'observation ; en effet, ces facteurs tels qu'ils sont appréhendés à l'heure actuelle ne permettent pas de mettre en évidence et de comprendre les mécanismes écologiques importants dans le fonctionnement des écosystèmes benthiques subtidaux.
- Dans l'optique d'atteindre les objectifs du programme PNOC-slt, la mise en place d'un suivi à long terme prenant en considération plusieurs échelles spatiales d'observation sur un même site permettrait de mieux différencier les accidents locaux d'ordre biotique (recrutement massif, compétition,...) des accidents globaux (impact anthropique à grande échelle, influence hydroclimatique). Une cadence d'échantillonnage de quatre relevés par an à moyenne et grande échelle d'observation (40 et 1 km²) serait suffisante. La réponse aux perturbations locales d'ordre biotique est lente à ces échelles d'observation ce qui permettrait *a priori* de détecter une perturbation globale rapidement. En revanche, la petite échelle d'observation (échelle du suivi actuel) nécessite une fréquence de relevés plus importante (six par an). En effet, à cette échelle d'observation, la réponse aux

perturbations locales est très rapide et risque de masquer l'impact des perturbations globales.

BIBLIOGRAPHIE

BIBLIOGRAPHIE

- Aarnio, K., Sandberg, E. & Bonsdorff, E., 1991. Benthic predation on shallow-water macro- and meiofauna in the Baltic Sea: an experimental comparison *between Pomatoschistus minutus* (Pisces) and *Saduria entomon* (Crustacea). *Ann. Zool. Fennici*, **28** : 41-48.
- Allen, T.F.H. & Hoekstra, T.W., 1991. Role of heterogeneity in scaling of ecological systems under analysis. In Kolasa, J. & Pickett, S.T.A. (eds). *Ecological heterogeneity*. Springer Verlag, N.Y., p. 47-67.
- Allen, T.F.H., O'Neill, R.V. & Hoekstra, T.W., 1987. Interlevel relations in ecological research and management : some working principles from hierarchy theory. *J. Appl. Syst. Anal.*, **14** : 63-79.
- Allen, T.F.H. & Starr, T.B., 1982. *Hierarchy: perspectives for ecological complexity*. University of Chicago Press, Chicago.
- Ambrose Jr, W.G., 1984. Role of predatory infauna in structuring marine soft-bottom communities. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **17** : 109-115.
- Ambrose Jr, W.G., 1991. Are infaunal predators important in structuring marine soft-bottom communities ? *Am. Zool.*, **31** : 849-860.
- André, C. & Rosenberg, R., 1991. Adult-larval interactions in the suspension-feeding bivalves *Cerastoderma edule* and *Mya arenaria*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **71** : 227-234.
- André, C., Jonsson, P.R. & Lindegarh, M., 1993. Predation on settling bivalve larvae by benthic suspension feeders : the role of hydrodynamics and larval behaviour. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **97** : 183-192.
- Ardisson, P.-L., Bourget, E. & Legendre, P., 1990. Multivariate approach to study species assemblages at large spatiotemporal scales: the community structure of the epibenthic fauna of the estuary and Gulf of St. Lawrence. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, **47** : 1364-1377.
- Armonies, W., 1992. Migratory rhythms of drifting juvenile molluscs in tidal waters of the Wadden Sea. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **83** : 197-206.
- Armonies, W., 1994. Turnover of postlarval bivalves in sediments of tidal flats in Königshafen (German Wadden Sea). *Helgol. Meeres.*, **48** : 291-297.
- Armonies, W., 1996. Changes in distribution patterns of O-group bivalves in the Wadden Sea: byssus-drifting releases juveniles from the constraints of hydrography. *J. Sea Res.*, **35** : 323-334.

- Armonies, W. & Hellwig-Armonies, M.**, 1992. Passive settlement of *Macoma balthica* spat on tidal flats of the Wadden Sea and subsequent migration of juveniles. *Neth. J. Sea Res.*, **29** : 371-378.
- Arnal, A.**, 1988. *Suivi des masses d'eau côtières en Manche-Mer du Nord par flotteur Argos (campagnes flotanor)*. Rapport IFREMER/Région Nord-Pas de-Calais, 51p.
- Auda, Y.**, 1983. *Rôle des méthodes graphiques en Analyse des données : application au dépouillement des enquêtes écologiques*. Thèse 3ème cycle, Université Lyon I, 127p.
- Auger, P., Baudry, J. & Fournier, F.**, (eds), 1992. *Hiérarchies et échelles en écologie*. Naturalia publications, Paris, 300p.
- Bachelet, G.**, 1987. *Processus de recrutement et rôle des stades juvéniles d'invertébrés dans le fonctionnement des systèmes benthiques de substrat meuble en milieu intertidal estuarien*. Thèse Doct. d'Etat, Univ. Bordeaux I, 478p.
- Bachelet, G., Guillou, J. & Labourg, P.J.**, 1992. Adult-larval and juveniles interactions in the suspension-feeding bivalve, *Cerastoderma edule* (L.) : field observations and experiments. In : Colombo, G. (ed). *Proceedings of the 25th European Marine Biology Symposium, Ferrara*. pp. 175-192
- Bachelet, G., Montaudouin, X. de & Dauvin, J.-C.**, 1996. The quantitative distribution of subtidal macrozoobenthic assemblages in Arcachon Bay in relation to environmental factors : a Multivariate Analysis. *Est. Coast. & Shelf Sc.*, **42** : 371-391.
- Bakker, C., Herman, P.M.J. & Vink, M.**, 1990. Changes in seasonal succession of phytoplankton induced by the storm-surge barrier in the Oosterschelde (S.W.Netherlands). *J.Plankton Res.*, **12** : 947-972.
- Barry, J.P. & Dayton, P.K.**, 1991. Physical heterogeneity and the organization of marine communities. In Kolasa, J. & Pickett, S.T.A. *Ecological heterogeneity*. Springer-Verlag, New York, pp. 270-320.
- Belgrano, A.**, 1995. *La communauté méroplanctonique dans la baie sud de la Mer du Nord : répartition spatiale et analyse écologique*. Thèse de Doctorat Européen. Université Lille1-S.M.W., 107p.
- Belgrano, A., Vincx, M., Dewarumez, J.-M., Richard, A., Craeymeersch, J & Heip, C.**, 1990a. Recruitment of meroplanktonic larvae in the Southern Bight of the North Sea. *Oceanis*, **16** : 225-243.
- Belgrano, A., Auber, Y., Craeymeersch, Y., Dewarumez, J.-M., Dupont, V., Heip, C., Richard, A. & Vincx, M.**, 1990b. Présentation du projet RENORA et résultats préliminaires. *J. Rech. Océanogr.*, **15** : 116-118.
- Belgrano, A. & Dewarumez, J.-M.**, 1995. The influence of tidal-induced variability on the distribution of meroplankton larvae in the Southern Bight of the North Sea. *Oceanol. Acta*, **18** : 523-530.

- Belgrano, A., Legendre, P., Dewarumez, J.-M. & Frontier, S., 1995a.** Spatial structure and ecological variation of meroplankton on the French-Belgian coast of the North Sea. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **128** : 43-50.
- Belgrano, A., Legendre, P., Dewarumez, J.-M. & Frontier, S., 1995b.** Spatial structure and ecological variation of meroplankton on the Belgian-Dutch coast of the North Sea. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **128** : 51-59.
- Bell, S.S. & Coull, B.C., 1980.** Experimental evidence for a model of juvenile macrofauna-meiofauna interactions. In Tenore, K. & Coull, B.C. (eds). *Marine benthic dynamics*. Univ. South Carolina Press. Columbia. p. 179-188.
- Bellehumeur, C., Legendre, P. & Marcotte, D., 1996.** Variance and spatial scales in a tropical rain forest: changing the size of sampling units. *Ecology*, sous presse.
- Bentley, D., 1985.** Caractéristiques physicochimiques des eaux du détroit du Pas de Calais. *J. Rech. Océanogr.*, **10** : 69-71.
- Benzécri, J.-P. et coll., 1982.** *L'analyse des données 2. L'analyse des correspondances*. 4ème édition, Dunod, Paris. 632p.
- Benzécri, J.-P. et coll., 1984.** *L'analyse des données 1. La taxinomie*. 4ème édition, Dunod, Paris. 635p.
- Beukema, J.J. & de Vlas, J., 1989.** Tidal-current transport of thread-drifting postlarval juveniles of the bivalve *Macoma balthica* from the Wadden Sea to the North Sea. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **52** : 193-200.
- Birks, H.J.B., Peglar, S.M. & Austin, H.A., 1994.** *An annotated bibliography of canonical correspondence analysis and related constrained ordination methods 1986-1993*. Botanical Institute, Bergen, Norway, 58p.
- Black, R. & Peterson, C.H., 1988.** Absence of preemption and interference competition for space between large suspension-feeding bivalves and smaller infaunal macroinvertebrates. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, **120** : 183-198.
- Blin, L., 1996.** *Cinétique du recrutement et variabilité de la croissance chez *Abra alba* (Mollusque Bivalve) dans la baie sud de la Mer du Nord (1978-1993)*. Mém. maîtrise biol. des pop. & écosyst. Université Lille 1, 24p.
- Borcard, D. & Legendre, P., 1994.** Environmental control and spatial structure in ecological communities: an example using oribatid mites. *Environm. Ecol. Stat.*, **1** : 37-61.
- Borcard, D., Legendre, P. & Drapeau, P., 1992.** Partialling out the spatial component of ecological variation. *Ecology*, **73** : 1045-1055.
- Bradbury, R.H. & Reichelt, R.E., 1983.** Fractal dimension of a coral reef at ecological scales. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **10** : 169-171.

- Bradbury, R.H., Reichelt, R.E. & Green, D.G., 1984.** Fractals in ecology : methods and interpretation. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **14** : 295-296.
- Brey, T., 1991.** Interactions in soft bottom benthic communities: quantitative aspects of behaviour in the surface deposit feeders *Pygospio elegans* (Polychaeta) and *Macoma balthica* (Bivalvia). *Helgol. Meeres.*, **45** : 301-316.
- Buchanan, J.B., 1963.** The bottom fauna communities and their sediment relationships off the coast of Northumberland. *Oikos*, **14** : 154-175.
- Buchanan, J.B. & Moore, J.J., 1986.** Long-term studies at a benthic station off the coast of Northumberland. *Hydrobiologia*, **142** : 121-127.
- Buhl-Mortensen, L. & Hoisaeter, T., 1993.** Mollusc fauna along an offshore-fjord gradient. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **97** : 209-224.
- Butman, C.A., 1986.** Larval settlement of soft-sediment invertebrates: some predictions based on an analysis of near-bottom velocity profiles. In Nihoul, J.C.J. (ed.) *Marine interface ecohydrodynamics*. Elsevier Oceanogr. Ser., Amsterdam, pp. 487-513.
- Butman, C.A., 1987.** Larval settlement of soft-sediment invertebrates: the spatial scales of pattern explained by active habitat selection and the emerging rôle of hydrodynamical processes. *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.*, **25** : 113-165.
- Butman, C.A., 1989.** Sediment-trap experiments on the importance of hydrodynamical processes in distributing settling invertebrate larvae in near-bottom waters. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, **134** : 37-88.
- Cabioch, L., 1968.** Contribution à la connaissance des peuplements benthiques de la Manche occidentale. *Cah. Biol. Mar.*, **9** (5 suppl.) : 493-720.
- Cabioch, L. & Gentil, F., 1975.** Distribution des peuplements benthiques de la partie orientale de la baie de Seine. *C. R. Acad. Sci. Paris*, 280, série D, 571-574.
- Cabioch, L. & Glaçon, R., 1975.** Distribution des peuplements benthiques en Manche Orientale, de la Baie de Somme au Pas-de-Calais. *C. R. Acad. Sci. Paris*, 280, série D, 491-494.
- Cabioch, L. & Glaçon, R., 1977.** Distribution des peuplements benthiques en Manche Orientale, du Cap d'Antifer à la Baie de Somme. *C. R. Acad. Sci. Paris*, 285, série D, 209-212.
- Cabioch, L., Gentil, F., Glaçon, R. & Retière, C., 1977.** La macrobenthos des fonds meubles de la Manche : distribution générale et écologie. In : Keegan, B.F., Ceidigh, P.O. & Caston, P.J. (Eds). *Biology of benthic organisms*. Pergamon Press, Oxford, p.115-128.

- Carpentier, P.**, 1993. *Analyse statistique de la série benthique à long terme du site de Gravelines (Nord)*. D.E.A. Univ. Lille 1, Paris VI, Brest & Perpignan, 29p.
- Carpentier, P., Dewarumez, J.-M. & Leprêtre, A.**, 1996. Long term variability of the *Abra alba* community in the Southern Bight of the North Sea. *Oceanol. Acta*, sous presse.
- Cattaneo, A., Legendre, P. & Niyonsenga, T.**, 1993. Exploring periphyton unpredictability. *J. N. Am. Benthol. Soc.*, **12** : 418-430.
- Chabot, R. & Bourget, E.**, 1988. Influence of substratum heterogeneity and settled barnacle density on the settlement of *Cypris* larvae. *Mar. Biol.*, **97** : 45-56.
- Chessel, D., Lebreton, J.-D. & Yoccoz, N.**, 1987. Propriétés de l'analyse canonique des correspondances; un exemple en hydrobiologie. *Rev. Statist. Appl.*, **35** : 55-72.
- Chia, F.S.**, 1974. Classification and adaptive significance of developmental patterns in marine invertebrates. *Thalassia Jugosl.*, **10** : 121-130.
- Clarke, K.R.**, 1993. Non-parametric multivariate analyses of changes in community structure. *Aust. J. Ecol.*, **18** : 117-143.
- Clarke, K.R., Warwick, R.M. & Brown, B.E.**, 1993. An index showing breakdown of seriation, related to disturbance, in a coral-reef assemblage. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **102** : 153-160.
- Cooper, D.W.**, 1968. The significance level in multiple tests made simultaneously. *Heredity*, **23** : 614-617.
- Coull, B.C.**, 1988. Ecology of marine meiofauna. In Higgins, R.P. & Thiel, H. (eds). *Introduction to the study of meiofauna*. Smithsonian Institution Press, pp. 18-38.
- Danovaro, R., Fraschetti, S., Belgrano, A., Vincx, M., Curini-Galetti, M., Albertelli, G. & Fabiano, M.**, 1995. The potential impact of meiofauna on the recruitment of macrobenthos in a subtidal coastal benthic community of the Ligurian sea (northwestern mediterranean): a field result. In : Eleftheriou, A., Ansell, A.D. & Smith, C.J. (eds). *Biology and ecology of shallow coastal waters*. Olsen & Olsen, Fredensborg, p. 115-122.
- Dauvin, J.-C.**, 1984. *Dynamique d'écosystèmes macrobenthiques des fonds sédimentaires de la Baie de Morlaix et leur perturbation par les hydrocarbures de l'Amoco Cadiz*. Thèse d'Etat, Université Paris VI, 468p.
- Dauvin, J.-C.**, 1992. Cinétique du recrutement et croissance des juvéniles d'*Owenia fusiformis* Delle Chiaje en baie de Seine (Manche Orientale). *Oceanol. Acta*, **15** : 187-196.
- Dauvin, J.-C., Dewarumez, J.-M., Elkaim, B., Bernardo, D., Fromentin, J.-M. & Ibanez, F.**, 1993. Cinétique de *Abra alba* (Mollusque bivalve) de 1977 à 1991 en Manche-Mer du Nord, relation avec les facteurs climatiques. *Oceanol. Acta*, **16** : 413-422.

- Dauvin, J.-C. & Ibanez, F., 1986.** Variations à long terme (1977-1985) du peuplement des sables fins de la Pierre Noire (Baie de Morlaix, Manche occidentale) : analyse statistique de l'évolution structurale. *Hydrobiologia*, **142** : 171-186.
- Dauvin, J.-C. & Ibanez, F., 1995.** PNOC. Opération "séries à long terme" - rapport PNOC septembre 1995. 25p.
- Davout, D., 1988.** *Etude du peuplement des cailloutis à épibiose sessile et de la population d'Ophiothrix fragilis (Abildgaard) du détroit du Pas de Calais (France)*. Thèse Dr. Université Lille 1, 203p.
- Davout, D., 1992.** Choix raisonné de l'effort d'échantillonnage lors de l'étude spatiale de peuplements macrobenthiques. *C. R. Acad. Sci. Paris, Série III*, **315** : 279-285.
- Davout, D., Dewarumez, J.-M., Prygiel, J. & Richard, A., 1988.** Carte des peuplements benthiques de la partie française de la Mer du Nord. station marine Wimereux - IFREMER - région Nord Pas de Calais, 1 carte + 30p.
- Dewarumez, J.-M., 1979.** *Etude biologique d'Abra alba, Wood (mollusque lamellibranche) du littoral de la Mer du Nord*. Thèse 3ème cycle, Université de Lille, 139p.
- Dewarumez, J.-M., en prép.** *Le peuplement des sables fins envasés à Abra alba dans la baie sud de la Mer du Nord : bionomie, dynamique à long terme et rôle du recrutement*. Thèse d'habilitation. Université de Lille I.
- Dewarumez, J.-M., Smigielski, F. & Richard, A., 1976.** *Abra alba* : sa localisation en zone littorale de la Mer du Nord. *Haliothis*, **7** : 13-19.
- Dewarumez, J.-M., Quisthoudt, C. & Richard, A., 1986.** Suivi pluriannuel du peuplement à *Abra alba* dans la partie méridionale de la Mer du Nord (région de Dunkerque-France). *Hydrobiologia*, **142** : 187-197.
- Dewarumez, J.-M., Davout, D., Sanvicente-Anorve, L.E. & Frontier, S., 1992.** Is the « muddy heterogeneous sediment assemblage » an ecotone between the pebbles community and the *Abra alba* community in the southern bight of the North Sea ? *Neth. J. Sea Res.*, **30** : 229-238.
- Dewarumez, J.-M., Belgrano, A., Craeymeersch, J., Duquesnes, S., Heip, C., Hilde, D. & Vincx M., 1993.** Influence de la circulation des masses d'eaux dans la dynamique du peuplement à *Abra alba* de la baie sud de la mer du Nord. *J. Rech. Océanogr.*, **18**(1-2) : 1-4.
- Diaz-Castaneda, V., 1989.** *Etude expérimentale in situ de la succession écologique lors de la recolonisation d'un sédiment défauné par pollution en méditerranée et en Mer du Nord*. Thèse d'Etat, Université Lille 1, 553p.
- Diaz-Castaneda, V., Safran, P., Bellan, G. & Leprêtre, A., 1991.** Association of two complementary mathematical methods: correspondence analysis and rank frequency

diagram in the study of the organization and structure of benthic mediterranean populations. *Cah. Biol. Mar.*, **32** : 23-43.

- Dolédec, S. & Chessel, D.**, 1994. Co-inertia analysis : an alternative method for studying species-environment relationships. *Fresh. Biol.*, **31** : 277-294.
- Drake, J.A.**, 1991. Community-assembly mechanics and the structure of an experimental species ensemble. *Am. Nat.*, **137** : 1-26.
- Eagle, R.A.**, 1975. Natural fluctuations in a soft bottom benthic communities. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, **55** : 865-878.
- Eckman, J.E., Nowell, A.R.M. & Jumars, P.A.**, 1981. Sediment destabilization by animal tubes. *J. Mar. Res.*, **39** : 361-374.
- Eisma, D.**, 1966. The distribution of benthic marine molluscs off three main Dutch coast. *Neth. Jour. Sci. Res.*, **3** : 107-163.
- Ertman, S.C. & Jumars, P.A.**, 1988. Effects of bivalve siphonal currents on the settlement of inert particles and larvae. *J. Mar. Res.*, **46** : 797-813.
- Escoufier B. & Pagès, J.**, 1990. *Analyses factorielles simples et multiples. Objectifs, méthodes et interprétation*. 2nde édition, Dunod, Paris, 267p.
- Escoufier, Y. & Robert, P.**, 1979. Choosing variables and metrics by optimizing the RV-coefficient. In Rustagi, J.S. (ed). *Optimizing methods in statistic*. N.Y., Academic Press, p. 205-219.
- Faith, D.P., Minchin, P.R. & Belbin, L.**, 1987. Compositional dissimilarity as a robust measure of ecological distance. *Vegetatio*, **69** : 57-68.
- Fauchald, K. & Jumars, P.A.**, 1979. The diet of worms: a study of polychaete feeding guilds. *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.*, **17** : 193-284.
- Feder, J.**, 1988. *Fractals*. Plenum, New York.
- Field, J.G., Clarke, K.R. & Warwick, R.M.**, 1982. A practical strategy for analysing multispecies distribution patterns. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **8** : 37-52.
- Findlay, S.E.G.**, 1981. Small-scale spatial distribution of meiofauna on a mud- and sandflat. *Est. Coast. & Shelf Sc.*, **12** : 471-484.
- Fortin, M.-J., Drapeau, P. & Legendre, P.**, 1989. Spatial autocorrelation and sampling design in plant ecology. *Vegetatio*, **83** : 209-222.
- Franquet, E. & Chessel, D.**, 1994. Approche statistique des composantes spatiales et temporelles de la relation faune-milieu . *C. R. Acad. Sci. Paris*, **317** : 202-206.

- Franquet, E., Dolédec, S. & Chessel, D., 1995.** Using multivariate analysis for separating spatial and temporal effects within species-environment relationships. In Balvay, G. (ed.). *Space partition within aquatic ecosystems. Hydrobiologia*, **300/301** : 425-431.
- Fromentin, J.-M., 1995.** *Evolution à long terme de communautés zooplanctoniques et macrozoobenthiques. Relation avec les changements climatiques.* Thèse de doctorat, Université Paris VI, 170p.
- Fromentin, J.-M. & Ibanez, F., 1994.** Year to year changes in meteorological factors of the french coasts during the half century. Exemples of two biological responses. *Oceanol. Acta*, **17** : 285-296.
- Fromentin, J.-M., Ibanez, F., Dauvin, J.-C., Dewarumez, J.-M & Elkaïm, B., 1996.** Long-term variations of four macrobenthic communities on the north-west French coast. *J. Mar. biol. ass. U.K.*, sous presse.
- Frontier, S., 1976.** Utilisation des diagrammes rangs-fréquences dans l'analyse des écosystèmes. *J. Rech. Océanogr.*, **1** : 35-48.
- Frontier, S., 1983a.** Introduction. In S. Frontier (ed.). *Stratégies d'échantillonnage en écologie.* Collection d'écologie 17. Masson, Paris, p.1-11.
- Frontier, S., 1983b.** Choix et contraintes de l'échantillonnage écologique. In Frontier, S. (ed.). *Stratégies d'échantillonnage en écologie.* Collection d'écologie 17. Masson, Paris, pp. 15-61.
- Frontier, S., 1985.** Diversity and structure in aquatic ecosystems. *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.*, **23** : 253-312.
- Frontier, S., 1995a.** Ecosystems from a systemic point of view. Manuscrit de conférence, colloque EMIN, Wimereux, 18p.
- Frontier, S., 1995b.** L'analyse de la diversité écologique. Manuscrit de conférence, Institut océanographique, séminaire Biodiversité marine, 27p.
- Frontier, S. & Pichod-Viale, D., 1991.** *Ecosystèmes. Structure, fonctionnement, évolution.* Collection d'écologie 21. Masson, Paris, 392p.
- Frontier, S., Le Fèvre, J. & Pichod-Viale, D., 1992.** Hiérarchie, dépendance d'échelles et transfert d'échelles en océanologie. In Auger, P., Baudry, J & Fournier, F. (eds). *Hiérarchies et échelles en écologie.* Naturalia publications. p. 187-223.
- Fuisz, T. & Moskat, C., 1992.** The importance of scale in studying beetle communities : hierarchical sampling or sampling the hierarchy ? *Acta Zool. Hungarica*, **38** : 183-197.
- Gallagher, E.D., Jumars, P.A. & Trueblood, D.D., 1983.** Facilitation of soft-bottom benthic succession by tube builders. *Ecology*, **64** : 1200-1216.

- Gauch Jr, H.G., Whittaker, R.H. & Wentworth, T.R., 1977.** A comparative study of reciprocal averaging and other ordination techniques. *J.Ecol.*, **65** : 157-174.
- Gentil, F., 1976.** *Distribution des peuplements benthiques en Baie de Seine*. Thèse de 3^{ème} cycle, Université Paris VI, 70p.
- Gentil, F. & Dauvin, J.-C., 1988.** Peut-on estimer le nombre total d'espèces d'un peuplement macrobenthique? Application aux peuplements de substrat meuble de la Manche. *Vie & Milieu*, **38** : 207-212.
- Gerlach, S.A., 1978.** Food-chain relationships in subtidal silty sand marine sediments and the role of meiofauna in stimulating bacterial productivity. *Oecologia (berlin)*, **33** : 55-69.
- Giere, O., 1993.** *Meiobenthology. The microscopic fauna in aquatic sediments*. Springer Verlag, Berlin, 328p.
- Glémarec, M., 1979.** Les fluctuations temporelles des peuplements benthiques liées aux fluctuations climatiques. *Oceanol. Acta*, **2** : 365-371.
- Goodrich, D.M., van Monfrans, J. & Orth, R.J., 1989.** Blue crab megalopal influx to Chesapeake Bay: evidence for a wind-driven mechanism. *Est. coast. & shelf Sci.*, **29** : 247-260.
- Govaere, J.C.R., Van Damme, D., Heip, C., & De Coninck, L.A.P., 1980.** Benthic communities in the Southern Bight of the North Sea and their use in ecological monitoring. *Helg. Wiss. Meeres*, **33** : 507-521.
- Gray, J.S., 1974.** Animal-sediment relationships. *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.*, **12** : 223-261.
- Gray, J., 1981.** *The ecology of marine sediments: an introduction to the structure and function of benthic communities*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Gray, J. & Christie, H., 1983.** Predicting long-term changes in marine benthic communities. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **13** : 87-94.
- Greenacre, M.J., 1984.** *Theory and applications of correspondence analysis*. Academic Press, London, 364p.
- Günther, C.-P., 1992.** Dispersal of intertidal invertebrates : a strategy to react to disturbances of different scales? *Neth. J. Sea Res.*, **30** : 45-56.
- Hamerlynck, O. & Mees, J., 1991.** Temporal and spatial structure in the hyperbenthic community of a shallow coastal area and its relation to environmental variables. *Oceanol. Acta*, **11**(vol. sp.) : 205-212.
- Hannan, C.A., 1984.** Planktonic larvae may act like passive particles in turbulent near-bottom flows. *Limnol. Oceanogr.*, **29** : 1108-1116.

- Hecq, J.-H., Mingelbier, A., Goffart, A., Brylinski, J.-M. & Djenidi, S., 1992. Caractéristiques écohydrodynamique de la Baie sud de la Mer du Nord en régime d'été. *Bull. Soc. Roy. Sci. Liège*, **61** : 79-97.
- Heip, C., Vincx, M. & Vranken G., 1985. The ecology of marine nematodes. *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.*, **23** : 399-489.
- Heip, C., Herman, R. & Vincx, M., 1984. Variability and productivity of meiobenthos in the Southern Bight of the North Sea. *Rapp. P.-v. Réun. Cons. int. Explor. Mer.*, **183** : 51-56.
- Heip, C., Huys, R., Vincx, M., Vanreusel, A., Smol, N., Herman, R. & Herman, P.M.J., 1990. Composition, distribution, biomass and production of North Sea meiofauna. *Neth. J. Sea. Res.*, **26** : 333-342.
- Hill, M.O., 1973. Re ciprocal averaging : an eigenvector method of ordination. *Journal of ecology*, **61** : 237-249.
- Hill, M.O., 1974. Correspondance analysis : a neglected multivariate method. *Applied statistics*, **23** : 340-354.
- Hill, M.O. & Gauch, H.G., 1980. Detrended Correspondence Analysis, an improved ordination technique. *Vegetatio*, **42** : 47-58.
- Holme, N.A., 1961. The bottom fauna of the English Channel. Part I. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, **41** : 397-461.
- Holme, N.A., 1966. The bottom fauna of the English Channel. Part II. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, **46** : 401-493.
- Holme, N.A. & Mc Intyre, A.D., 1984. *Method for the study of marine benthos*. 2nd ed. Blackwell, Oxford, 387p.
- Hunt, J.H., Ambrose, W.G. & Peterson, C.H., 1987. Effects of the gastropod, *Ilyanassa obsoleta* (Say), and the bivalve, *Mercenaria mercenaria* (L.), on larval settlement and juvenile recruitment of infauna. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, **108** : 229-240.
- Hurlbert, S.H., 1984. Pseudoreplication and the design of ecological field experiment. *Ecol. Monogr.*, **54** : 187-211.
- Ibanez, F., 1973. Méthodes d'analyse spatio-temporelle du processus d'échantillonnage en planctologie, son influence dans l'interprétation des données par l'analyse en composantes principales. *Ann. Inst. Océanogr. Paris*, **49** : 83-111.
- Ibanez, F. & Dauvin, J.-C., 1988. Long term changes (1977-1987) in a muddy fine sand *Abra alba-Melinna palmata* community from the Western English Channel : multivariate time-series analysis. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **49** : 65-81.

- Ibanez, F., Dauvin, J.-C. & Etienne, M., 1993. Comparaison des évolutions à long terme (1977-1990) de deux peuplements macrobenthiques de la Baie de Morlaix (Manche Occidentale) : relations avec les facteurs hydroclimatiques. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, **169** : 181-214.
- Isaaks, E.H. & Srivastava, R.M., 1989. *Applied geostatistics*. Oxford University Press, New York
- Jackson, D.A. & Somers, K.M., 1989. Are probability estimates from the permutation model of Mantel's test stable? *Can. J. Zool.*, **67** : 766-769.
- Johnson, C., 1992. Settlement and recruitment of *Acanthaster planci* on the Great Barrier Reef: questions of process and scale. *Aust. J. Mar. Freshwater Res.*, **43** : 611-627.
- Johnson, L., 1994. Pattern and process in ecological systems: a step in the development of a general ecological theory. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, **51** : 226-246.
- Jones, G.P., Ferrell, D.J. & Sale, P.F., 1990. Spatial pattern in the abundance and structure of mollusc populations in the soft sediments of a coral reef lagoon. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **62** : 109-120.
- Keough, M.J. & Downes, B.J., 1982. Recruitment of marine invertebrates: the role of active larval choices and early mortality. *Oecologia (Berl.)*, **54** : 348-352.
- Krummel, J.R., Gardner, R.H., Sugihara, G., O'Neill, R.V. & Coleman, P.R., 1987. Landscape patterns in a disturbed environment. *Oikos*, **48** : 321-324.
- Lagadeuc, Y., 1990. *Processus hydrodynamiques, dispersion larvaire et recrutement en régime macrotidal. Exemple de Pectinaria koreni (Annélide Polychète) en Baie de Seine (Manche)*. Thèse de Doctorat, Université Lille I, 279p.
- Lagadeuc, Y., 1992. Transport larvaire en Manche, exemple de *Pectinaria koreni* en Baie de Seine. *Oceanol. Acta*, **15** : 383-395.
- Lambert, R., 1991. *Recrutement d'espèces benthiques à larves pélagiques en régime mégatidal. Cas de Pectinaria koreni (Malmgren), Annélide Polychète*. Thèse de Doctorat, Université de Rennes I, 176p.
- Larsonneur, C., 1977. La cartographie des dépôts meubles sur le plateau continental français. Méthode mise au point et utilisée en Manche. *J.Rech.Océanogr.*, **2** : 33-39.
- Lebreton, J.-D., Chessel, D., Prodon, R. & Yoccoz, N., 1988a. L'analyse des relations espèces-milieu par l'analyse canonique des correspondances. I.- variables de milieu quantitatives. *Acta Œcologica Œcol. Gener.*, **9** : 53-67.
- Lebreton, J.-D., Chessel, D., Richardot-Coulet, M. & Yoccoz, N., 1988b. L'analyse des relations espèces-milieu par l'analyse canonique des correspondances. II.- variables de milieu qualitatives. *Acta Œcologica Œcol. Gener.*, **9** : 137-151.

- Le Gallou, F.**, 1992. Nature et objectifs de la systématique. In Le Gallou, F. & Bouchon-Meunier, B. (eds). *Systématique. Théorie & applications*. Lavoisier, Paris, p. 3-13.
- Legay, J.-M.**, 1993. Une expérience est-elle possible ? In Lebreton, J.-D. & Asselain, B. (eds). *Biométrie et environnement*. Masson, Paris, pp.1-14.
- Legendre, P.**, 1990. Quantitative methods and biogeographic analysis. In Garbary, D.J. & South, G.R. (eds). *Evolutionary biogeography of the marine algae of the North Atlantic*. NATO ASI series, vol G22, Springer-Verlag, Berlin, p. 9-34.
- Legendre, P.**, 1993. Spatial autocorrelation : trouble or new paradigm? *Ecology*, **74** : 1659-1673.
- Legendre, P., Dallot, S. & Legendre L.**, 1985. Succession of species within a community : chronological lustering with application to marine and freshwater zooplankton. *Am. Nat.*, **125** : 257-288.
- Legendre, L. & Legendre, P.**, 1984a. *Ecologie numérique. 1. Le traitement multiple des données écologiques*. 2^{de} édition. Collection d'écologie 12. Masson, Paris et P.U.L. Québec, 254p.
- Legendre, L. & Legendre, P.**, 1984b. *Ecologie numérique. 2. La structure des données écologiques*. 2^{de} édition. Collection d'écologie 13. Masson, Paris et P.U.L. Québec, 254p.
- Legendre, P. & Legendre, L.**, 1996. *Numerical Ecology*. 2^{de} english ed., Elsevier Scientific Public. Co., Amsterdam.
- Legendre, P. & Fortin, M.-J.**, 1989. Spatial pattern and ecological analysis. *Vegetatio*, **80** : 107-138.
- Legendre, P. & Vaudor, A.**, 1991. The R package ver.3.0: multidimensional analysis, spatial analysis. Département des sciences Biologiques, Université de Montréal, 147p.
- Le Moigne, J.-L.**, 1992. Epistémologie de la science des systèmes. In Le Gallou, F. & Bouchon-Meunier, B. (eds). *Systématique. Théorie & applications*. Lavoisier, Paris, p. 323-341.
- Leprêtre, A.**, 1988. *Analyse multivariée des peuplements entomologiques. Etablissement d'une méthodologie. Application à une situation d'interface écologique*. Thèse de Doctorat, Université des Sciences et Technologies de Lille, 255p.
- Levin, L.A.**, 1981. Dispersion, feeding behavior and competition in two spionid polychaetes. *J. Mar. Res.*, **39** : 99-117.
- Levinton, J.S.**, 1972. Spatial distribution of *Nucula proxima* (Protobranchia) : an experimental approach. *Biol. Bull.*, **143** : 175-183.

- Lilliefors, H.W., 1967. The Kolmogorov-Smirnov test for normality with mean and variance unknown. *J. amer. stat. Ass.*, **62** : 399-402.
- Lindegarth, M., André, C. & Jonsson, P.R., 1995. Analysis of the spatial variability in abundance and age structure of two infaunal bivalves, *Cerastoderma edule* and *C.lamarcki*, using hierarchical sampling programs. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **116** : 85-97.
- Luczak, C., 1991. *Etude du recrutement benthique d'Ensis directus dans le peuplement dans le peuplement à Abra alba (baie sud de la Mer du Nord). Variabilité spatio-temporelle et étude des premiers stades benthiques*. DEA Océanol. Biol., Lille1, Paris 6, 36p.
- Luczak, C. & Dewarumez, J.-M., 1992. Note on the identification of *Ensis directus*. *Cah. Biol. Mar.*, **33** : 515-518.
- Luczak, C., Dewarumez, J.-M. & Essink, K., 1993. First record of the American jack knife clam *Ensis directus* on the French coast of the North Sea. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, **73** : 233-235.
- Luczak, C. & Dewarumez, J.-M., soumis. Long-term variability in the recruitment of *Tellina fabula* (Mollusca: Bivalvia) on the French coast of the North Sea (1978-1992). *Mar. Biol.*
- Lundalv, T. & Christie, H., 1986. Comparative trends and ecological patterns of rocky subtidal communities on the Swedish west coast - a transitional system? *Hydrobiologia*, **142** : 71-80.
- McArdle, B.H. & Blackwell, R.G., 1989. Measurement of density variability in the bivalve *Chione stutchburyi* using spatial autocorrelation. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **52** : 245-252.
- McArdle, B.H., Gaston, K.J. & Lawton, J.H., 1990. Variation in the size of animal populations : patterns, problems and artefacts. *J. Anim. Ecol.*, **59** : 439-454.
- Mc Intyre, A.D., 1958. The ecology of Scottish inshore fishing grounds-1. The bottom fauna of East Coast ground. *Mar. Res. Scot.*, **1** : 1-24.
- Mc Intyre, A.D. & Warwick, R.M., 1984. Meiofauna techniques. In : Holme, N.A. & Mc Intyre, A.D.,(eds). *Method for the study of marine benthos*. 2nd ed. Blackwell, Oxford, p. 217-244.
- Magnan, P., Rodriguez, M.A., Legendre, P. & Lacasse, S., 1994. Dietary variation in a freshwater fish species: relative contributions of biotic interaction, abiotic factors, and spatial structure. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, **51** : 2856-2865.
- Maillard-Quisthoudt, C., 1988. *Environnement physique et chimique, productivité primaire phytoplanktonique et bactérienne dans le détroit du Pas-de-Calais*. Thèse de Doctorat, Université des Sciences et Technologies de Lille, 207p.
- Mandelbrot, B., 1983. *The fractal geometry of nature*. Freeman, San Francisco.

- Manly, B.F.J.**, 1992. *The design and analysis of research studies*. Cambridge University press, Cambridge, 353p.
- Mantel, N.**, 1967. The detection of disease clustering and a generalized regression approach. *Cancer res.*, **27** : 209-220.
- Mark, D.M.**, 1984. Fractal dimension of a coral reef at ecological scales : a discussion. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **14** : 293-294.
- Méot, A., Chessel, A. & Sabatier, R.**, 1993. Opérateurs de voisinage et analyse des données spatio-temporelles. In Lebreton, J.-D. & Asselain, B. (eds). *Biométrie et environnement*. Masson, Paris, pp.45-71.
- Mileikovsky, S.A.**, 1971. Types of larval development in marine bottom invertebrates, their distribution and ecological significance : a re-evaluation. *Mar. Biol.*, **10** : 193-213.
- Mileikovsky, S.A.**, 1974. Types of larval development in marine bottom invertebrates : an integrated ecological scheme. *Thalassia Jugos.*, **10** : 171-179.
- Miller, R.G.Jr**, 1977. Developments in multiple comparisons. *J. Amer. Stat. Ass.*, **72** : 779-788.
- Montgomery, D.C. & Peck, E.A.**, 1982. *In troduction to linear regression analysis*. John Wiley & Sons, New York, 504p.
- Morrisey, D.J. & Underwood, A.J.**, 1992. Sampling for spatial variation in the distribution of fauna in sediments. In : Miskiewicz, A.G. (ed.) *Proceedings of a bioaccumulation workshop : assessment of the distribution, impacts and bioaccumulation of contaminants in aquatic environments*. Water Board and australian Marine Sciences Association Inc., Sydney. p. 115-121.
- Morrisey, D.J., Howitt, L., Underwood, A.J. & Starks, J.S.**, 1992a. Spatial variation in soft-sediment benthos. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **81** : 197-204.
- Morrisey, D.J., Underwood, A.J., Howitt, L. & Stark, J.S.**, 1992b. Temporal variation in soft-sediment benthos. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, **164** : 233-245.
- Myers, D.E.**, 1991. Interpolation and estimation with spatially located data. *Chemomet. Intell. Lab. Syst.*, **11** : 209-228.
- Myers, D.E.**, 1994. Discussion. *Environm. Ecol. Stat.*, **1** : 53-55.
- Nehring, S., Jensen, P. & Lorenzen, S.**, 1990. Tube-dwelling nematodes: tube construction and possible ecological effects on sediment-water interfaces. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **64** : 123-128.
- Nicolis, G. & Prigogine, I.**, 1992. *A la rencontre du complexe*. P.U.F., Paris, 381p.

- Nihoul, J.C.J., 1975. Mesoscale secondary flows and the dynamics of ecosystems in the Southern Bight of the North Sea. *Mém. Soc. Roy. Sci. Liège*, 7 : 83-91.
- Nihoul, J.C.J., Djenidi, S. & Hecq, J.H., 1989. Modelling coastal/shelf systems with emphasis on long term trends. *Int. J. Num. Meth. Eng.*, 27 : 113-127.
- O'Connor, N.J., 1993. Settlement and recruitment of the fiddler crabs *Uca pugnax* and *U. pugilator* in a North Carolina, USA, salt marsh. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 93 : 227-234.
- Oden, N.L., 1984. Assessing the significance of a spatial correlogram. *Geogr. Anal.*, 16 : 1-16.
- Oden, N.L. & Sokal, R.R., 1986. Directional autocorrelation : an extension of spatial correlograms to two dimensions. *Syst. Zool.*, 35 : 608-617.
- Økland, R.H. & Eilertsen, O., 1994. Canonical Correspondence Analysis with variation partitioning: some comments and an application. *J. Veg. Sci.*, 5 : 117-126.
- Olafsson, E.B., 1989. Contrasting influences of suspension-feeding and deposit-feeding populations of *Macoma balthica* on infaunal recruitment. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 55 : 171-179.
- Olafsson, E.B., Peterson, C.H. & Ambrose Jr., W.G., 1994. Does recruitment limitation structure populations and communities of macro-invertebrates in marine soft sediment: the relative significance of pre- and post-settlement processes. *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.*, 32 : 65-109.
- Oliver, M.A. & Webster, R., 1986. Combining nested and linear sampling for determining the scale and form of spatial variation of regionalized variables. *Geogr. Anal.*, 18 : 227-242.
- Olivier, F., Vallet, C., Dauvin, J.-C. & Retière, C., 1996a. Drifting in post-larvae and juveniles in an *Abra alba* (Wood) community of the eastern part of the Bay of Seine (English Channel). *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 199 : 89-109.
- Olivier, F., Desroy, N. & Retière, C., 1996b. Habitat selection and adult-recruit interactions in *Pectinaria koreni* (Malmgren) (Annelida: polychaeta) post-larval populations: results of flume experiments. *J. Sea Res.*, 36, sous presse.
- O'Neill, R.V., 1989. Perspectives in hierarchy and scale. In Roughgarden, J., May, R.M. & Levin, S.A. (eds). *Perspectives in ecological theory*. Princeton University Press, p.140-156.
- O'Neill, R.V., De Angelis, D.L., Waide, J.B. & Allen, T.F.H., 1989. *A hierarchical concept of ecosystems*. Princeton Univ. Press, 253p.
- Palmer, M.A., 1984. Invertebrate drift: behavioral experiments with intertidal meiobenthos. *Mar. Behav. Physiol.*, 10 : 235-253.

- Palmer, M.A.**, 1986. Hydrodynamics and structure: interactive effects on meiofaunal dispersal. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 104 : 53-68.
- Palmer, M.A.**, 1988a. Dispersal of marine meiofauna: a review and conceptual model explaining passive transport and active emergence with implications for recruitment. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 48 : 81-91.
- Palmer, M.A.**, 1988b. Epibenthic predators and marine meiofauna : separating predation, disturbance, and hydrodynamic effects. *Ecology*, 69 : 1251-1259.
- Palmer, M.A. & Gust, G.**, 1985. Dispersal of meiofauna in a turbulent creek. *J. Mar. Res.*, 43 : 179-210.
- Palmer, M.W.**, 1988. Fractal geometry : a tool for describing spatial patterns of plant communities. *Vegetatio*, 75 : 91-102.
- Palmer, M.W.**, 1992. The coexistence of species in fractal landscape. *Am. Nat.*, 139 : 375-397.
- Palmer, M.W.**, 1993. Putting things in even better order: the advantages of canonical correspondence analysis. *Ecology*, 74 : 2215-2230.
- Petersen, C.G.J.**, 1911. Valuations of the sea. I. Animal life of the sea-bottom, its food and quantity. *Rep. Danish. Biol. Stat.*, 20 : 1-81.
- Petersen, J.**, 1913. Valuation of the sea. II. The animal communities of the the sea-bottom and their importance for marine zoogeography. *Rep. Danish. Biol. Stat.* 21 : 1-44.
- Petersen, C.G.J.**, 1918. The sea bottom and its production of fish-food. *Rep. Danish. Biol. Stat.*, 25 : 1- 62.
- Piantadosi, S., Byar, D.P. & Green, S.B.**, 1988. The ecological fallacy. *Amer. J. Epidem.*, 127 : 893-904.
- Piepenburg, D. & Piatkowski, U.**, 1992. A program for computer-aided analyses of ecological field data. *CABIOS*, 8 : 587-590.
- Pinel-Alloul, B.**, 1995. Spatial heterogeneity as a multiscale characteristic of zooplankton community. In G.Balvay (ed.). *Space partition within aquatic ecosystems. Hydrobiologia*, 300/301 : 17-42.
- Pinel-Alloul, B., Niyonsenga, T. & Legendre, P.**, 1995. Spatial and environmental components of freshwater zooplankton structure. *Ecoscience*, 2 : 1-19.
- Podani, J.**, 1984. Analysis of mapped and simulated vegetation patterns by means of computerized sampling techniques. *Acta Bot. Hung.*, 30 : 403-425.

- Price, P.W. & Hunter, M.D.**, 1995. Novelty and synthesis in the development of population dynamics. In Cappuccino, N. & Price, P.W. (eds.). *Population dynamics. New approaches and synthesis*. Academic Press, San Diego, pp.389-404.
- Prigogine, I.**, 1993. *Les lois du chaos*. Flammarion, 126p.
- Prigogine, I. & Stengers, I.**, 1979. *La nouvelle Alliance*. Gallimard, Paris, 305p.
- Prigogine, I. & Stengers, I.**, 1988. *Entre le temps et l'éternité*. Fayard, Paris, 222p.
- Probert, P.K.**, 1984. Disturbance, sediment stability and trophic structure of soft-bottom communities. *J. mar. Res.*, **42** : 893-921.
- Prygiel, J., Davoult, D., Dewarumez, J.-M., Glaçon, R. & Richard, A.**, 1988. Description et richesse des peuplements benthiques de la partie française de la Mer du Nord. *C. R. Acad. Sci. Paris*, **306**, série III, : 5-10.
- Quinn, J.F. & Dunham, A.E.**, 1983. On hypothesis testing in ecology and evolution. *Amer. Nat.*, **122** : 602-617.
- Rees, E.I.S., Nicolaidou, A. & Laskaridou, P.**, 1977. The effects of storms on the dynamics of shallow water benthic associations. In : Keegan, B.F., Ceidigh, P.O. & Boaden, P.J.S. (eds). *Biology of benthic organisms*. Pergamon press, New York, pp. 465-474.
- Rees, E.I.S., Nicholaidou, A. & Laskaridou, P.**, 1977. The effects of storms on the dynamics of shallow water benthic associations. In : Keegan, B.F., Ceidigh, P.O. & Caston, P.J. (Eds). *Biology of benthic organisms*. Pergamon Press, Oxford, p. 465-474.
- Rees, E.I. & Walker, A.J.M.**, 1983. Annual and spatial variation in Abra community in Liverpool Bay. *Oceanol. Acta*, n° sp. : 165-169.
- Retière, C.**, 1975. Distribution des peuplements benthiques des fonds meubles du Golfe Normanno-breton. *C. R. Acad. Sci. Paris*, **280**, série D : 697-699.
- Retière, C.**, 1979. *Contribution à la connaissance des peuplements benthiques du golfe normanno-breton*. Thèse d'Etat, Univ. Rennes, 421p.
- Rhoads, D.C. & Young, D.K.**, 1970. The influence of deposit-feeding organisms on sediment stability and community trophic structure. *J. Mar. Res.*, **28** : 150-178.
- Rhoads, D.C.**, 1974. Organism-sediment relations on the muddy sea floor. *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.*, **12** : 263-300.
- Richard, A., Souplet, A., Dewarumez, J.-M. & Vandorpe, B.**, 1978. Le littoral de la Mer du Nord : les problèmes d'environnement liés à l'industrialisation et aux aménagements portuaires. In CNRS (ed.), *Villes et ports*, **587** : 489-499.

- Richardot-Coulet, M., Chessel, D. & Bournaud, M., 1986.** Typological value of the benthos of old beds of a large river. Methodological approach. *Arch. Hydrobiol.*, **107** : 363-383.
- Ricklefs, R.E., 1987.** Community diversity : relative roles of local and regional processes. *Science*, **235** : 167-171.
- Rodriguez, S.R., Ojeda, F.P. & Inestrosa, N.C., 1993.** Settlement of benthic marine invertebrates. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **97** : 193-207.
- Ronday, F.C., 1975.** Mesoscale effects of the tidal stress on the residual circulation of the North Sea. *Mém. Soc. Roy. Sci. Liège*, **7** : 273-287.
- Saburova, M.A., Polikarpov, I.G. & Burkovsky, I.V., 1995.** Spatial structure of an intertidal sandflat microphytobenthic community as related to different spatial scales. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **129** : 229-239.
- Sanvicente-Añorve L.E., 1995.** *Détermination des structures benthiques spatiales en Manche Orientale au moyen de méthodes d'analyse multivariable et de techniques d'interpolation.* Thèse de Doctorat, Université de Paris VI, 169p.
- Sanvicente-Añorve, L.E. & Leprêtre, A., 1995.** Typologie des stations océanographiques en Manche Orientale : comparaison des méthodes d'interpolation spatiale. *J. Rech. Océanogr*, **20** : 27-32.
- Sanvicente-Añorve, L.E., Leprêtre, A. & Davoult, D., 1996.** Large-scale spatial pattern of the macrobenthic diversity in the eastern English Channel. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, **76** : 153-160.
- Saupe, D., 1988.** Algorithms for random fractals. In Peitgen, H.-O. & Saupe, D.(eds). *The science of fractal images*. Springer Verlag, New york, pp. 71-113.
- Scherrer, B., 1984.** *Biostatistique*. Gaëtan Morin, Québec, 850p.
- Schneider, D.C., 1994.** *Quantitative ecology. Spatial and temporal scaling*. Academic Press, San Diego, 395p.
- Service, S.K. & Feller, R.J., 1992.** Long-term trends of subtidal macrobenthos in North Inlet, South Carolina. *Hydrobiologia*, **231** : 13-40.
- Smouse, P.E., Long, J.C. & Sokal, R.R., 1986.** Multiple regression and correlation extensions of the Mantel test of matrix correspondence. *Syst. Zool.*, **35** : 627-632.
- Snelgrove, P.V.R. & Butman, C.A., 1994.** Animal-sediment relationships revisited: causes versus effects. *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.*, **32** : 111-177.
- Sokal, R.R., 1986.** Spatial data analysis and historical processes. In : Diday, E. *et al.*(eds), *Data analysis and informatics*, IV. Proc. Fourth Int. Symp. Data Anal. Informatics, Versailles, France, 1985, North Holland, Amsterdam, p.29-43.

- Sokal, R.R. & Rohlf F.J., 1962. The comparison of dendrograms by objective methods. *Taxon*, **11** : 33-40.
- Sokal, R.R. & Rohlf F.J., 1995. *Biometry*. 3rd ed. Freeman & Co., New York. 887p.
- Souplet, A. & Dewarumez, J.-M., 1980. Les peuplements benthiques du littoral de la région de Dunkerque. *Cah. Biol. Mar.*, **21** : 23-29.
- Souplet, A., Glaçon, R., Dewarumez, J.-M. & Smigielski, F., 1980. Distribution des peuplements benthiques littoraux en Mer du Nord du Cap Blanc-Nez à la frontière de Belgique. *C. R. Acad. Sc. Paris*, **29** : 627-630.
- Sousa, W.P., 1991. Can models of soft-sediment community structure be complete without parasites? *Amer. Zool.*, **31** : 821-830.
- Stripp, R., 1969. Die Assoziationen des Benthos in der Helgoländer Bucht. *Veröff. Inst. Meeresforsch. Bremerh.*, **12** : 95-141.
- Sun, B. & Fleeger, J.W., 1991. Spatial and temporal patterns of dispersion in meiobenthic copepods. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **71** : 1-11.
- Ter Braak, C.J.F., 1986. Canonical correspondence analysis: a new eigenvector technique for multivariate direct gradient analysis. *Ecology*, **67** : 1167-1179.
- Ter Braak, C.J.F., 1987. The analysis of vegetation-environment relationships by canonical correspondence analysis. *Vegetatio*, **69** : 69-77.
- Ter Braak, C.J.F., 1988a. Partial canonical correspondence analysis. In : Bock, H.H. (ed) *Classification and related methods of data analysis*, North Holland Press, Amsterdam. p.551-558.
- Ter Braak, C.J.F., 1988b. CANOCO - a FORTRAN program for canonical community ordination by [partial] [detrended] [canonical] correspondence analysis, principal components analysis and redundancy analysis (version 2.1). Report LWA-88-02., Agricultural Mathematics Group, Wageningen, 95p.
- Ter Braak, C.J.F., 1990. Update notes : CANOCO version 3.1, Agricultural Mathematics Group, Wageningen, 35p.
- Ter Braak, C.J.F., 1995. Ordination. In : Jongman, R.H.G., C.J.F. Ter Braak & O.F.R. van Tongeren (eds), *Data analysis in community and landscape ecology*, Cambridge University Press, Cambridge, 91-173.
- Ter Braak, C.J.F. & Prentice, I.C., 1988. A theory of gradient analysis. *Adv. Ecol. Res.*, **18** : 271-317.
- Ter Braak, C.J.F. & Verdonschot, P.F.M., 1995. Canonical correspondence analysis and related multivariate methods in aquatic ecology. *Aquatic Sciences*, **57** : 255-289.

- Thiébaud, E.**, 1994. *Dynamique du recrutement et dispersion larvaire de deux Annélides Polychètes Owenia fusiformis et Pectinaria koreni en régime mégatidal (baie de Seine orientale, Manche)*. Thèse de Doctorat, Université de Paris VI, 152p.
- Thiébaud, E., Dauvin, J.-C. & Lagadeuc, Y.**, 1992. Transport of *Owenia fusiformis* larvae (Annelida : polychaeta) in the Bay of Seine. I. Vertical distribution in relation to water column stratification and ontogenetic vertical migration. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **80** : 29-39.
- Thiébaud, E., Dauvin, J.-C. & Wang, Z.**, 1996. Tidal transport of *Pectinaria koreni* postlarvae (Annelida: Polychaeta) in the Bay of Seine (eastern English Channel). *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **138** : 63-70.
- Thioulouse, J., Chessel, D. & Champely, S.**, 1995. Multivariate analysis of spatial patterns : a unified approach to local and global structures. *Env. & Ecol. Stat.*, **2** : 1-14.
- Thorson, G.**, 1950. Reproductive and larval ecology of marine bottom invertebrates. *Biol. Rev.*, **25** : 1-45.
- Thorson, G.**, 1957. Bottom communities (sublittoral and shallow shelf). *Geol. Soc. Amer. Mem.*, **67** : 461-534.
- Thorson, G.**, 1966. Some factors influencing the recruitment and establishment of marine benthic communities. *Neth. J. Sea Res.*, **3** : 267-293.
- Thouzeau, G., Robert, G. & Ugarte, R.**, 1991. Faunal assemblages of benthic megainvertebrates inhabiting sea scallop grounds from eastern Georges Bank, in relation to environmental factors. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **74** : 83-89.
- Thrush, S.F., Hewitt, J.E., Pridmore, R.D. & Cummings, V.J.**, 1996. Adult/juvenile interactions of infaunal bivalves: contrasting outcomes in different habitats. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **132** : 83-92.
- Tokeshi, M.**, 1990. Niche apportionment or random assortment : species abundance patterns revisited. *J. Anim. Ecol.*, **59** : 1129-1146.
- Tokeshi, M.**, 1993. Species abundance patterns and community structure. *Adv. Ecol. Res.*, **24** : 111-186.
- Van den Wollenberg, A.L.**, 1977. Redundancy analysis. An alternative for canonical correlation analysis. *Psychometrika*, **42** : 207-219.
- Vanosmael, C., Willems, K.A., Claeys, D., Vincx, M. & Heip, C.**, 1982. Macrobenthos of a sublittoral sandbank in the Southern Bight of the North Sea. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, **62** : 521-534.

- Vanreusel, A.**, 1990. Ecology of the free-living marine nematodes from the Voordelta (Southern Bight of the North Sea). I. Species composition and structure of the nematode communities. *Cah. Biol. Mar.*, **31** : 439-462.
- Vanreusel, A.**, 1991. Ecology of the free-living marine nematodes from the Voordelta (Southern Bight of the North Sea). II. Habitat preferences of the dominant species. *Nematologica.*, **37** : 343-359.
- Vincx, M.**, 1986. *Free-living marine nematodes from the Southern Bight of the North Sea*. Ph.D. Thesis, State Univ. Gent, 289p.
- Vincx, M.**, 1989. Seasonal fluctuations and production of nematodes communities in the Belgian coastal zone of the North Sea. Verhandelingen van het symposium « Invertebraten van België » : 57-66.
- Vincx, M., Meire, P. & Heip, C.**, 1990. The distribution of Nematodes communities in the Southern Bight of the North Sea. *Cah. Biol. Mar.*, **31** : 107-129.
- Volckaert, F.**, 1987. Spatial pattern of soft-bottom Polychaeta off Nova Scotia, Canada. *Mar. Biol.*, **93** : 627-639.
- Volle, M.**, 1993. *Analyse des données*. 3ème édition, Economica, Paris, 323p.
- Von Bertalanffy, L.**, 1968. *Théorie générale des systèmes*. Dunod, Paris, 308p. (nouvelle édition 1993)
- Watzin, M.C.**, 1983. The effects of meiofauna on settling macrofauna: meiofauna may structure macrofaunal communities. *Oecologia (Berlin)*, **59** : 163-166.
- Watzin, M.C.**, 1986. Larval settlement into marine soft-sediment systems: interactions with the meiofauna. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, **98** : 65-113.
- Webb, D.G. & Montagna, P.A.**, 1993. Initial burial and subsequent degradation of sedimented phytoplankton: relative impact of macro- and meiobenthos. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, **166** : 151-163.
- Weitz, A., Bunte, D. & Herseman, H.**, 1993. Application of nested sampling technique to determine the scale of variation in soil physical and chemical properties. *Catena*, **20** : 21-28.
- Whitlatch, R.B. & Zajac, R.N.**, 1985. Biotic interactions among estuarine infaunal opportunistic species. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **21** : 299-311.
- Whittaker, R.H.**, 1967. Gradient analysis of vegetation. *Biological Reviews*, **49** : 207-264.
- Wiens, J.A.**, 1989a. *The ecology of birds communities*. Cambridge Univ. Press, Cambridge, vol.1 : 539p. + vol.2 : 316p.
- Wiens, J.A.**, 1989b. Spatial scaling in ecology. *Funct. Ecol.*, **3** : 385-397.

- Woodin, S.A.**, 1976. Adult-larval interactions in dense infaunal assemblages : patterns of abundance. *J. Mar. Res.*, **34** : 25-41.
- Woodin, S.A.**, 1986. Settlement of infauna: larval choice? *Bull. Mar. Sc.*, **39** : 401-407.
- Woodin, S.A.**, 1991. Recruitment of infauna: positive or negative cues? *Amer. Zool.*, **31** : 797-807.
- Woodin, S.A., Marinelli, R.L. & Lincoln, D.E.**, 1993. Allelochemical inhibition of recruitment in a sedimentary assemblage. *J. Chem. Ecol.*, **19** : 517-530.
- Young, C.M.**, 1989. Larval depletion by ascidians has little effect on settlement of epifauna. *Mar. Biol.*, **102** : 481-489.
- Young, D.K. & Rhoads, D.C.**, 1971. Animal-sediment relations in Cape Cod Bay, Massachusetts .I. A transect study. *Mar. Biol.*, **11** : 242-254.
- Zobrist, E.C. & Coull, B.C.**, 1992. Meiobenthic interactions with macrobenthic larvae and juveniles: an experimental assessment of the meiofaunal bottleneck. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **88** : 1-8.

ANNEXES

ANNEXE 1

Coordonnées des stations échantillonnées

	latitude	longitude	
Echelle 1			
station 5 = J	51°01'40	2°04'60	(coordonnées moyennes)

Echelle 2		
station 4	51°01'20	2°04'60
station 5	51°01'40	2°04'60
station 6	51°01'60	2°04'60
station 7	51°01'30	2°04'90
station 8	51°01'50	2°04'90
station 9	51°01'70	2°04'90
station 10	51°01'40	2°05'20
station 11	51°01'60	2°05'20

Echelle 3		
station A	51°00'50	1°57'30
station B	51°00'80	1°56'90
station C	51°00'60	1°59'90
station D	51°00'90	1°59'50
station E	51°01'20	1°59'20
station F	51°01'50	1°58'80
station G	51°00'80	2°02'40
station H	51°01'30	2°01'90
station I	51°01'90	2°01'20
station J	51°01'40	2°04'60
station K	51°01'80	2°04'10
station L	51°02'20	2°03'60
station M	51°01'70	2°07'00
station N	51°02'20	2°06'40
station O	51°02'60	2°05'90
station P	51°02'40	2°08'50

ANNEXE 2

Bibliographie Détermination de la faune

- Allen, J.A., 1967. *Crustacea: Euphausiacea and Decapoda with illustrated key to the British species*. The fauna of the Clyde Sea area, Scot. Mar. Biol. Assoc. Millport, 116p.
- Boer, T.W. de, 1984. The American jackknife clam *Ensis directus* (Conrad, 1843) in Europe. *Boll. Malacologico*, 20: 258-262.
- Chambers, S., 1985. Polychaetes from Scottish waters part 2: families Aphroditidae, Sigalionidae & Polyodontidae. *Royal Scottish Museum studies*, 38p.
- Connor O', B.D., 1987. The Glyceridae (Polychaete) of the North Atlantic and Mediterranean, with description of two new species. *J. Nat. Hist.*, 21: 167-189.
- Dauvin, J.-C., 1989. Sur la présence de *Spio decoratus* Bobretzky, 1871 en Manche et remarques sur *Spio martinensis* Mesnil, 1896 et *Spio filicornis* (O.F. Müller, 1776). *Cah. Biol. Mar.*, 30 : 167-180.
- Emig, C.C., 1979. *British and other Phoronids*. Synopses of the British fauna, 13, Academic Press, London, 57p.
- Eibye-Jacobsen, D., 1991. A revision of *Eumida* Malmgren, 1865 (Polychaete : Phyllodocidae). *Steenstrupia*, 17 : 81-140.
- Entrop, B., 1965. *Schelpen vinden en herkennen*. N.V.W.J. Thieme & Cie Zutphen, 320p.
- Fauchald, K., 1977. *The polychaete worms. Definition and keys to the orders, families and genera*, Science series 28, Nat. Hist. Mus. of Los Angeles County, 188p.
- Fauvel, P., 1923. *Polychètes errantes*. Faune de France, 5, 1- 488.
- Fauvel, P., 1927. *Polychètes sédentaires. addenda aux errantes, Archiannélides, Mysostomaires*. Faune de France, 16, 1-494.
- George, J.D. & Hartmann-Schröder, G., 1985. *Polychaetes: British Amphinomida, Sphinterida and Eunicida*. Synopses of the British Fauna, 32, Academic Press, London, 221p.
- Gibson, R., 1981. *British Nemertean*. Synopses of the British Fauna, 24, Academic Press, London, 212p.
- Glaçon, R., 1977. *Flore et Faune du littoral du Pa-de-Calais et de la Manche Orientale*. Doc. Station Marine de Wimereux, multigr., 51p.
- Graham, A., 1971. *British Prosobranch and other operculate gastropod Molluscs*. Synopses of the British fauna, 2, Academic Press, London, 112p.
- Hartmann-Schröder, G., 1971. *Die Tierwelt Deutschlands, 58, Annelida, Borstenwürmer, Polychaeta*. Veb. Gustav Fischer Verlag Jena, 154p.
- Hayward, P.J. & Ryland, J.S., 1990. *The Marine fauna of the British Isles and North-West Europe. vol 1: Introduction and Protozoans to Arthropods. vol2: Molluscs to Chordates*. Clarendon Press, Oxford, 16-14/ 996p.
- Holme, N.A., 1951. The identification of British species of the genus *Ensis*. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, 29: 639-647.

- Holthe, T., 1986. *Polychaeta Terebellomorpha*. Marine Invertebrate of Scandinavia, 7, Norwegian University Press, 194p.
- Ingle, R.W., 1983. *Shallow water crabs*. Synopses of the British fauna, 25, Academic Press, London, 206p.
- Jones, N.S., 1976. *British Cumaceans*. Synopses of the British fauna, 7, Academic Press, London, 66p.
- Lincoln, J.R., 1979. *British marine Amphipoda: Gammaridea*. British Museum ed. 658p.
- Luczak, C. & Dewarumez, J.-M., 1992. Note on the identification of *Ensis directus* (Conrad, 1843). *Cah. Biol. Mar.*, 33 : 515-518.
- Manuel, R.L., 1981. *British Anthozoa*. Synopses of the British fauna, 187, Academic Press, London, 241p.
- Naylor, E., 1972. *British marine Isopods*. Synopses of the British fauna, 3, Academic Press, London, 86p.
- Pleijel, F., 1988. Phyllodoce (Polychaeta, Phyllodocidae) from Northern Europe. *Zoologica Scripta*, 17 : 141-153.
- Pleijel, F. & Dales, R.P., 1991. *Polychaetes : British Phyllodoceans, Typhloscolecoideans and Tomopteroideans*. Synopses of the British Fauna, 45, U.S.B. Oegsteest, 202p.
- Rainer, S.F., 1984. *Nephtys pente* sp. nov. (Polychaeta, Nephtyidae) and a key to *Nephtys* from Northern Europe. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, 64: 899-907.
- Rainer, S.F., 1991. The genus *Nephtys* (Polychaete : Phyllodocida) of northern Europe : a review of species, including the description of *N. pulchra* sp. N. and a key to the Nephtyidae. *Helgol. Meeres.*, 45 : 65-96.
- Seaward, D.R. (ed.), 1982. *Sea area Atlas of the marine Molluscs of Britain and Ireland*. Nature Conservancy Council, 242p.
- Smaldon, G., 1979. *British coastal shrimps and prawns*. Synopses of the British Fauna, 15, Academic Press, London, 126p.
- Southward, E.C., 1972. *Keys for the identification of Echinodermata of the British Isles*. Marine Biological Association, 25p.
- Tattersall, W. & Tattersall, O., 1951. *The British Mysidacea*. Roy. Society, London, 460p.
- Tebble, N., 1966. *British Bivalve Seashells. A Handbook for identification*. British Museum ed., 212p.
- Tebble, N. & Chambers, S., 1983. *Polychaetes from Scottish waters. A guide to identification. part 1: family Polynoidae*. Royal Scottish Museum seriesq, 73p.
- Udekem d'Acoz, C. d' & Rappé, G., 1991. Présence et abondance de *Liocarcinus vernalis* (Risso, 1816) dans la baie sud de la Mer du Nord (Decapoda, Brachyura, Portunidae). *Crustaceana*, 61 : 95-99.
- Warren, L.M., 1976. A review of the genus *Capitella* (Polychaeta Capitellidae). *J. Zool. Lond.*, 180 : 195-209.

ANNEXE 3

**Simple standard procedure for the routine determination of organic matter
in marine sediment**

Christophe Luczak, Marie-Andrée Janquin & Alain Kupka

Hydrobiologia, sous presse

Simple standard procedure for the routine determination of organic matter in marine sediment

Christophe Luczak(*), Marie-Andrée Janquin & Alain Kupka

Station Marine, Université des Sciences et Technologies de Lille

U.R.A. - CNRS 1363

B.P. 80, 62930 Wimereux, France

**Keywords :sediments ; method ; organic matter ; difference-on-ignition ; weight ;
temperature ; time**

ABSTRACT

For the routine determination of organic matter in marine sediment, a rough estimate is often obtained by measuring the loss of weight on ignition (Difference-On-Ignition method : D.O.I.). This D.O.I. is to be used in ecological studies where organic material in sediment is used as an environmental parameter among others. A review of papers using this method showed a great variability within parameters used. These parameters are generally used without accurate justification. We propose a simple standard procedure based on grain-size fraction of sediment to determine optimal temperature and time of ignition, and to check up on the influence of sample weight on the method. The methodology proposed will give a similar accuracy in measurements of organic matter using the loss of weight on ignition method in marine sediments. Comparisons between ecological studies will become possible and reliable.

Weight (g)	Temperature (°C)	Time (hours)	Reference
2	480	4	Diaz Castaneda, 1989
-	480	5	Cocito <i>et al.</i> , 1990
-	550	1	Buhl-Mortensen & Hoisaeter, 1993
--	100 to 800 (step 50)	16	Kristensen & Andersen, 1987
2	100 to 800 (step 100)	4	Mook & Hoskin, 1982
2	550	1 to 8 (step 1)	Mook & Hoskin, 1982
-	500	at least 4	Hirota & Szyper, 1975
-	200 to 1600 (step 100)	24?	Froelich, 1980
-	475-500	4-6	Byers <i>et al.</i> , 1978
-	600	-	Buchanan, 1984
-	450	10	Hily, 1987

Table 1 : Review of parameters used by various authors in loss of weight on ignition method to determine organic matter content in sediment.

INTRODUCTION

The organic content of sediments is of primary importance in studies of benthic ecosystems. It is often considered as an important trophic source for the benthos (Cocito *et al.*, 1990), and organic enrichment, both natural and anthropogenic, is one of the most common forms of disturbance in the benthos (Weston, 1990; Gee *et al.*, 1985).

There are two commonly used methods for determination of organic matter in sediment (Buchanan, 1984) :

- 1.- for an accurate determination, the organic nitrogen and organic carbon is estimated.
- 2.- for the routine determination, a rough estimate may be obtained by measuring the loss of weight on ignition.

Even if the determination by elemental analysis is very accurate, the loss of weight on ignition is still largely used in benthic ecology (table 1) because this method gives a very quick and cheap estimation of organic matter contents in sediment.

The first method has been largely documented (Cauwet, 1975; Krintensen & Andersen, 1987; Telek & Marshall, 1974; Hedges & Stern, 1984; Hirota & Szyper, 1976; Froelich, 1980; Byers *et al.*, 1978). The second one has been a standard procedure for a number of years in many marine ecological studies. However few studies documented accurately this method (Mook & Hoskin, 1984). A review of papers using the loss on ignition method showed a great variability within the parameters used : sample weight, temperature of ignition, time of ignition (table 1). The lack of standard method leads to difficult comparisons between results. Moreover, no rigorous reasons and results to support the choices made are found in literature.

The purpose of this paper is to propose a fast simple standard procedure based on loss of weight on ignition for a routine determination of organic matter in marine sediment. This method is only to be used in ecological studies where organic material content in the sediment is needed as an environmental parameter among others. In a lot of ecological studies of macrobenthic communities, only an order of magnitude of organic matter in sediment is needed. Elemental analysis would be in these cases too long and expensive. The aim of the method is to find rigorously the approximate limit between organic and inorganic combustion. For a more accurate study on the organic content, the first method based on elemental analysis (*cf supra*) must be used.

MATERIALS & METHODS

The material used for this study was sediment samples taken at several locations on the French coast in the Southern Bight of the North Sea, in the *Abra alba* muddy fine sand community. The different grain-size fractions were first determined for each sample.

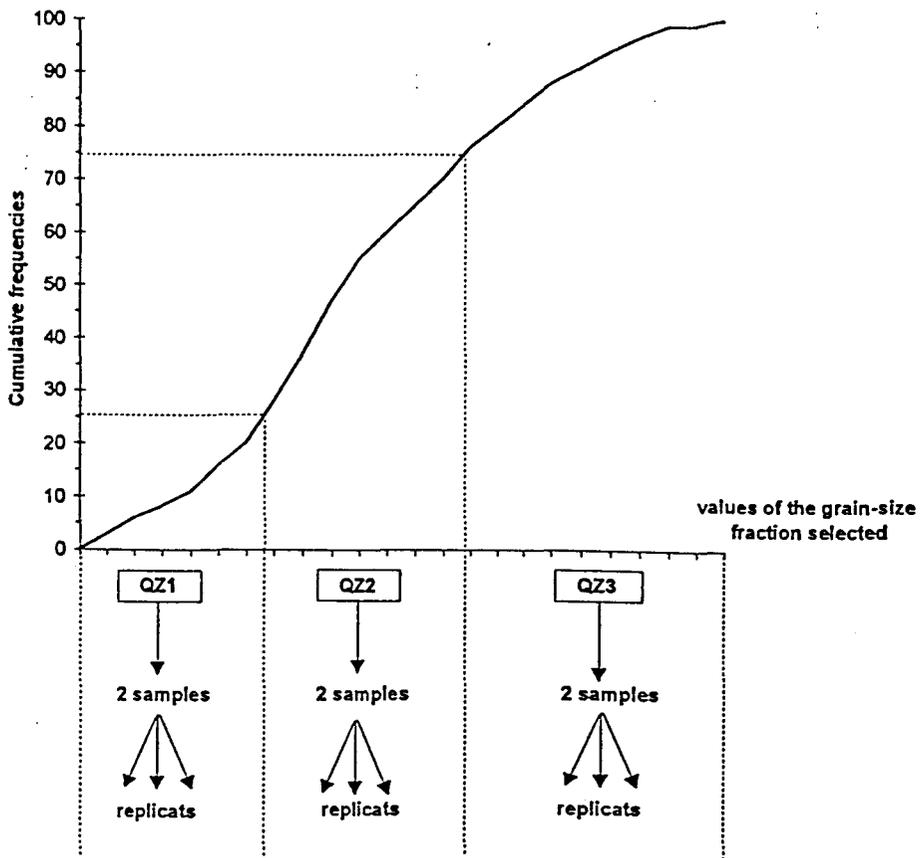


Figure 1 : Scheme of the selection of samples.

The first step was to select samples corresponding to different range of values of the grain-size fraction that most discriminate the samples. This can be achieved e.g. with Principal Component Analysis. In our case, silt content was the most discriminant grain-size fraction. Upper limit for the silt class is 0.05 mm following Larsson (1977). Cumulative frequencies distribution of the values of silt content was then plot with all samples, first and third quartiles were determined and 2 samples were randomly taken within each interval ("quartile zone") e.g. before quartile 1 (QZ1 : <25%), between quartile 1 and 3 (QZ2 : 25-75%), and over quartile 3 (QZ3 : >75%) (figure 1).

The second step was to determine optimal temperature, time and weight influence in the Difference-On-Ignition method (D.O.I.). 3 replicates were then taken in each of the samples selected.

1.- Determination of optimal temperature of ignition

3 replicates were taken in each sample for each ignition. As we had no knowledge yet on weight influence and time of ignition, we used 2g of sediment (Mook & Hoskin, 1982) and 4 hours of ignition (Kristensen & Andersen, 1987; Mook & Hoskin, 1982).

Sediment was first dried at 50°C until constant weight was obtained. Sediment samples were then placed in crucibles, weighed and ignited at 300, 400, 450, 500, 550, 600, 650, 700 and 800 °C in a muffle furnace (Thermolyne model 62700; precision $\pm 0.25\%$). This range of temperature was chosen because all results found in literature fall between 300 and 800°C, and more accurately between 400 and 700°C. We did not take into account the loss on ignition (L.O.I) peak found at 150-300°C which is due to combustion of an easily combustible pool and evaporation of volatile low molecular compounds (Kristensen & Andersen, 1987)..

Percentage weight loss was calculated for each replicate. Due to variable temperature steps, the weight losses at each interval are given as % loss on ignition (%L.O.I.°C⁻¹) (Kristensen & Andersen, 1987).

2.- Determination of optimal time of ignition

We used the same procedure as the determination of optimal temperature of combustion with the temperature of ignition previously determined. Sediment samples (3 replicates per sample) were also placed in crucibles and ignited for periods of 1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8, 9 and 10 hours.

3.- Influence of sample weight on D.O.I.

The influence of sample weight on D.O.I. method has never been studied yet. Table 1 indicates that very few studies precise the weight of sediment used. For this purpose 2, 4, 6, 8

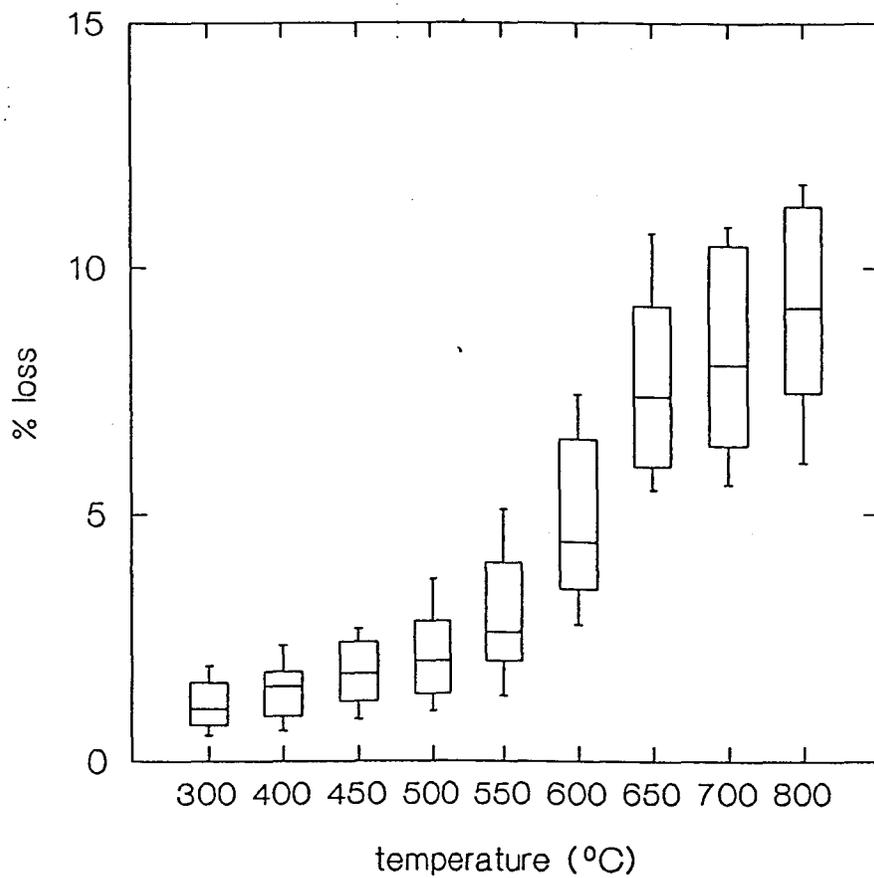


Figure 2 : Box plot of the percentage loss of weight of all the sediment samples ignited at various temperatures (n=18 samples at each temperature). The box represents the middle 50% of the series. The median is indicated by the horizontal line through the box. The ends of the box are the twenty-fifth and seventy-fifth percentiles. The error bars indicate the tenth and the ninetieth percentiles of data.

and 10g of sediment were placed in crucibles and ignited for the period and temperature previously determined. 1 replicate per sample was used for each ignition.

Percentage weight loss was calculated for each sample. The weight losses at each interval are given as % loss on ignition (%L.O.I.).

All weighing was performed using a Sartorius balance model R 160 P (precision \pm 0.01mg).

Statistical analysis

In each of the 3 steps, Kruskal-Wallis one way analysis of variance was used to compare weight losses in all replicates and in each quartile zone. When the null hypothesis was rejected, we used a multiple comparison test : the Dunn's test (Zar, 1984), to detect significant difference between samples

RESULTS

1.- Determination of optimal temperature of ignition

The weight losses between temperature were significantly different when all replicates are pooled ($P < 0.001$) (figure 2) and in each quartile zone (QZ1, QZ2 & QZ3, $P < 0.001$) (figure 3). The Dunn's test showed that the weight losses increase was significant above 500-550°C.

L.O.I temperature scan from 300 to 800°C showed a clear unimodal peak in every quartile zone (figure 4). The separation between organic and inorganic matter occurs at 500-550°C. This result confirmed the previous statistical tests. However a weak peak was also visible between 400 and 500°C. It represented the refractory organic matter pool following Kristensen & Andersen (1987).

We therefore choose 500°C as ignition temperature.

2.- Determination of optimal time of ignition

Because of a great range in weight losses between the different quartiles zones, the Kruskal-Wallis test on all replicates was not significant. The analysis in each quartile zone was however more informative. Weight losses at different times was statistically significant in QZ1 ($p < 0.02$) (figure 5a), in QZ2 ($p < 0.01$) (figure 5b) and in QZ3 ($p < 0.05$) (figure 5c). Weight losses significantly increased (Dunn's test, $p < 0.05$) until 4 hours. The weight loss was then stable until 6 hours in all cases. At 7 hours and above, fluctuations are more important in each quartile zone. This is illustrated in L.O.I. time scan from 1 hour to 10 hours. (figure 6).

Fluctuations over 7 hours might be due to ignition of other factors beside those due to combustion of organic materials. Following these results, 6 hours of ignition seems to be a

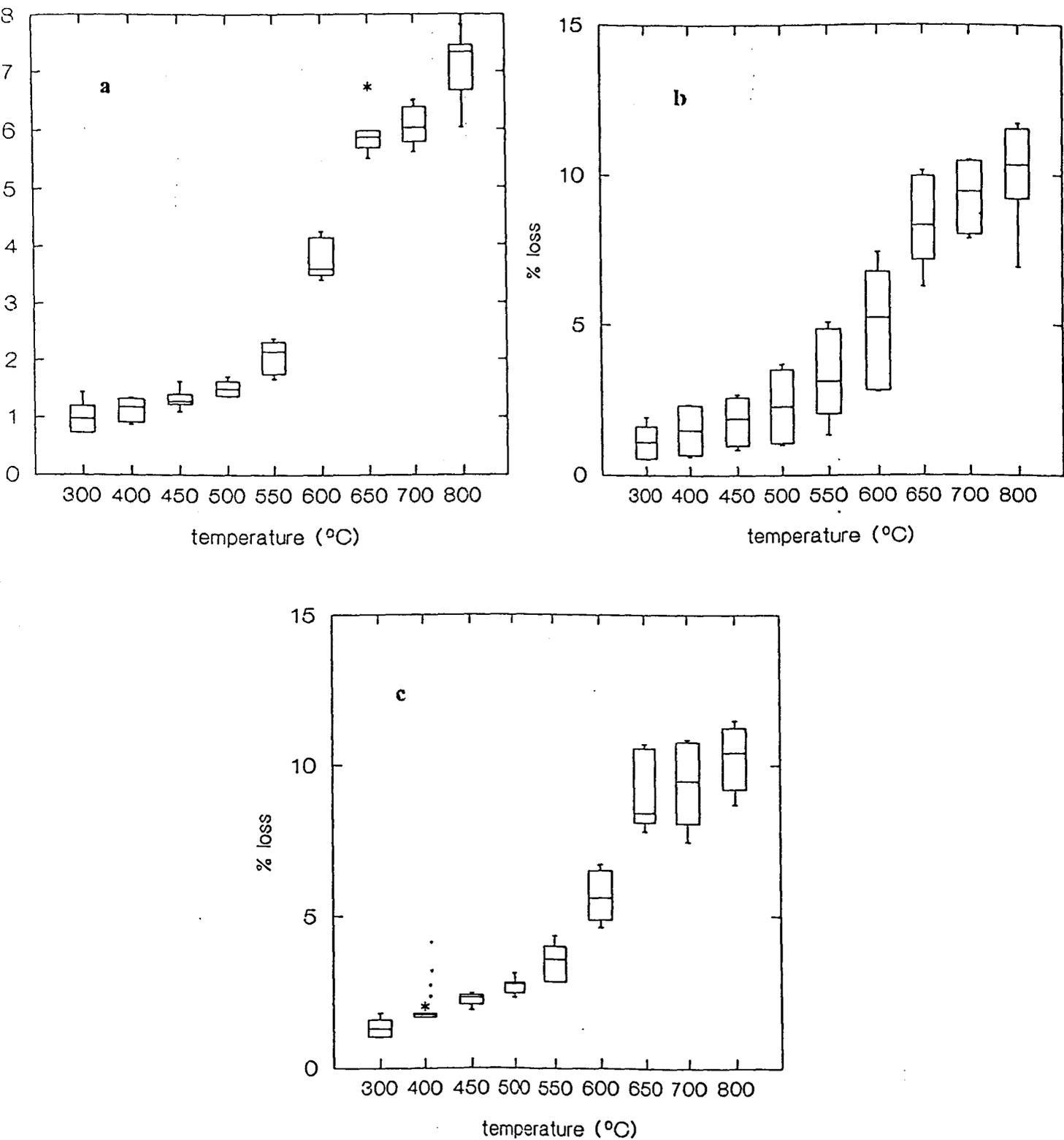


Figure 3: Box plots of the percentage loss of weight of sediment ignited at various temperature in

- a- Quartile zone 1 (n=6 samples at each temperature)
- b- Quartile zone 2 (n=6 samples at each temperature)
- c- Quartile zone 3 (n=6 samples at each temperature)

The box represents the middle 50% of the series. The median is indicated by the horizontal line through the box. The ends of the box are the twenty-fifth and seventy-fifth percentiles. The error bars indicate the tenth and the ninetieth percentiles of data. Extreme values are shown as stars.

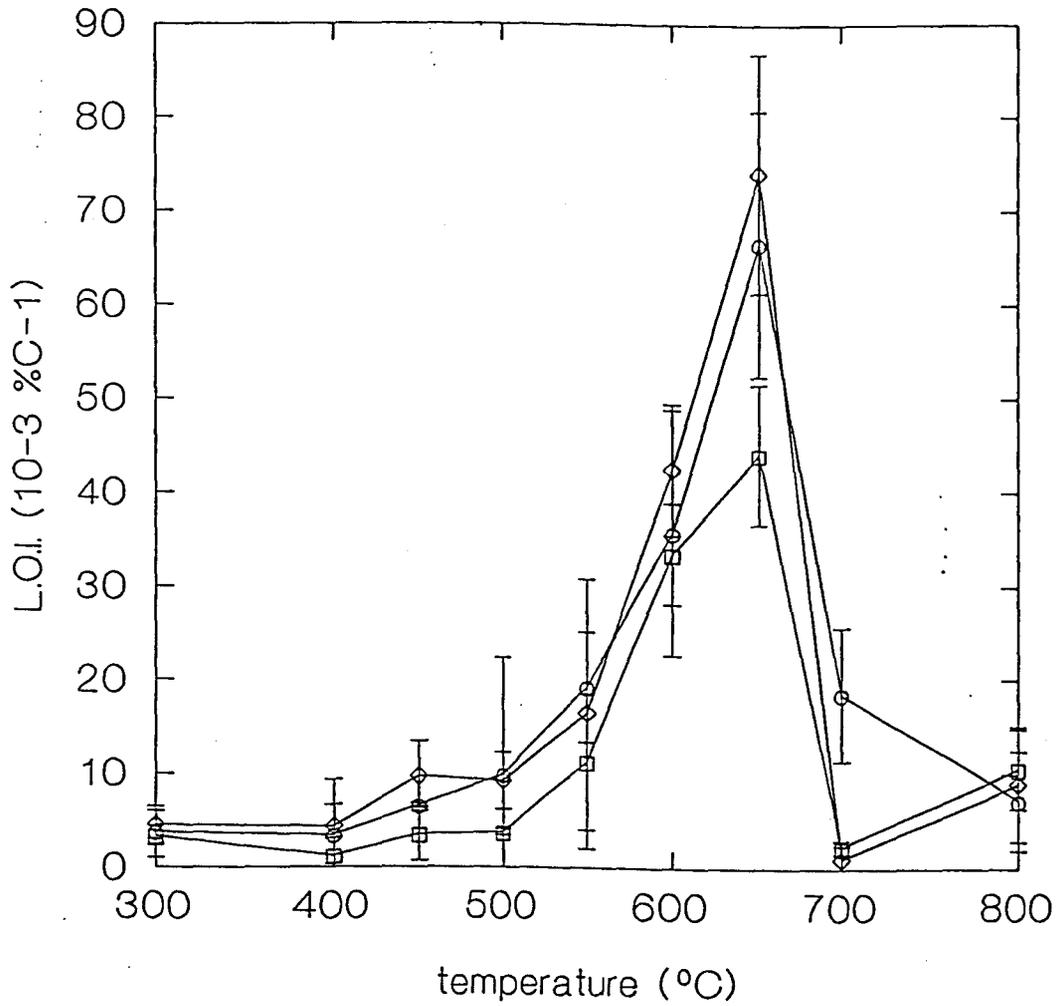


Figure 4 : L.O.I. temperature scan from 300 to 800°C on sediment samples (n=6 samples per quartile zone at each temperature) in QZ1 (open squares), QZ2 (open circles) and QZ3 (open rhombs). Vertical bars represent $\pm 1SD$. The values are given as % L.O.I. $^{\circ}C^{-1}$ of initial dry weight.

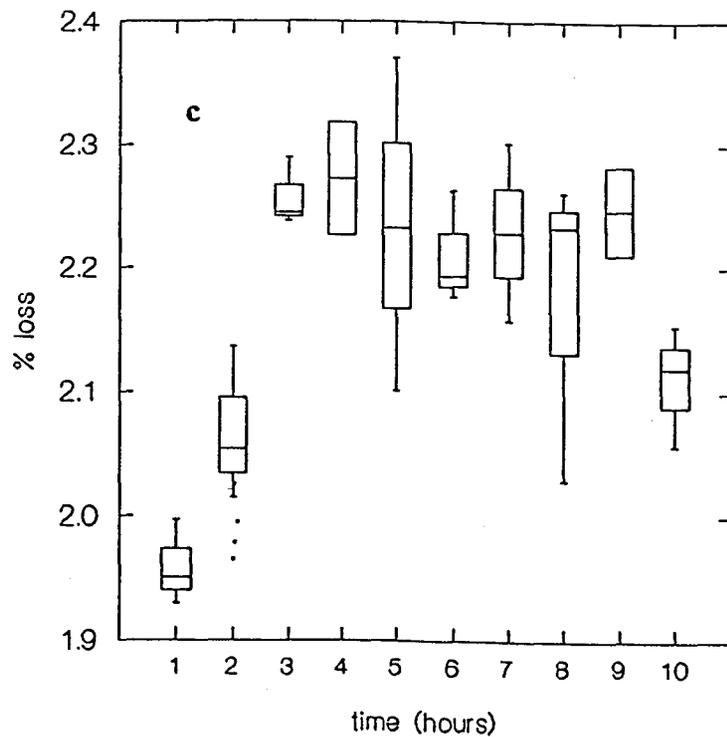
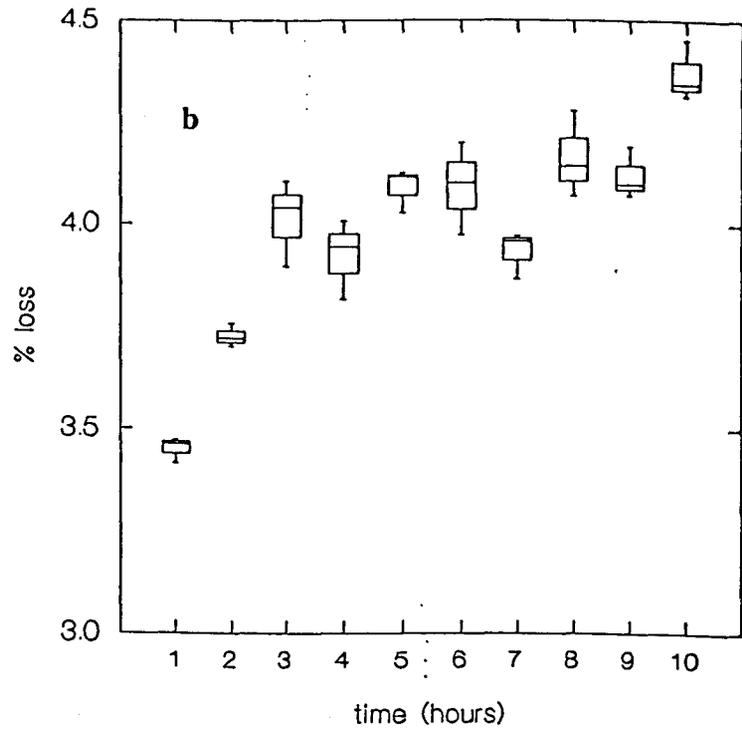
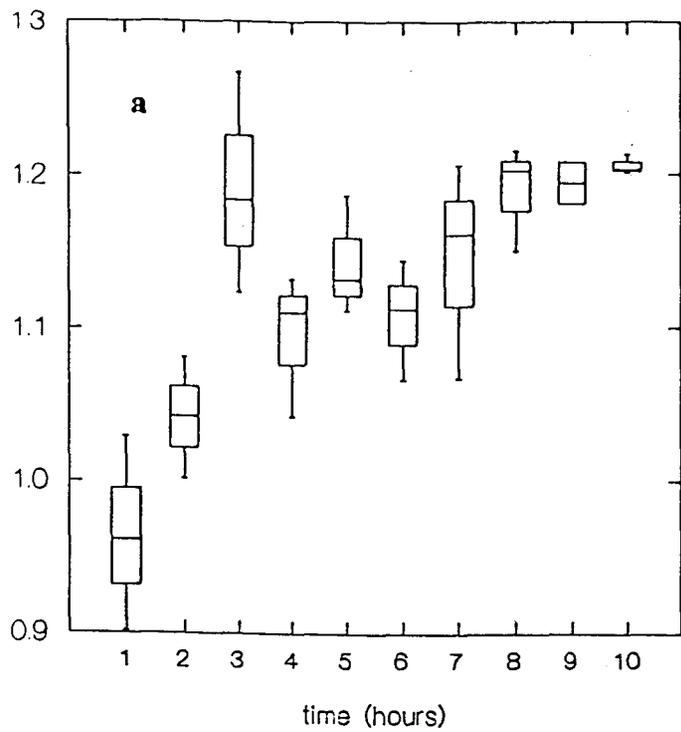


Figure 5 : Box plot of the percentage loss of weight of sediment ignited at various time (at 500°C).

- a- Quartile zone 1 (n=6 samples at each time)
- b- Quartile zone 2 (n=6 samples at each time)
- c- Quartile zone 3 (n=6 samples at each time)

The box represents the middle 50% of the series. The median is indicated by the horizontal line through the box. The ends of the box are the twenty-fifth and seventy-fifth percentiles. The error bars indicate the tenth and the ninetieth percentiles of data. Extreme values are shown as stars.

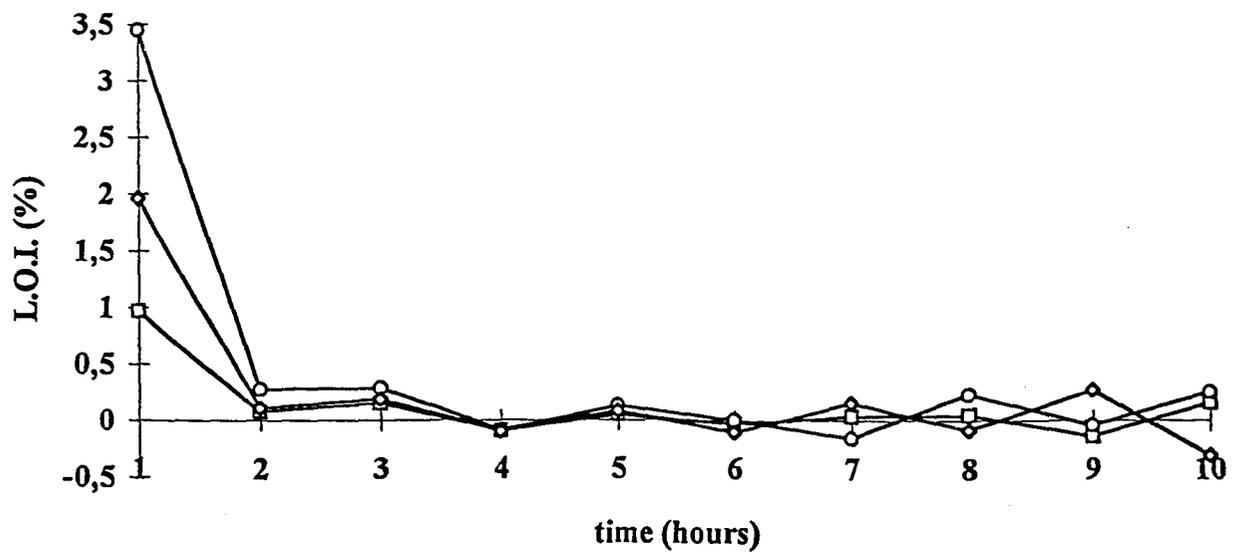


Figure 6 : L.O.I. time scan from 1 to 10 hours on sediment samples (n=6 samples per quatile zone at each time) in : QZ1 (open squares), QZ2 (open circles) and QZ3 (open rhombs). The values are given as %L.O.I. of initial dry weight.

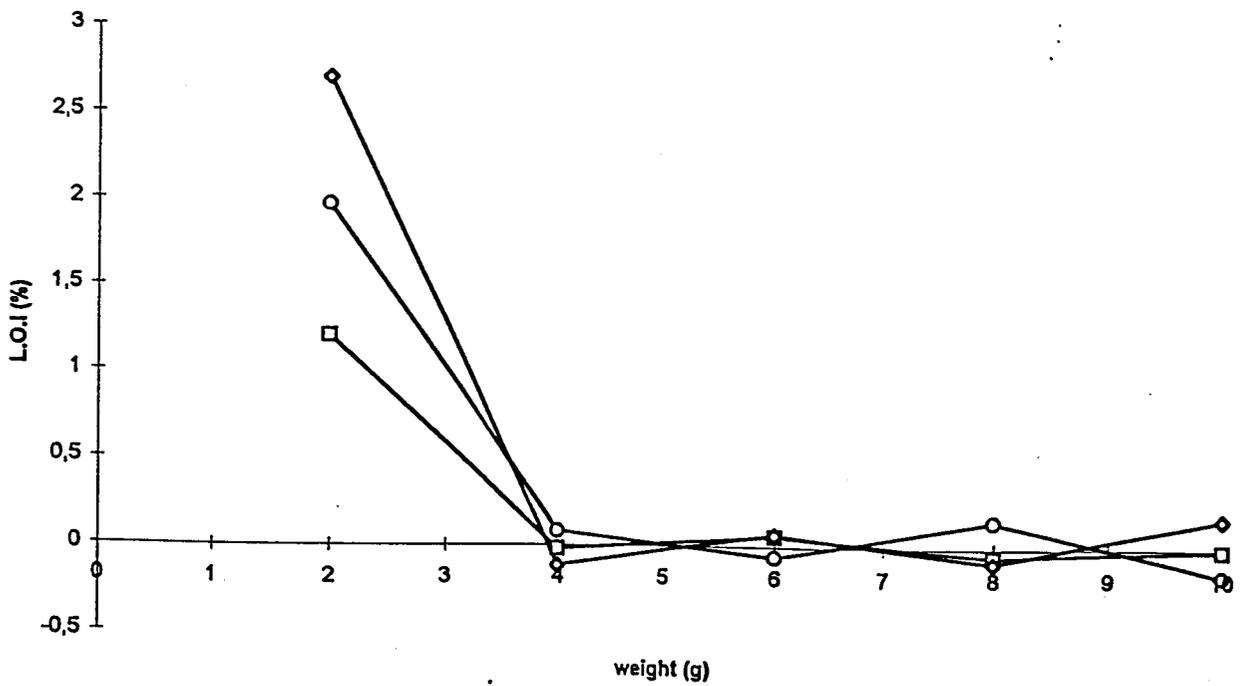


Figure 7 : L.O.I. weight scan from 2 to 10g. on sediment samples (n=1 sample per quartile zone at each weight) in QQ1 (open squares), QQ2 (open circles) and QQ3 (open rhombs). The values are given as %L.O.I. of initial dry weight.

good compromise for complete combustion of organic matter without important interference with other factors (i.e. inorganic matter).

3.- Influence of sample weight on D.O.I.

There is no significant influence of initial sediment sample weight on weight loss by ignition. The L.O.I weight scan from 2 to 10g (figure 7) shows an immediate stabilisation of the weight losses in each quartile zone. We can then use 2g of sediment sample in the D.O.I method, the same weight used by Mook & Hoskin (1982).

DISCUSSION

We found that an ignition of 2g sediment sample at 500°C during 6 hours is the best way to estimate organic matter in our samples by the D.O.I method. This result is in the range of those obtained in most studies published in term of temperature (table 1). Published results using this D.O.I method were however very different in terms of time of combustion used (table 1). The standard methodology proposed in this paper could then lead to a more objective determination of time of ignition. Sediment sample weight does not influence the losses on ignition with our samples.

The loss of $MgCO_3$ below 500°C (Hirota & Szyper, 1985) together with the incomplete combustion of organic matter (mainly organic carbon) at this temperature may be responsible for the slight overlap observed at 500-550°C in the L.O.I temperature scan (Kristensen & Andersen, 1987) (figure 4). A small amount of inorganic matter was lost and a small amount of organic matter was not combusted at 500°C. Errors will then counteract each other when using the D.O.I method at 500°C.

The D.O.I. method may suffer from the inability of precise separation of organic and inorganic matter (Froelich, 1980; Buchanan, 1984; Kristensen & Andersen, 1987). Even if this D.O.I method provide a rough estimate of the organic matter in sediment, it should be pointed out that this method should be mainly used to estimate an order of magnitude of an ecological parameter among others in ecological studies. However more accurate and reliable results could be obtained with the following cautions combined with our procedure :

Mook & Hoskin (1982) showed that the loss of structural water from clay minerals may become a significant source of error during combustion between 400 and 500°C. They found 20% loss of weight due to structural water in clays with a mud sample containing 83% clay. In the present study, clay content was low. Bias due to this factor was then neglected. If clay content is important, it should be worthwhile to estimate the weight losses due to this factor following the procedure described in Mook & Hoskin (1982) : before organic contents of sediments are determined by ignition, organics have to be digested from an aliquot of the

sediment samples (at least one per quartile zone in our methodology) and the organic-free sediment be ignited at the temperature at which organic determinations are to be made.

Hirota & Szyper (1975) showed experimentally that the loss of carbonate may cause serious errors unless the temperature of combustion is kept at or below 500°C. By keeping ignition temperature around this value up to 7 hours, there is a barely significant change in the CaCO₃ content of combusted samples. Above this temperature threshold of 500°C, losses of carbonate may become important. When CaCO₃ is high in sediments, loss of weight on ignition should be used with great care and the method should be checked by determining the loss of weight after baking prepared samples of pure CaCO₃ (following Hirota & Szyper, 1975). To obtain carbonate-free sediment, samples are sometimes treated with HCl before ignition : i.e. samples are treated with 0.25M HCl until no visible reaction occurred and dried at 50°C overnight (Buhl-Motensen & Hoisaeter, 1993) or sufficient 4N HCl is added to remove CaCO₃ (Schaff *et al.*, 1992). Byers *et al.*(1978) found, however, that these methods involving acidification and washing to remove carbonates are highly suspect . They mentioned Roberts *et al.*(1973) who found that acidification removed 9-44% of the organic carbon in natural carbonate sediment.

The selection of grain-size fraction that most discriminate the samples before running the method should lead to a better identification of the potential inaccuracies present in the measurement due to problems of e.g. clay or carbonate (e.g. important shells contents...)

These recommendations are particularly important when the difference-on-ignition method is used to separate organic and inorganic carbon before carbon and nitrogen analysis with i.e. a CHN-analyzer.

Finally, using the standard procedure proposed, this methodology should give a similar accuracy in measurement of organic matter in marine sediments by D.O.I method and then comparisons between ecological studies using this method will become possible and more reliable.

REFERENCES

- Buchanan, J.B., 1984. Sediment analysis. pp. 41-64 *in* Holme, N.A. & McIntyre, A.D., (eds), *Methods for the study of marine benthos* 2nd edition, Blackwell Scientific Publications, Oxford, 387pp.
- Buhl-Mortensen, L. & Høisaeter, T., 1993. Mollusc fauna along an offshore-fjord gradient. *Mar. Ecol. Progr Ser.* 97 : 209-224.
- Byers, S.C., Mills, E.L. & Stewart, P.L., 1978. A comparison of methods of determining organic carbon in marine sediments, with suggestions for a standard method. *Hydrobiologia* 58: 43-47.
- Cauwet, G., 1975. Optimisation d'une technique de dosage du carbone organique des sédiments. *Chem. Geol.* 16 : 59-63.
- Cocito, S., Fanucci, S., Niccolai, I., Morri, C. & Bianchi, C.N., 1990. Relationships between trophic organization of benthic communities and organic matter content in Tyrrhenian Sea sediments. *Hydrobiologia* 207 : 53-60.
- Froelich, P.N., 1980. Analysis of organic carbon in marine sediments. *Limnol. and Oceanogr.* 25 : 564-572.
- Gee, J.M., Warwick, R.M., Schaanning, M., Berge, J.A. & Ambrose, Jr, W.G., 1985. Effects of organic enrichment on meiofaunal abundance and community structure in sublittoral soft sediments. *J. exp. Mar. Biol. and Ecol.* 91 : 247-262.
- Hedges, J.I. & Stern, J.H. 1984 Carbon and nitrogen determinations of carbonate-containing solids. *Limnol. and Oceanogr.* 29 : 657-663.
- Hirota, J. & Szyper, J.P., 1976. Separation of total particulate carbon into inorganic and organic components. *Limnol. and Oceanogr.* 20 : 896-900.
- Kristensen, E & Andersen, F.O., 1987. Determination of organic carbon in marine sediments : a comparison of two CHN-analyzer methods *J. exp. Mar. Biol. and Ecol.* 109 : 15-23.
- Larsonneur, C., 1977. La cartographie des dépôts meubles sur le plateau continental français. Méthode mise au point et utilisée en Manche. *J. Rech. Océano.* 2 : 33-39.

Mook, D.H. & Hoskin, C.M., 1982. Organic determinations by ignition : caution advised. *Estuar. Coast. Shelf. Sci.* 15 : 697-699.

Roberts, A.A., Palacas, J.G. & Frost, I.C., 1973. Determination of organic carbon in modern carbonate sediments. *J. sediment. Petr.* 43 : 1157-1159.

Schaff, T., Levin, L., Blair, N., DeMaster, D., Pope, R. & Boehme, S., 1992. Spatial heterogeneity of benthos on the Carolina continental slope : large (100km)-scale variation. *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 88 : 143-160.

Telek, G. & Marshall, N., 1974. Using a CHN analyzer to reduce carbonate interference in particulate organic carbon analyses. *Mar. Biol.* 24 : 219-221.

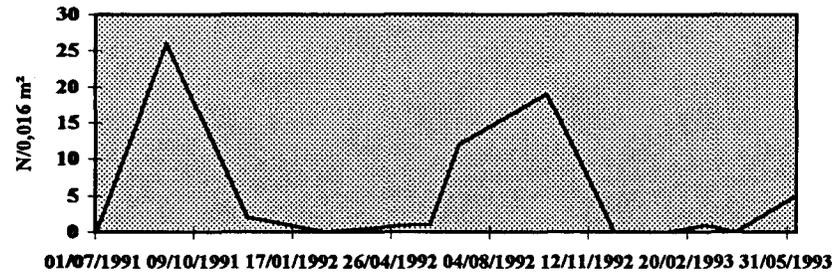
Weston, D.P., 1990. Quantitative examination of macrobenthic community changes along an organic enrichment gradient. *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 61 : 233-244.

Zar, J.H., 1984. *Biostatistical analysis*. 2nd edn, Prentice Hall, Englewood Cliffs, N.J., 718 pp.

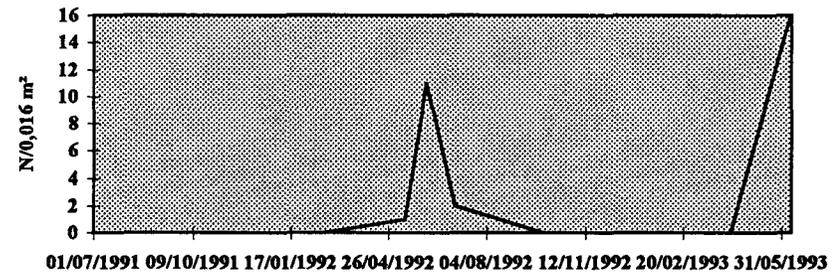
ANNEXE 4

**Evolution de la densité totale relevé par relevé des principaux taxa du méiobenthos temporaire
à l'échelle d'observation de 1 km².**

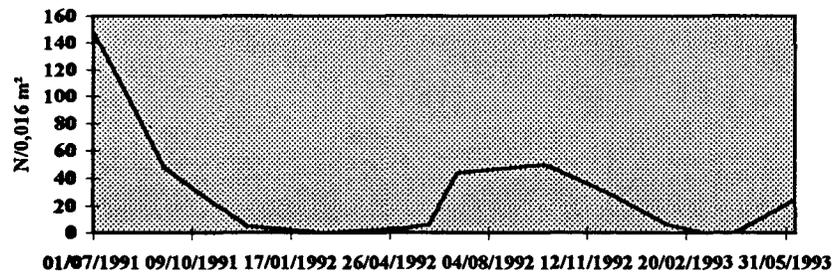
Spio sp.



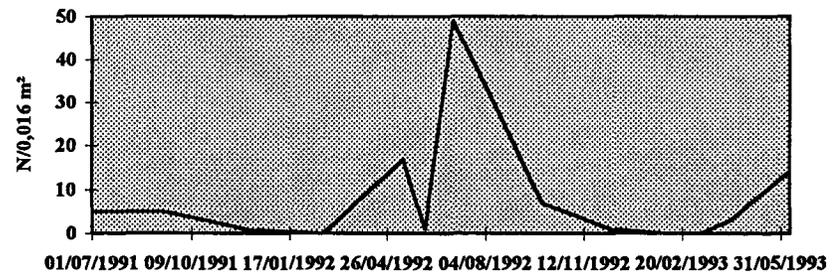
Phylloce sp.



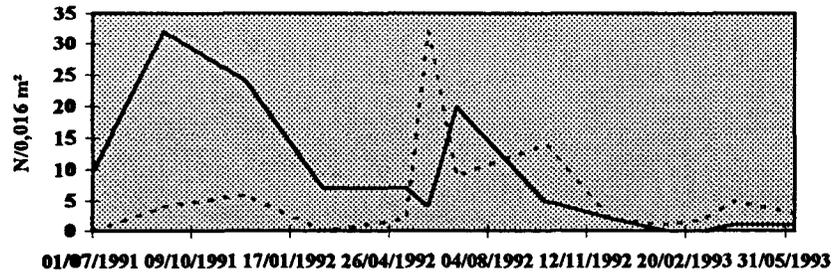
Eumida sp.



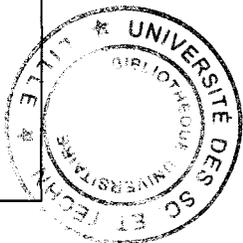
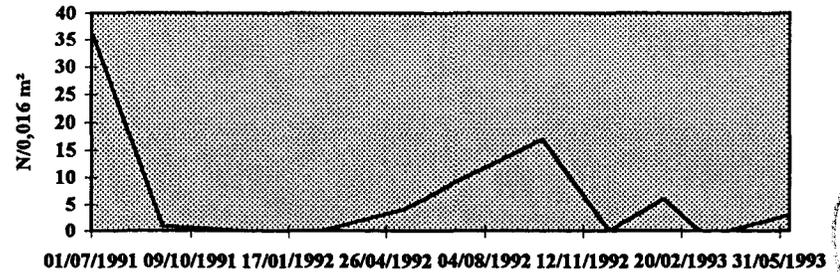
Lanice conchilega



Abra alba (—) et *Bivalves* ind. (---)

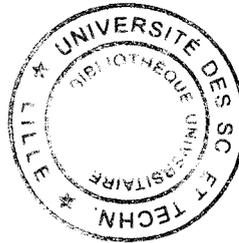


Gammaridea ind.



MACROBENTHOS			
abrév.	especies	abrév.	especies
AB AL	<i>Abra alba</i>	OW FU	<i>Owenia fusiformis</i>
AC BR	<i>Acrocrida brachiata</i>	PA BE	<i>Pagurus bernhardus</i>
AO PA	<i>Aonides paucibranchiata</i>	PA TY	<i>Pariambus typicus</i>
AR MA	<i>Arenicola marina</i>	PE KO	<i>Pectinaria koreni</i>
AT FA	<i>Atylus falcatus</i>	PH GR	<i>Phylodoce groenlandica</i>
AT SW	<i>Atylus swammerdami</i>	PH LO	<i>Phylodoce longipes</i>
AU ED	<i>Autolytus edwardsi</i>	PH MI	<i>Pholoe minuta</i>
BA EL	<i>Bathyporeia elegans</i>	PH MU	<i>Phylodoce mucosa</i>
BA GU	<i>Bathyporeia guilliamsonniana</i>	PH SP	<i>Phylodoce sp. "jeunes"</i>
BA PE	<i>Bathyporeia pelagica</i>	PO AR	<i>Pontocrates arenarius</i>
BA SP	<i>Bathyporeia sp.</i>	PS LO	<i>Pseudocuma longicornis</i>
BO SC	<i>Bodotria scorpioides</i>	SA TR	<i>Sagartia troglodytes</i>
CA CA	<i>Capitella capitata</i>	SC AR	<i>Scoloplos armiger</i>
CA MA	<i>Carcinus maenas</i>	SI MA	<i>Sigalion mathildae</i>
CA MI	<i>Capitomastus minimus</i>	SP BO	<i>Spiophanes bombyx</i>
CE SP	<i>Cerebratulus sp.</i>	SP FI	<i>Spio filicornis</i>
CH SE	<i>Chaetozone setosa</i>	SP MA	<i>Spio martinensis</i>
CO CA	<i>Corystes cassivelaunus</i>	SP SU	<i>Spisula subtruncata</i>
CO SE	<i>Corophium sextonae</i>	ST BO	<i>Stenelais boa</i>
CR CR	<i>Crangon crangon</i>	ST MA	<i>Sthenothoe marina</i>
CU LO	<i>Cumopsis longipes</i>	TE FA	<i>Tellina fabula</i>
CU PE	<i>Cultellus pellucidus</i>	TU PO	<i>Tubulanus polymorphus</i>
DI BR	<i>Diastylis bradyi</i>	UR PO	<i>Urothoe poseidonis</i>
EC CO	<i>Echinocardium cordatum</i>	VE PU	<i>Venerupis pullastra</i>

EN AR	<i>Ensis arcuatus</i>
EN DI	<i>Ensis directus</i>
ET LO	<i>Eteone longa</i>
ET PI	<i>Eteone picta</i>
EU LO	<i>Eunereis longissima</i>
EU SA	<i>Eumida sanguinea</i>
GA SI	<i>Gastrosaccus spinifer</i>
GL AL	<i>Glycera alba</i>
GO BO	<i>Goniadella bobretzkii</i>
HA GL	<i>Harmothoe glabra</i>
HA LU	<i>Harmothoe lunulata</i>
HE FI	<i>Heteromastus filiformis</i>
ID LI	<i>Idotea linearis</i>
KE CI	<i>Kefersteinia cirrata</i>
LA CO	<i>Lanice conchilega</i>
LE IN	<i>Leucothoe incisa</i>
LI AR	<i>Liocarcinus arcuatus</i>
LI BI	<i>Lineus bilineatus</i>
LI HO	<i>Liocarcinus holsatus</i>
LI SP	<i>Liocarcinus sp. "post larvae"</i>
LO FL	<i>Laomedea flexuosa</i>
LU AL	<i>Lunatia alderi</i>
MA BA	<i>Macoma balthica</i>
MA MI	<i>Magelona mirabilis</i>
ME FR	<i>Mediomastus fragilis</i>
ME OB	<i>Melita obtusata</i>
MI MA	<i>Microtopopus maculatus</i>
MO FE	<i>Montacuta ferruginosa</i>
MY BI	<i>Mysella bidentata</i>
NA RE	<i>Hinia reticulata</i>
NE AS	<i>Nephtys assimilis</i>
NE BO	<i>Nerine bonnieri</i>
NE CA	<i>Nephtys caeca</i>
NE CI	<i>Nephtys cirrosa</i>
NE HO	<i>Nephtys hombergii</i>
NE LO	<i>Nephtys longosetosa</i>
NE SP	<i>Nephtys sp. "jeune"</i>
NO LA	<i>Notomastus latericeus</i>
OP AL	<i>Ophiura albida</i>
OP BO	<i>Ophelia borealis</i>
OP SP	<i>Ophiura sp. "jeunes"</i>
OP TE	<i>Ophiura texturata</i>



MEIOBENTHOS	
abrév.	taxa
AB AL	<i>Abra alba</i>
AT SP	<i>Atylus sp.</i>
BI SP	<i>Bivalves ind.</i>
CA SP	<i>Capitellidae indéterminé</i>
CH SE	<i>Chaetozone setosa</i>
CU SP	<i>Cumacés indéterminés</i>
EN SP	<i>Ensis sp.</i>
ET SP	<i>Eteone sp.</i>
EU SP	<i>Eumida sp.</i>
GA SP	<i>Gammaridea indéterminé</i>
GL SP	<i>Glyceridae indéterminé</i>
HA SP	<i>Harmothoe sp.</i>
LA CO	<i>Lanice conchilega</i>
LE SP	<i>Leucothoe sp.</i>
LU SP	<i>Lunatia sp.</i>
MA BA	<i>Macoma balthica</i>
MA MI	<i>Magelona mirabilis</i>
NP SP	<i>Nephtys sp.</i>
NE SP	<i>Nereis sp.</i>
PE KO	<i>Pectinaria koreni</i>
PH MI	<i>Pholoe minuta</i>
PH SP	<i>Phyllodocidae indéterminé</i>
PO SP	<i>Polychète indéterminé</i>
PY SP	<i>Phylodoce sp.</i>
SC AR	<i>Scoloplos armiger</i>
SH SP	<i>Sphaeromatidae ind.</i>
SI SP	<i>Spionidae indéterminé</i>
SO SP	<i>Spio sp.</i>
SP BO	<i>Spiophanes bombyx</i>
SP SP	<i>Spisula sp.</i>
TU PO	<i>Tubulanus polymorphus</i>
UR SP	<i>Urothoe sp.</i>
VE SP	<i>Veneridae indéterminé</i>

GRPES TROPHIQUES	
abrév.	groupe
C	carnivores
DS	dépositores de surface
DSS	dépositores de sub-surface
M	mixtes
N	nécrophages
O	omnivores
S	suspensivores

"ENVIRONNEMENT"	
GRAV	Graviers
SAG	sables grossiers
SAM	sables moyens
SAF	sables fins
SAB	sablons
PEL	pelites
MATOR	matière organique
NEM	nématodes