

**N° d'ordre: 3160**

**THESE de DOCTORAT de l'UNIVERSITE des SCIENCES et  
TECHNOLOGIES de LILLE**

**Biodiversité et Ecosystèmes Fossiles et Actuels**  
Spécialité  
**Océanologie Biologique**

Présentée par

**Konstantinos S. Ghertsos**

**Pour obtenir le titre de Docteur de l'Université de Lille I**

Sujet de la thèse :

**Structure spatio-temporelle des peuplements macrobenthiques de la baie de  
Seine à plusieurs échelles d'observation**

Soutenance le 02 décembre 2002

Devant le jury composé de :

M. Peter HERMAN	(Rapporteur)
M. Frédéric IBÁÑEZ	(Rapporteur)
M. Alain MENESGUEN	(Examineur)
M. Christophe LUCZAK	(Examineur)
M. Jean-Claude DAUVIN	(Président et directeur de thèse)

## SOMMAIRE

<b>1. INTRODUCTION.....</b>	<b>1</b>
1.1 Philosophie de base sur le mémoire.....	1
1.2 Etat de l'art sur la zone d'étude.....	2
1.3 Techniques d'analyses.....	8
1.4 Objectifs.....	10
<b>2. METHODE &amp; MATERIELS.....</b>	<b>11</b>
2.1 Echantillonnage.....	11
2.2 Analyses spatialisées.....	12
2.3 Approche par probabilités Bayésiennes.....	13
2.4 Analyse de comparaison avec les paramètres de l'environnement.....	14
<b>3. LES CAMPAGNES BENTHOSEINE.....</b>	<b>15</b>
3.1 À propos de la maille de tamisage – Note.....	15
3.2 Abondances.....	28
3.3 Nombre d'espèces et diversité.....	29
3.4 Espèces dominantes.....	30
3.5 Répartition des dix espèces dominantes à chaque date.....	32
3.5.1 Bancs d' <i>Ophiothrix fragilis</i> .....	32
3.5.2 Espèces typiques du peuplement à <i>Abra alba</i> - <i>Pectinaria koreni</i> .....	33
3.5.3 Espèces typiques des zones pauvres du large.....	35
3.6 Biomasses totales.....	36
<b>4. STRUCTURATION SPATIALE A DIFFERENTES ECHELLES.....</b>	<b>38</b>
<b>Manuscrit II</b> The importance of spatial scale of analysis in coastal benthic ecology: Example from the bay of Seine (Eastern English Channel).	

<b>5. CARTOGRAPHIE ET INFLUENCE DE L'ENVIRONNEMENT.....</b>	<b>65</b>
5.1 <b>Manuscrit III</b> Influence of spatial extent of study in the determination of environment-macrobenthos relationships: Example from the bay of Seine (Eastern English Channel).....	65
5.2 Bionomie.....	95
5.3 Image de synthèse.....	101
5.4 Variations saisonnières.....	104
<b>6. DISCUSSION.....</b>	<b>106</b>
6.1 Le contexte méthodologique.....	107
6.2 Le contexte environnemental.....	110
6.3 Le contexte exploratoire.....	113
6.4 Perspectives.....	118
<b>7. BIBLIOGRAPHIE.....</b>	<b>120</b>
<b>ANNEXES.....</b>	<b>130</b>
A : Publication I Ghertsos, K. Luczak, C. Dewarumez, J.M. & Dauvin, J.C. (2000) Influence of spatial scales of observation on temporal change in diversity and trophic structure of fine sand communities from the English Channel and the southern North Sea. ICES Journal of Marine Science 57 : 1481-1487.....	131
B : Publication II Ghertsos, K. Luczak, C. & Dauvin, J.C. (2001) Identification of global and local components of spatial structure of marine benthic communities: example from the Bay of Seine (Eastern English Channel). Journal of Sea Research 45, pp. 63-77.....	138
C : Manuscrit I Dauvin, J.C. Gomez-Gestera J.-L. Gentil, F. Ghertsos, K. Ropert, M. Sylvand, B. and Thiébaud, E. Spatio-temporal changes of subtidal macrobenthic communities in the Bay of Veys (western Bay of Seine, English Channel) .....	153

## **1. INTRODUCTION**

## 1. INTRODUCTION

### 1.1 Philosophie de base sur le mémoire

Les recherches récentes sur le macrobenthos ont montré l'importance des échelles d'observation dans la description de la structuration des communautés benthiques et la connaissance de la distribution spatiale (cartographie) des populations d'invertébrés marins (Thrush, 1991 ; Luczak, 1996, 1999 ; Constable, 1999 ; Ghertsos et al., 2000, voir publication I en annexe). De nombreuses études n'ont pas abouti à des résultats probants, car elles n'ont pas tenu compte des différences entre échelle d'observation et échelle du phénomène étudié. Ce problème d'échelle d'observation est de plus en plus reconnu comme un des principaux défis de l'écologie contemporaine (Wiens, 1989 ; Schneider et al., 1997 ; Edgar et al., 2002). Le développement de ce type de recherche a contraint les chercheurs à travailler à plusieurs échelles spatiales, depuis la microéchelle (Harvey & Bourget 1997 ; Cusson & Bourget, 1997) jusqu'à la mésoéchelle (exemples dans Craeymeersch, 1999 ; Wieking & Kroncke, 2001 ; Zuhlke et al., 2001; Kostylev et al., 2001 ; Statzner et al., 2001). Peu d'études quantitatives existent aux échelles spatiales supérieures ; ceci est vraisemblablement dû au coût important des études à grande échelle. Toutefois l'analyse de la structuration spatiale constitue la base de notre compréhension des échelles ou les individus sont en interactions entre eux mêmes et avec l'environnement (Underwood & Chapman, 1996). D'autres études similaires se concentrent sur les différentes méthodes d'échantillonnage telle que celle de Van der Meer (1997), qui a pour but d'aboutir à une description adéquate de la structuration spatiale. Dans un deuxième temps, une fois que la structuration spatiale est identifiée, il est nécessaire d'analyser les raisons pour lesquelles est observée cette structuration par rapport aux paramètres environnementaux en prenant en compte les facteurs biologiques. De même dans cette dernière étape, l'échelle d'observation jouera son rôle car c'est cela qui déterminera l'effet relatif de chaque paramètre dans la structuration spatiale obtenue. Ce fait souligne l'importance de l'étroite liaison qui devrait exister entre les objectifs d'une étude et l'échantillonnage (dont l'échelle spatiale et/ou l'échelle temporelle d'observation) pour les études de terrain. On s'appuiera alors des connaissances antérieures acquises sur le phénomène étudié. Si aucune étude n'existe, une recherche préliminaire servant de base pour des études suivantes devra être entreprise. Dans le cas où des études antérieures existent et ont déjà montré les particularités du site d'étude, une nouvelle stratégie d'étude

et d'échantillonnage devra tenir compte, par exemple, des surfaces relatives des différentes structures identifiées, des gradients sédimentaires ou thermiques observés.

## 1.2. Etat de l'art sur la zone d'étude

La Manche appartient à l'un des plus vastes plateaux continentaux, incluant des mers de régimes hydrodynamiques variés, depuis des zones de faible énergie de marée en Mer Celtique, dans la majeure partie de la Mer du Nord et en Baltique, jusqu'aux fortes énergies dynamiques qui affectent l'Iroise, la Manche elle-même, l'entrée de la Mer du Nord et de la Mer d'Irlande. Dans cet ensemble, elle constitue une zone de transit des eaux atlantiques vers la Mer du Nord à travers les détroits du Pas-de-Calais. Elle recueille des apports côtiers, parmi lesquels ceux de la Seine sont les plus importants. Zone clé du fonctionnement du plateau continental nord-ouest européen, elle constitue le meilleur terrain d'étude des particularités du régime mégatidal. Outre la grande amplitude des dénivellations de la surface libre, l'intensité de la circulation alternante de marée influe en effet sur le fonctionnement d'une telle mer dans toutes les composantes et à diverses échelles (Cabioch, 1986).

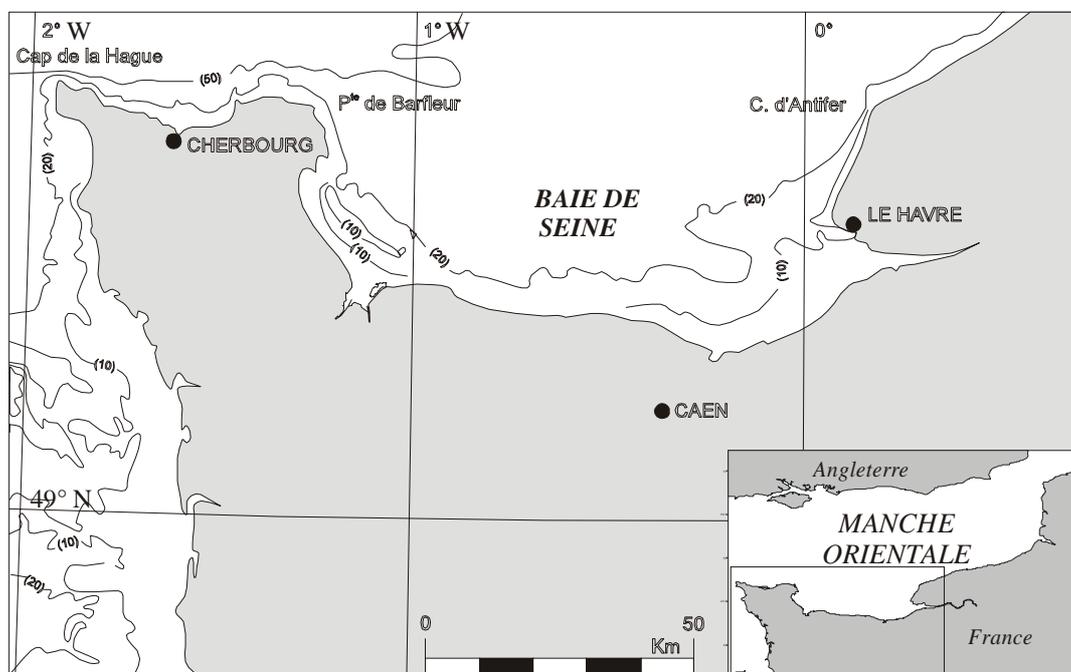
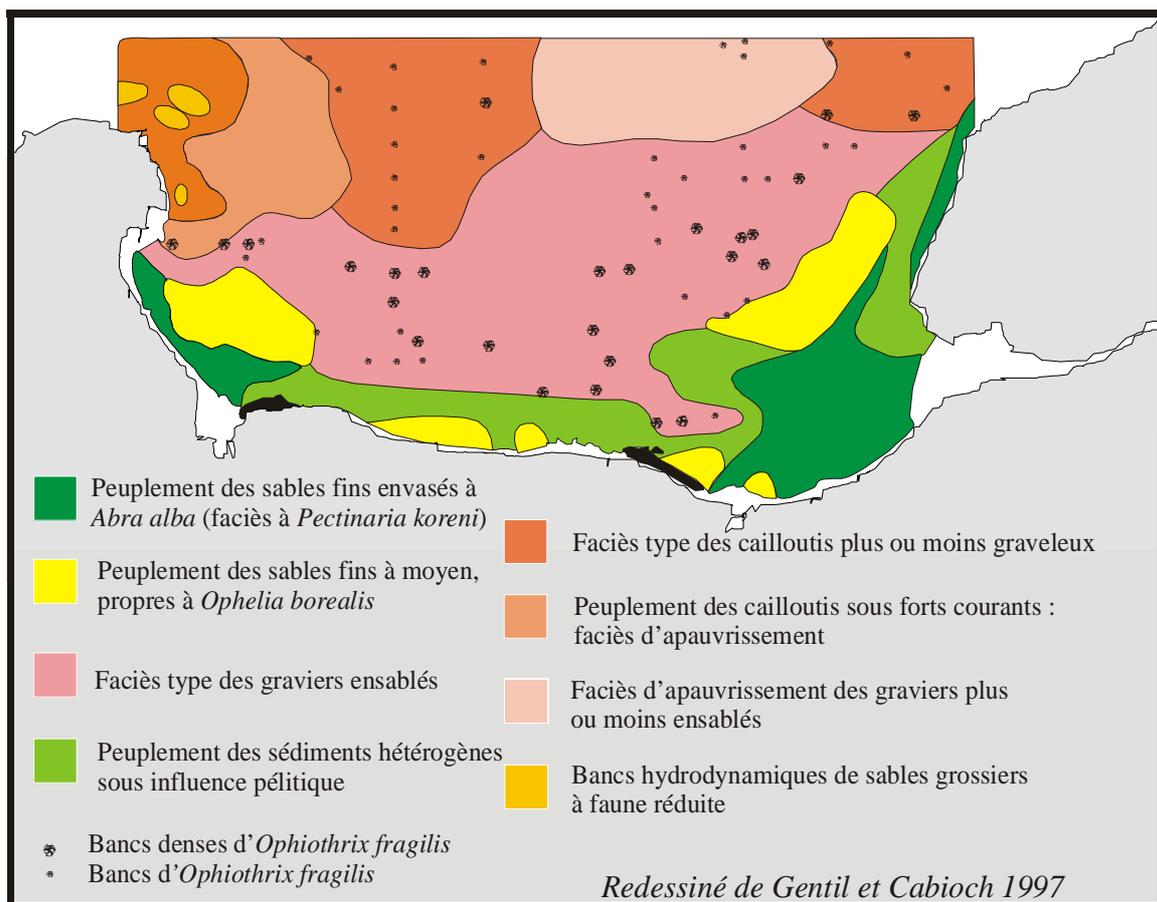


Figure 1. La baie de Seine et ses environs

La baie de Seine (figure 1) forme un quadrilatère occupant une surface approximative de 5000 km<sup>2</sup>, environ 50 km du nord au sud et 100 km de l'ouest à l'est.

Présentant une grande régularité morphologique, largement ouverte au nord sur la Manche centrale, la profondeur n'y dépasse guère une trentaine de mètres. La vitesse maximale des courants de marée, faible en baie de Seine orientale (moins de 1,5 nœuds en surface en vive-eau moyenne), croît au nord-est vers la zone la plus active du nord Pays de Caux et surtout au nord-ouest vers le détroit du Cotentin (plus de 3 nœuds dans les mêmes conditions). Ces mouvements périodiques, auxquelles s'ajoutent les dérives générales, jouent un rôle essentiel dans la répartition des sédiments et dans la dispersion des apports fluviaux. Aux gradients d'intensité hydrodynamique sont en effet associées des séquences sédimentaires qui conduisent graduellement depuis les dépôts fins, confinés principalement à la baie de Seine orientale, jusqu'aux fonds caillouteux du nord-ouest de la baie et du nord du Pays de Caux. La nature et la distribution des peuplements benthiques sont sous la dépendance de ces séquences hydrodynamiques et sédimentaires (Cabioch, 1985).



**Figure 2. Peuplements macrobenthiques de la baie de Seine et de la Manche centrale d'après Gentil et Cabioch (1997).**

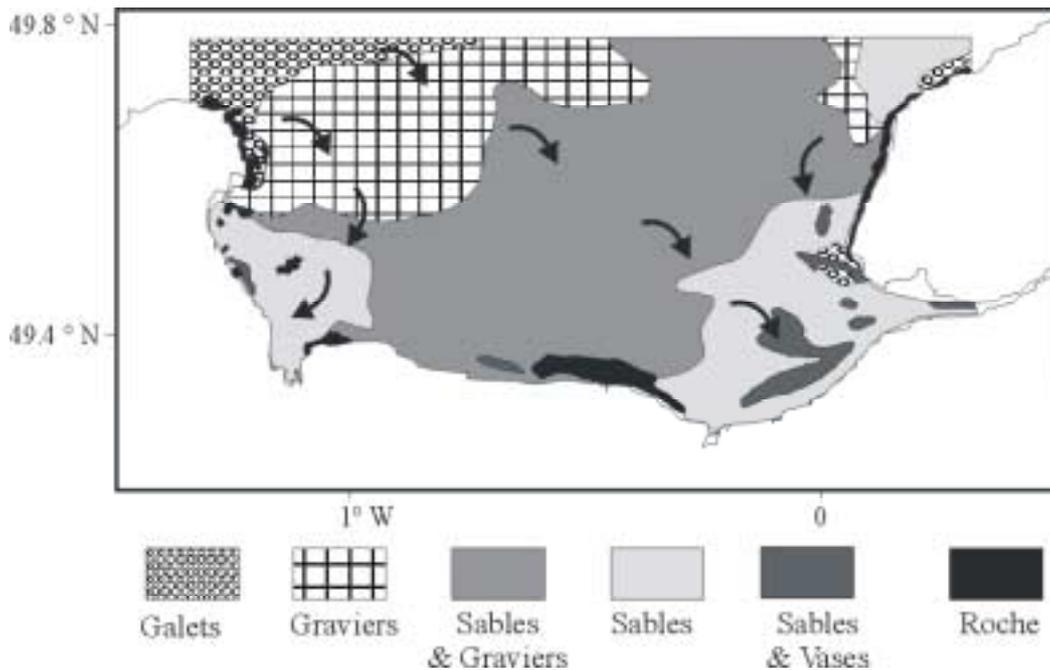
La première prospection du macrobenthos à l'échelle de la baie de Seine a été réalisée par Gentil (1976) à partir d'échantillons récoltés de 1971 à 1975 par dragage (figure 2) rendant ces observations qualitatives. Au total, le secteur Manche centrale sud et baie de Seine se compose de six unités majeures de peuplements pouvant être regroupées en deux grands ensembles biosédimentaires : l'ensemble biosédimentaire des fonds grossiers (cailloutis plus ou moins graveleux et celui des graviers plus ou moins ensablés) et celui des fonds sableux (sables fins à moyens dunaires, plus ou moins envasés...). La répartition et la diversité des unités de peuplement benthique reconnues en baie de Seine sont directement reliées au double gradient sédimentaire et hydrologique qui la caractérise (Gentil et Cabioch, 1997). Les compositions faunistiques de chacun de ces peuplements présentent les affinités les plus fortes avec les peuplements de la Manche orientale (Cabioch et Gentil, 1975 ; Gentil, 1976, 1980). A partir de l'échelle globale de la Baie on constate que deux zones ont fait l'objet d'études menées à plus petite échelle. La partie orientale de la baie de Seine a été le lieu de nombreux programmes de recherche (Cabioch, 1986). Au niveau du benthos, elle a été la zone atelier du GDR Manche dans le cadre du Programme National sur le Déterminisme du Recrutement (PNDR) au niveau de deux espèces cibles de polychètes ayant un cycle benthopélagique : *Pectinaria koreni* et *Owenia fusiformis* (thèses de Lambert, 1991, Lagadeuc, 1990 et Thiébaud, 1994 ; Dauvin & Gillet, 1991 ; Dauvin, 1992; Thiébaud et al., 1997). Cette zone est située face à l'embouchure de l'estuaire de la Seine et le long des côtes du Pays d'Auge et du Pays de Caux (Ouistreham-Havre-Cap de la Hève-Cap d'Antifer). La deuxième zone concerne la partie occidentale de la Baie de Seine qui a fait l'objet d'un suivi régulier et de nombreuses prospections par Sylvand (1995) en zone intertidale. La zone subtidale a été moins bien prospectée : campagnes réalisées en 1974 dans le cadre d'une étude d'avant projet de construction d'une centrale nucléaire à Englesqueville dans la partie orientale de la baie des Veys. Récemment une étude a été menée pour localiser la source subtidale de l'espèce de polychète tubicole *Lanice conchilega* qui menace la conchyliculture de la Baie des Veys par sa prolifération soudaine dans la partie orientale intertidale de la baie des Veys (Ropert & Dauvin, 2000). Cette étude a permis la réalisation d'une prospection préliminaire de cette zone subtidale à une plus petite échelle pour montrer la présence d'une communauté benthique à *Abra alba* similaire à celle de la partie orientale de la Baie de Seine (Dauvin et al., en préparation Manuscrit I en annexe).

Toutes les données macrobenthiques de la Baie de Seine, ainsi qu'à une échelle spatiale supérieure de la Manche orientale sont réunies dans la thèse de Sanvicente-Añorve

(1995) qui identifie les structures spatiales d'un point de vue qualitatif. Cette thèse a en fait exploité les données recueillies au début des années 1970 par Louis Cabioch et ses collaborateurs (F. Gentil, R. Glaçon, C. Larssonneur et C. Retière) dans le cadre de la RCP Benthos de la Manche.

En revanche, l'étude réalisée dans cette thèse est la première approche quantitative à l'échelle de la Baie de Seine. Une étude spatiale préliminaire a déjà été effectuée pour la partie orientale de la Baie de Seine et au niveau de la Baie des Veys sur les campagnes réalisées en mars 1997 dans mon rapport de DEA (Ghertsos, 1998). Ce travail a permis d'appliquer une méthode numérique novatrice et aussi de confirmer les hypothèses de structuration d'assemblages et de peuplements macrobenthiques de la zone. Le travail présenté dans cette thèse fait partie d'un effort plus grand concernant la totalité des compartiments de la Baie de Seine dans le programme PNEC chantier 'Baie de Seine' destiné à mieux comprendre le fonctionnement de cet environnement et avec comme but final, la modélisation de tous les processus physiques, sédimentaires, chimiques et biologiques interagissant sur le fonctionnement actuel de la Baie de Seine.

Jusqu'à maintenant, la Baie de Seine a toujours été perçue comme le site d'étude idéal, compte tenu du fait qu'elle est considérée comme une zone côtière relativement connue et bien étudiée pour laquelle existe un long historique de recherche. Toutefois la perception selon laquelle les peuplements écologiques pouvaient être considérés comme des entités plutôt uniformes dans le milieu naturel est actuellement discutée voire même abandonnée (Cao et al., 2002). Les peuplements sont maintenant plutôt considérés comme des systèmes structurés de façon hétérogène ou comme des mosaïques de 'patches' à plusieurs niveaux (Paine & Levin, 1981 ; Sousa, 1985 ; Levin, 1992 ; Borcard & Legendre, 1994 ; Palmer et White 1994 ; Kenkel et Walker 1996 ; Rosenzweig, 1999). Ainsi dans cette étude, quand on parle de peuplement on le fait pour faciliter la comparaison avec les peuplements décrits par Gentil et Cabioch (1997, figure 2) dans leur cartographie de la baie. Quand on parle d'assemblage, on parle d'unités statistiques définies par classification hiérarchique (*sensu* Thiébaud et al., 1997) au sein de chaque peuplement définies antérieurement.



**Figure 3. Répartition simplifiée des sédiments en baie de Seine (d'après Avoine, 1994). Les flèches indiquent le sens dominant des transports sédimentaires.**

La figure 3 montre une répartition simplifiée des sédiments de la Baie de Seine. La zonation sédimentaire, bien marquée, laisse apparaître de larges surfaces couvertes par les dépôts de graviers. Des zones à sédimentation sableuse se développent sur la frange côtière et surtout aux extrémités Est et Ouest de la baie. Les dépôts vaseux sont peu répandus à l'échelle de la baie, ils se localisent principalement dans les parties internes et dans les estuaires notamment ceux de l'Orne et la Seine, ainsi que le long du littoral du Calvados. La plus grande partie du matériel sableux, qui domine largement dans le secteur oriental de la baie de Seine, correspond aux sables déposés au fond de la Manche durant la dernière période glaciaire. Les courants de marée ont redistribué la fraction mobilisable à dominante sableuse (Avoine, 1994).

Larsonneur (1971) et Larsonneur et al. (1982) ont montré qu'il existait un gradient sédimentaire en relation avec la réduction des courants de marée du large vers la côte. D'une manière générale, la nature des sédiments superficiels est conditionnée (1) par l'intensité des agents hydrodynamiques régissant le transport des matériaux, à savoir les courants de marée et les houles, (2) par les apports actuels d'origine marine et fluviale, et enfin (3) par la morphologie locale.

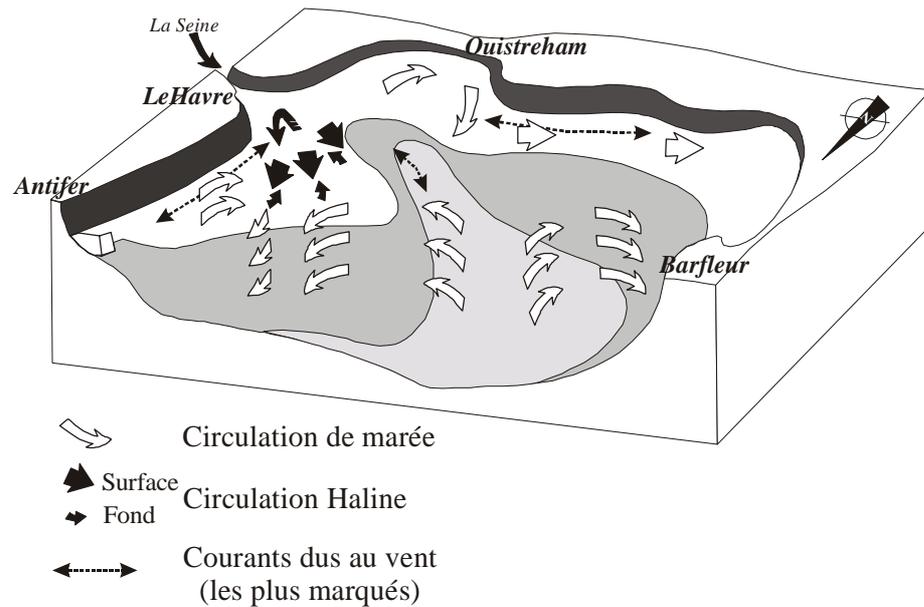


Figure 4. Baie de Seine : schéma de circulation résiduelle (d'après Le Hir et al., 1985)

La circulation résiduelle est induite par trois phénomènes majeurs : la marée, les apports d'eau douce et les événements météorologiques. La figure 4 illustre ces influences à partir du modèle numérique de Salomon (1985). Il existe une dérive vers l'Est dans le nord-ouest de la baie, avec pénétration des eaux de la Manche par l'Ouest et une sortie vers le Nord-est. La présence de deux tourbillons est constatée, tous les deux anticycloniques l'un devant Barfleur et l'autre devant le Pays de Caux, favorisant la sortie de la Seine par le Nord-ouest et la limitant près de la côte. On trouve, dans la moitié Est de la baie, une convergence des eaux de fond vers l'estuaire de la Seine, et une sortie des eaux douces principalement vers le Nord et l'Ouest. Ces masses d'eau viennent ensuite en contact avec la côte à partir d'Antifer. Quand le vent souffle fort (plus de 5 m/s), de très fortes vitesses peuvent être observées en surface devant la côte entre la Hève et Antifer, et devant le plateau du Calvados. Enfin un contre courant de fond se forme assez fréquemment dans la paléovallée de la Seine.

### 1.3. Techniques d'analyses

Le concept d'échelle spatiale est fondamental pour la modélisation en écologie (Bellehumeur et al., 1997) et la détermination de l'échelle spatiale appropriée augmente la qualité d'un modèle (Matheron, 1984). Vu que cette étude a pour but de servir d'étape de paramétrisation avant la construction d'un modèle biologique général de la Baie de Seine, il est important que l'on prenne en compte ces paramètres. Il est admis que les échantillons géographiquement proches sont plus semblables entre eux qu'avec ceux se trouvant à une plus grande distance en réponse aux habitats hétérogènes (Underwood et Chapman, 1996). En écologie, des efforts considérables ont été mis en œuvre pour déterminer les échelles de variation les plus significatives des variables écologiques, et pour quantifier ces variations (Levin, 1992).

Dans le milieu naturel, la plupart des variables montre une structuration spatiale telle que la présence de gradients, patchs, tendances ou autres structures plus complexes. Plusieurs méthodes ont été employées et développées telles que les autocorrélogrammes (Legendre et Fortin, 1989), les variogrammes (Rossi et al., 1992 ; Beaugrand & Ibañez, 2002), l'analyse spectrale (Kenkel, 1988), l'analyse de variance hiérarchisée (Ludwig et Goodall, 1978 ; Underwood, 1981 ; Morrisey et al., 1992 ; Lindegarth et al., 1995) et l'analyse fractale (Palmer, 1988 ; Azovsky et Chertoproud, 1998 ; Azovsky et al., 2000 ; Kostylev & Erlandsson, 2001). Cependant toutes ces méthodes dépendent de la stratégie d'échantillonnage utilisée et en particulier de la taille des échantillons unitaires.

Dans le cadre de cette étude on s'intéresse donc à analyser l'effet de l'échelle spatiale d'observation sur les images des structurations spatiales qui en résultent. La question posée est donc : Quelle est l'effet de l'échelle spatiale d'observation sur la description et la détermination de la structuration spatiale d'un peuplement, assemblage benthique ou d'une espèce macrobenthique? Cette approche sera complétée par une analyse du fonctionnement de système macrobenthique en reliant les structures identifiées avec les paramètres de l'environnement.

Par tradition, pour les études du macrobenthos quelques répliqués sont prélevés (souvent de 3 à 5) au sein d'une station (Downing, 1989). Ceci a pour but de mesurer l'aire minimale de la diversité du peuplement échantillonnée (voir Gentil et Dauvin, 1988). Mais ce cumul (ou moyenne) crée une confusion dans le contexte spatial (Frontier, 1983).

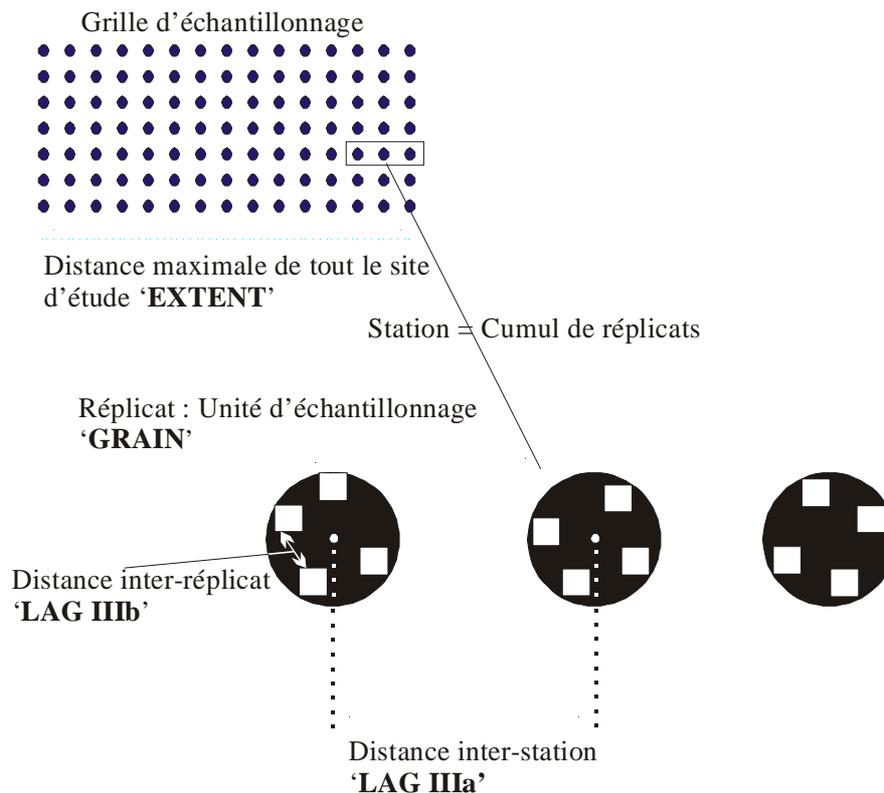


Figure 5. Description des caractéristiques d'un échantillonnage dans l'espace.

Dans un contexte spatial on s'intéresse à trois facteurs, l'unité d'échantillonnage (le 'grain'), la distance inter-unité (le 'lag') et l'étendue maximale (l'extent') d'une zone d'étude (figure 5). Dans le même ordre d'idée, une étude récente de Dungan et al. (2002), déconseille l'utilisation du terme échelle dans un contexte spatiale car il peut amener à des confusions. Pour éviter cela dans le cadre de notre étude des précisions sont nécessaires. Plus précisément, en utilisant les termes de Dungan et al. (2002) le lag est de type IIIa quand on considère des stations et de type IIIb quand on considère les réplicats individuels. Le type IIIa considère la distance entre centroïde d'unité d'échantillon (point moyen) et la distance IIIb celle de la distance entre les frontières les plus proches des unités d'échantillon.

Ceci amène à poser une autre question. Elle consiste à comparer les résultats obtenus après traitement de données issues des réplicats individuels prélevés par rapport au cumul de ces données dans un site unique ( $\Sigma 4$  réplicats). Ce cumul change le 'grain', qui dans notre cas est de  $0,25 \text{ m}^2$  (surface de prélèvement à la benne Hamon - cf chapitre 2) quand on considère les réplicats individuels. Quand ces réplicats sont cumulés, d'un point

de vue technique le 'grain' est de 1 m<sup>2</sup>, mais la variance de l'étude n'est pas la variance associée à des échantillons élémentaires de 1 m<sup>2</sup> puisque les éléments composant le 1 m<sup>2</sup> ne sont pas contigus (Legendre, communication personnelle), donc l'étude n'a plus d'échelle spatiale claire.

#### 1.4. Objectifs

Quand on le considère dans sa totalité, ce travail a eu une double orientation. En premier lieu, à partir d'une analyse de base permettant de mettre à jour nos connaissances du milieu benthique de la Baie de Seine afin de réaliser ultérieurement une modélisation de ce compartiment en synergie avec la collaboration de l'équipe IFREMER (partie 2 ci-dessous). En second lieu, de façon plus générale, il est proposé de mieux comprendre l'effet de l'incorporation de la dimension spatiale dans l'analyse du macrobenthos en utilisant la baie de Seine comme exemple (parties 1 et 3 ci-dessous):

- 1) Evaluer l'effet de l'échelle spatiale d'observation sur les images de la structuration spatiale des peuplements macrobenthiques de la Baie de Seine en appliquant diverses techniques factorielles spatialisées. En même temps, analyser les différences liées à la prise en considération conjointes en considérant soit les réplicats individuels ou les réplicats cumulés par station (Chapitre 4).
- 2) Etablir une cartographie des peuplements macrobenthiques à plusieurs échelles d'observation (Chapitre 5).
- 3) Relier ces différentes structures par rapport aux divers paramètres environnementaux étudiés simultanément en évaluant l'effet de choix de différentes zones de couverture ('extent') sur l'identification des relations environnement-abondances (Chapitre 5).

## **6. DISCUSSION**

## 6. DISCUSSION

L'incorporation de la dimension spatiale dans l'étude du macrobenthos de la baie de Seine peut être discutée dans trois contextes différents :

- 1) **Méthodologique** : en incorporant l'espace dans les analyses : exemple de l'utilisation de la méthode de décomposition de la variance et l'application des probabilités Bayésiennes pour mieux identifier les structures spatiales.
- 2) **Environnemental** : en étudiant les relations espèces - paramètres de l'environnement, à différentes échelles spatiales (Chapitre 5).
- 3) **Exploratoire** : en étudiant l'effet de l'utilisation de différentes échelles spatiales d'observation sur la structuration spatiale observée et en étudiant l'effet de cumul de réplicats pour représenter une station par rapport à la considération de chaque réplicat de façon indépendante (Chapitre 4).

## 6.1 Le contexte méthodologique

La considération de l'échelle spatiale est essentielle dans la préparation de tout type d'étude écologique (Wiens, 1989). La description de la variabilité de l'environnement doit prendre en compte les échelles spatiales pertinentes vis-à-vis des organismes ou des processus étudiés (Levin, 1992). La première limite, présentant un obstacle à l'achèvement de ces buts, est la disponibilité d'une méthodologie capable d'être utilisée afin de détecter des structures à plusieurs échelles. Cette disponibilité dépend de deux facteurs, la technologie et la théorie. D'une part, la technologie se détermine par le développement actuel d'outils informatiques, se basant sur le calcul numérique afin de mieux analyser les données spatialisées de grandes tailles. D'autre part, la disponibilité méthodologique est contrainte par l'état d'avancement de théories provenant principalement du domaine de l'écologie du paysage ('landscape ecology') pouvant s'appliquer de plus en plus dans le milieu benthique marin. Ce domaine, de caractère inter-disciplinaire, a évolué à partir de divers domaines tels que l'écologie générale, l'écologie des populations et des écosystèmes, et la biogéographie. A cause du caractère inter-disciplinaire de l'écologie du paysage, le suivi de son développement est devenu complexe. En effet, ce développement méthodologique ne cesse d'évoluer et va tendre vers des théories unifiées dans un avenir proche (Azovsky, 2000).

L'application de nouvelles méthodes telles que la décomposition de la variance et la cartographie multivariée basée sur les probabilités Bayésiennes sont des exemples récents d'un tel développement méthodologique. La méthode de décomposition de la variance est basée sur l'emploi des graphes de voisinages (Cliff & Ord, 1973), mais son utilisation dans le domaine écologique est plus récent (Thioulouse et al., 1995). De même, la méthode de cartographie multivariée basée sur les probabilités Bayésiennes, développée initialement en géologie au début des années 1990 n'a été appliquée en écologie marine que très récemment (Souissi et al., 2001 ; Ben Hamadou et al., 2001).

La plupart des études benthiques antérieures à vocation descriptive n'était pas en mesure d'intégrer la composante spatiale explicitement, en effet, les méthodes utilisées n'étaient pas conçues pour analyser plusieurs échelles spatiales à la fois. Le 'mélange des échelles spatiales' lors d'une étude pourrait engendrer de fausses conclusions écologiques. Ayant accès aux outils permettant de définir d'une manière plus précise à quelles échelles se définissent certaines structures, les fondements d'une écologie prenant en compte l'échelle spatiale peut aboutir à des conclusions plus rigoureuses.

Le problème actuel dans l'écologie moderne, est le grand vide qui sépare la récolte des données et son assimilation théorique (Azovsky, 2000). Face à des données difficiles à interpréter, les deux méthodes présentées ci-dessus ont l'avantage d'être assez flexibles et permettent leur meilleure interprétation.

La décomposition de la variance a permis de modifier l'échelle spatiale d'observation afin d'identifier le rôle joué par cette échelle dans la définition et l'identification des structures spatiales des peuplements benthiques, en utilisant la Baie de Seine comme terrain d'étude. Cette incorporation de l'échelle spatiale s'est effectuée de manière explicite en imposant le choix de distances spatiales souhaitées. De plus, cette méthode est capable de différencier la perception d'une zone en une image globale et une autre image locale. La première image rend compte des similitudes à l'échelle de toute la zone d'étude. Dans notre étude, l'analyse globale a été employée afin de mieux explorer l'effet de l'échelle spatiale d'observation sur les structures identifiées. Ceci représente une nouveauté en ce qui concerne les études des structures benthiques de la Baie de Seine. Comme le citent Andrew & Mapstone (1987), la distribution des sites d'études, la taille de l'échantillon et le nombre de réplicats prélevés ont souvent été basés sur la tradition et l'expérience du scientifique effectuant les recherches. Au niveau de son fondement, la méthode de Thioulouse et al. (1995) présente des similitudes avec la nouvelle méthode de Borcard & Legendre (2002), la PCNM ('Principal Coordinates of Neighbour Matrices'), utilisée afin d'analyser la variabilité spatiale à plusieurs échelles. Cette méthode se base aussi sur une pondération par le voisinage entre stations.

De façon conjuguée, la méthode de cartographie basée sur les probabilités Bayésiennes a permis de définir les limites entre différents groupements benthiques depuis des assemblages jusqu'à des peuplements. Ceci a été rendu possible en modifiant le niveau de coupure dans les classifications hiérarchiques. Cette modification de niveau de coupure a permis d'incorporer l'espace de manière différente, offrant un moyen de contrôler le niveau de résolution. Il reste néanmoins très difficile, sinon impossible, de pouvoir définir quand une unité commence et quand elle se termine. En fait, le concept de peuplements bien délimités par rapport à la notion de continuum est toujours débattu (Brown et al., 2002). Glémarec (1973) avait proposé qu'il n'existe pas de limites nettes entre des peuplements voisins mais plutôt des changements graduels sans discontinuités. Basford et al. (1989, 1990) ont aussi constaté que plusieurs 'types de peuplements' pouvaient se mélanger selon des gradients environnementaux continus.

L'avantage proposé par la cartographie probabiliste est qu'elle permet d'éliminer ce problème de délimitation en présentant différentes images d'une même zone. En fait, la résolution finale dépend de l'utilisateur selon la précision de l'organisation recherchée. Cette philosophie de présentation se montre très adéquate pour la cartographie, car quand on étudie la structuration spatiale benthique on voit une image statique de surimposition de plusieurs groupements imbriqués les uns dans les autres suggérant une mosaïque de 'patches' à plusieurs niveaux. De plus, le fait que la valeur interpolée pour créer les cartes finales soit une probabilité et non une valeur discrète telle que l'abondance des espèces, rend cette représentation plus fiable (Souissi et al., 2001).

En reconnaissant qu'aucune méthode unique n'est capable de valoriser et d'analyser au maximum un jeu de données, on doit se rendre compte que les résultats de différentes analyses ne peuvent pas être indépendants les uns des autres (Legendre et Fortin, 1989 ; Perry et al., 2002). Il faut développer une série de méthodes appliquées dans un ordre particulier afin de mieux répondre aux questions spécifiques concernant les caractéristiques spatiales (Dale et al., 2002). Nous pouvons proposer par exemple l'inverse de la démarche utilisée actuellement quand la zone d'étude est peu connue. Dans ce cas, la cartographie Bayésienne employée au préalable permet de délimiter les grandes structures ; puis dans une seconde étape, l'application de la méthode de décomposition de variances aux zones très hétérogènes est nécessaire afin de mettre en évidence d'une façon plus fine les structures spatiales.

## 6.2 Le contexte environnemental

Les paramètres de l'environnement, quand ils sont considérés dans un contexte spatial se sont révélés beaucoup plus informatifs que lors des études antérieures. En regardant les schémas de circulation de la figure 4, on peut constater que le pôle Antifer – Barfleurl correspond à un schéma de circulation de marée circulaire, pouvant expliquer la présence du faciès type du peuplement des graviers plus ou moins ensablés au large de la baie avec la forte présence d'*Ophiothrix fragilis* par rapport à la zone côtière plus hétérogène.

La figure 20, provenant du schéma conceptuel de Cabioch (1985) montre les influences de l'estuaire de la Seine et de la Baie des Veys dans la structuration spatiale des peuplements.

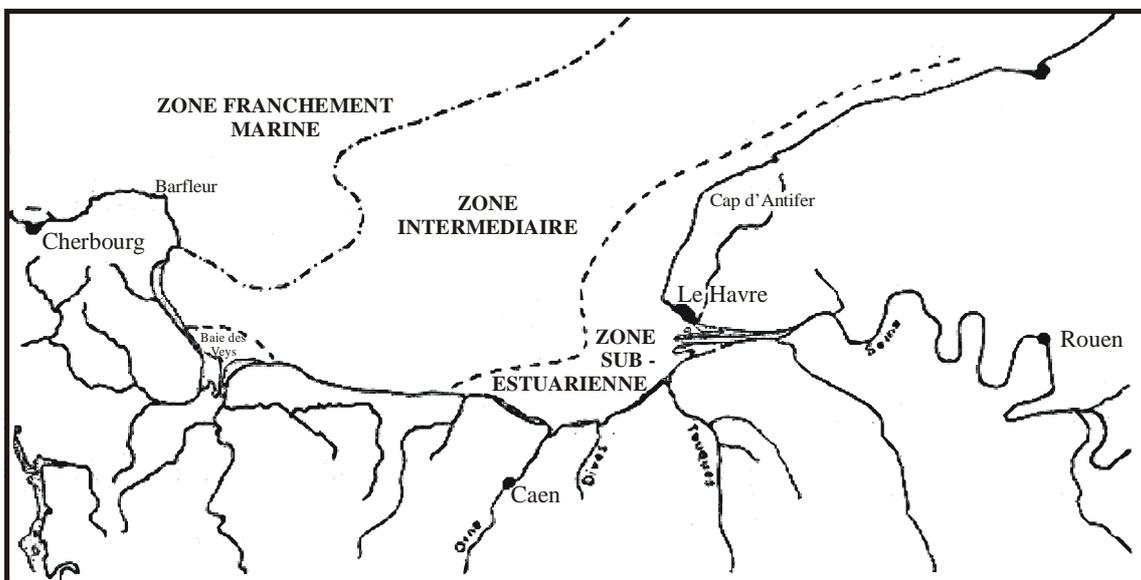


Figure 20. La Baie de Seine, schéma conceptuel estuarien redessiné de Cabioch (1985)

Ce schéma peut expliquer d'une manière plus synoptique la cause d'une plus forte hétérogénéité spatiale sur les côtes sud-ouest et sud-est par rapport au large au niveau du peuplement à *Abra alba*–*Pectinaria koreni*. Ce peuplement se trouve dans les zones sub-estuariennes, zones transitoires ou extrêmes qui sont occupées par une grande diversité d'espèces, correspondant à une zone plus hétérogène. Le couplage de cette observation et de la distribution des sédiments fins dans ces zones met en évidence la présence d'une aire favorable pour la présence de nombreuses espèces (Thiébaud, 1994). De plus, les apports fluviaux, riches en nutriments, garantissent des bonnes conditions pour l'établissement des peuplements planctoniques donnant une source nutritive considérable dans cette zone à fort couplage benthopélagique.

La plupart du peuplement à *Abra alba* - *Pectinaria koreni* se compose de sédiments fins. Il est probable que Thiébaud et al. (1997) n'aient pas trouvé de corrélation entre les structures au sein de ce peuplement et les sédiments, car ceux-ci sont très homogènes. En 1998, le groupe 1 (figure 18, chapitre 5) est corrélé aux valeurs de chlorophylle *a* et aux sables grossiers, et le sous-groupe 1A (figure 18, chapitre 5) à la matière organique totale et aux sables grossiers. En 1999, les résultats n'ont pas montré de corrélations remarquables, mais les valeurs de matière organique totale étaient beaucoup plus faibles qu'en 1998. Il est clair d'après nos mesures des paramètres (chlorophylles et matière organique totale) que les ressources nutritives étaient plus abondantes en septembre 1998 qu'en mai 1999. Vu que ces ressources sont généralement considérées comme des paramètres primordiaux dans la structuration des populations benthiques (Dauvin, 1992 ; Thiébaud et al, 1997 ; Herman et al., 2000 ; Rossi & Lardicci, 2002), cela pourrait expliquer pourquoi des différences du rôle structurant du peuplement *Abra alba*-*Pectinaria koreni* par rapport aux autres peuplements de la baie entre les deux campagnes existent. En fait, en septembre 1998, la situation estivale est plus favorable à la mise en évidence de ce groupe (forte richesse spécifique et abondance) qu'en début mai 1999 avant la période de recrutement.

Concernant les bancs denses d'*Ophiothrix fragilis* (groupe 3, figure 18, chapitre 5), la routine BIOENV ne pouvait pas être employée à cause du nombre faible de stations. Mais, en regardant les cartographies de façon empirique, on voit que ce groupe se trouve dans les zones les plus profondes de la baie où se localisent les sédiments graveleux. La chlorophylle et ses produits dérivés ne semblent pas jouer de rôle particulièrement important pour *O. fragilis*, ces éléments étant plutôt confinés aux zones côtières. En revanche, la matière organique totale apparaît comme un facteur important vu les patchs isolés en 1998. Cela peut résulter d'un aspect cumulatif dû à l'extension des bras des Ophiures vers la colonne d'eau modifiant la circulation de l'eau de fond agissant comme un piège à particules (Migné, comm. pers.).

A une plus grande échelle, les sédiments sont considérés comme paramètres structurant la distribution des peuplements benthiques (Cabioch et Gentil, 1975 ; Cabioch et Glaçon, 1977). Luczak (1996) constate que 30% de la variabilité de la structuration du peuplement est expliqué par les paramètres granulométriques à une échelle de 40 km<sup>2</sup> pour seulement 7% à une échelle d'observation de 1 km<sup>2</sup> pour la baie sud de la Mer du Nord. Dans notre cas, ceci a aussi été constaté à l'échelle de toute la baie. En 1998, en considérant toutes les stations comme un groupe, on a constaté une corrélation avec les

graviers et la profondeur. Par contre, en 1999, ce groupe unitaire était plus lié aux sables fins et moyens et à la profondeur.

Cela montre l'existence d'une variabilité saisonnière avec des changements des relations biosédimentaires. De plus, cette variabilité existe aussi au niveau spatial. En divisant ce groupe unitaire initial dans les sous-groupes décrits dans le chapitre 5 (Groupes 1 à 4, figure 18), différentes relations ont été constatées montrant les particularités de chaque zone. Ces exemples donnent une bonne illustration de l'importance de considérer l'échelle spatiale dans l'analyse des influences des paramètres environnementaux dans la structuration des peuplements benthiques.

A partir de mon travail de thèse, il convient de tenir compte des facteurs structurant les assemblages à l'échelle de la baie (granulométrie des fonds elle-même résultant des facteurs hydrodynamiques liés à la marée et à la bathymétrie), et de ceux pouvant expliquer la structuration des assemblages à une échelle plus petite mais dont le rôle exact n'a pas pu être encore précisé (qualité de la matière organique, apports nutritifs de la colonne d'eau, dépôts temporaire de vase, etc.). L'hétérogénéité spatiale des assemblages et des populations benthiques apparaît être beaucoup plus élevée que ce qui était, intuitivement, admis auparavant.

L'étude du rôle des facteurs abiotiques voire biotique structurant le macrobenthos de l'échelle du km à la micro-échelle (mm) reste, pour les substrats meubles, un champ d'investigation important pour le futur. L'approche expérimentale est une voie à développer dans ce domaine car il est illusoire de penser que seules les approches de terrain, difficile à mettre en œuvre pour les échelles d'espace < 50m, permettront d'apporter des éléments de compréhension des interactions physique/biologique et biologiques à ces échelles.

### 6.3 Le contexte exploratoire

Le changement d'échelle spatiale d'observation effectuée en pondérant les analyses par différents graphes de voisinage a démontré l'étroite liaison existant entre les images résultantes et l'échelle d'observation. De plus, selon l'espèce considérée, la prise en compte dans les analyses soit des répliquats individuels ou des stations cumulées a également un effet sur la représentation de leur répartition.

Le cumul des répliquats ajoute un biais au contexte spatial surtout dans une zone où il y a une assez grande hétérogénéité à plus petite (inter réplikat) échelle. En théorie, ce cumul représente une augmentation de l'unité d'échantillonnage ('grain') mais dans la mesure où les répliquats ne sont pas contigus, il n'y a plus d'échelle spatiale claire.

L'avantage potentiel de ce cumul est de réduire l'effet des espèces rares surtout celles avec des abondances importantes qui auraient induit l'identification de groupes séparés dans l'analyse par réplikat. Toutefois le rôle des espèces rares dans une analyse au niveau d'un peuplement reste un sujet d'étude en soi et plusieurs auteurs comme Cao et al. (1998) proposent d'en tenir compte dans les analyses. Ils suggèrent que même si l'exclusion d'espèces rares peut être nécessaire pour des raisons purement statistiques, cette procédure ne tient pas compte des observations réalisées ni de la théorie écologique amenant à une perte importante d'information. Fore et al. (1996) ont critiqué l'élimination des espèces rares constatant que c'est un exemple classique où les conditions d'applications statistiques dépassent le bon sens biologique. Cao et al (1998) ont été critiqués eux-mêmes plus tard par Marchant (1999) montrant ainsi que le débat sur la prise en compte ou non des espèces rares est toujours un sujet d'actualité. Dans notre cas, toutes les espèces ont été incluses sauf dans la délimitation des groupements dans la cartographie probabiliste, en raison de la nécessité de conditions de multinormalité des données. En revanche, une fois que les groupements ont été faits, les valeurs indicatrices de Dufrêne et Legendre (1997) ont été appliquées en utilisant toutes les espèces.

Ce travail a montré que dans des zones très hétérogènes avec une forte variabilité inter-répliquats, la prise en compte des répliquats un par un est mieux adapté. Un exemple est celui de la structuration des bancs denses d'*Ophiothrix fragilis*. Dans ce cas, le cumul des répliquats a formé des groupes totalement isolés. Par contre, quand on prend en considération les données réplikat par réplikat on constate l'aspect 'nodal' de ce groupe qui suggère une hétérogénéité spatiale encore plus marquée. De plus, la figure 11 démontre qu'en étudiant cette espèce à une échelle d'observation plus fine la structuration continue à

être hétérogène. En général, les données cumulées ont montré des valeurs indicatrices plus élevées car les probabilités d'appartenance d'une espèce à un groupe augmentent.

L'échantillonnage employé joue un rôle très important quand on considère que des prélèvements de même taille peuvent donner des estimations différentes selon le type de peuplement échantillonné (Cao et al., 2002). Cela est, en partie, dû au fait que l'importance des différences fondamentales entre l'estimation des attributs d'une population et la caractérisation d'un peuplement est souvent négligée (Kenkel et al., 1989 ; Orloci, 1993 ; Podani et al., 1993).

Ceci introduit la question initialement posée concernant l'effet de l'échelle spatiale d'observation sur l'étude de la structuration spatiale d'un peuplement ou d'une espèce macrobenthique. Il est difficile, même après ce travail de répondre avec exactitude à cette question. La raison principale est que la Baie de Seine présente des particularités morphologiques, bathymétriques, hydrologiques, qui limitent la généralisation des résultats acquis.

Il est maintenant reconnu qu'il ne faut jamais regrouper (par addition ou moyenne) des échantillons élémentaires non contigus (Legendre, comm. pers.). Wiens (1989), suggère que d'une manière générale, l'augmentation de l'unité échantillonnée (le 'grain') a pour effet de diminuer la variance spatiale. Cela expliquerait d'une manière théorique pourquoi l'acte du cumul (moyennes) des réplicats a été effectué dans le passé. En revanche, He et al. (1994) constatent que l'hétérogénéité spatiale augmente avec la taille de l'unité d'échantillonnage. L'interprétation des résultats dépend de la stratégie d'échantillonnage adoptée. Afin de mieux comparer des résultats, il faut donc comparer ce qui est comparable.

Une forte variabilité spatiale et/ou temporelle non-expliquée dans les études benthiques passées, a été le plus souvent attribuée à tort ou à raison à des artefacts de la méthode d'échantillonnage. Cette variabilité 'inutile' était perçue comme différente par rapport à la variabilité 'utile' mesurée afin de mettre en évidence des changements temporels ou gradients spatiaux. Depuis ces temps, cette 'variabilité spatiale inutile' s'est aujourd'hui transposée sous le nouveau terme d'hétérogénéité ce qui est maintenant reconnu comme une propriété essentielle du milieu naturel (Kolasa & Pickett, 1991). Paradoxalement, aujourd'hui la recherche s'intéresse à étudier des phénomènes existants à plus petites échelles.

Le problème, posé par le cumul des réplicats, résultant d'une pseudo-modification de la taille d'unité d'échantillonnage, n'est pas nouveau. Cela a déjà été identifié auparavant dans le domaine de la géographie appelé MAUP ('Modifiable Area Unit Problem')

d'Openshaw (1984) et identifié dans le domaine écologique par Jelinski & Wu (1996). La modification de la forme ou de la taille de l'unité d'échantillonnage avec laquelle on cartographie change les corrélations ou les modèles statistiques générés à partir des données. Un variogramme réalisé à partir des échantillons unitaires permettrait de déterminer la variance d'échantillons unitaires comme décrit dans Bellehumeur et al. (1997) et Bellehumeur & Legendre (1997). Mais afin d'avoir une idée plus visuelle l'étude menée au chapitre 4 est une bonne illustration des effets des cumuls de répliqués. Buchanan (1993) constate que des échantillons prélevés les uns après les autres ne sont jamais contigus à cause de problème de navigation. Kendall & Widdicombe (1999) le constatent aussi en disant que des répliqués trop proches les uns des autres engendrent un danger de ne pas atteindre l'objectif de la stratégie d'échantillonnage et donc de l'étude. En effet, ces auteurs n'ont pas tort dans un contexte où il y a un transfert d'échelles, et où l'étude passe à une échelle inférieure afin d'étudier un processus intervenant à une échelle supérieure. Par ailleurs, Skilleter (1996) identifie que le problème de sur-échantillonnage a pour résultat de perturber le benthos. En revanche, dans le sens où le prélèvement d'une façon exagérée d'un grand nombre de répliqués expose de fortes hétérogénéités, les conclusions de ce travail ne peuvent pas s'aligner avec celles de Kendall & Widdicombe (1999).

Morrissey et al. (1992) ont montré que les variations significatives de la distribution spatiale du macrobenthos dans les sédiments meubles peuvent être détectées à des échelles allant de 10 m à 3,5 km. A partir de ce présent travail et au niveau du peuplement, l'échelle de 15 km semblerait être suffisante pour pouvoir définir les grandes structures existantes dans la baie pendant les deux campagnes. En revanche, en analysant cette limite de 15 km d'une manière plus approfondie, on constate pendant la première campagne, que la variabilité jusque 15 km et même jusque 30 km est dominée par la variabilité inter-répliqués (0-1,5 km). Cela implique que les grandes structures se différencient par rapport à l'hétérogénéité spatiale à plus petite échelle, soit de 0 à 1,5 km. En analysant ces faits dans la deuxième campagne, on constate que l'échelle caractérisant les variabilités monte d'un niveau, et l'hétérogénéité spatiale est moins marquée car l'échelle significative est de 1,5 à 15 km. Cette image en 1999 montre une perte de certaines espèces à répartition hétérogène structurant le macrobenthos à une plus petite échelle que dans la cas de la date précédente. Cela concerne surtout les espèces du peuplement *Abra alba* – *Pectinaria koreni* dans le sud est et le sud ouest de la baie. Enfin, à partir de l'échelle d'observation de 50 km, on ne pouvait plus acquérir d'informations utiles. Ceci est dû à l'étendue géographique de la baie

qui est d'environ 50 par 100 km. He et al. (1994) constatent qu'aux plus grandes échelles les détails de l'information sont perdus.

Bien que quelques exceptions existent, l'efficacité d'une échelle donnée dans la détection de la variabilité reste toujours dépendante de l'effort d'échantillonnage et de la méthode utilisée pour prélever les échantillons. La première exception est le groupe à *Ophiothrix fragilis*, car en septembre 1998 ce groupe était moins facilement identifiable, car il était dominé par le peuplement à *Abra alba-Pectinaria koreni*. La deuxième exception concerne le 'patch' hétérogène (groupe 2B en 1998, figure 18 chapitre 5) du Céphalocordé *Amphioxus lanceolatus*. Ces deux exceptions montrent qu'il est difficile de généraliser à l'échelle de la baie de grandes structures. Il apparaît ainsi que ces deux groupes devraient être échantillonnés à plus petites échelles spatiales.

A propos du deuxième groupe à *Amphioxus lanceolatus* formé par peu de répliquats aucune conclusion ne peut être dégagée à partir de ce travail. Au contraire, les travaux au niveau des répliquats (chapitre 4) concernant les bancs d'*Ophiothrix fragilis*, ont donné des informations supplémentaires. On peut dire qu'il faut échantillonner au moins à une échelle de 1,5 km pour bien mettre en évidence l'hétérogénéité de cette espèce. Lindegarth et al. (1995) ont mis en évidence la distribution en 'patches' de *Cerastoderma edule* à une échelle spatiale de 100 m. Cela implique que lorsqu'on souhaite travailler à l'échelle de l'espèce il faut travailler à une plus petite échelle que celle de 1,5 km. Par contre, en échantillonnant à des plus grandes échelles, les bancs d'*Ophiothrix fragilis* peuvent être identifiés, car l'étendue totale de cette espèce est de 30 par 50 km au nord de la baie. Cette échelle est aussi nécessaire pour pouvoir identifier les espèces importantes au sein du peuplement *Abra alba-Pectinaria koreni*. Toutefois, il faut noter que ces travaux ont montré que si on souhaite travailler au niveau spécifique, il est aussi important de traiter les données au niveau de chaque répliquat, cela permettant de ne pas perdre la résolution la plus fine.

La distribution spatiale de l'espèce *Lanice conchilega* s'est révélée d'être très hétérogène formant des structures aux plus petites échelles spatiales. Cela pourrait expliquer pourquoi les travaux de recherche essayant de localiser la population adulte de cette espèce face à la baie des Veys ont été laborieux (Ropert & Dauvin, 2000).

Les espèces 'résiduelles' comme dans le cas du polychète *Pista cristata* ont montré leur utilité dans les études spatialisées, car elles sont présentes à presque toutes les échelles. En regardant la carte de la figure 2, on note l'extension du groupe aux sédiments hétérogènes sous influence pélagique à *Pista cristata* (en vert clair), d'où une meilleure compréhension de la grande variété en échelle spatiale de structuration.

L'échinoderme *Acrocnida brachiata*, est également structuré à plusieurs échelles, cette espèce apparaît des deux cotés de la baie au sein du peuplement *Abra alba-Pectinaria koreni*.

Il est important de noter que les échelles spatiales d'observation proposées pour identifier les peuplements benthiques de la baie de Seine, nécessitent au moins le même effort au niveau de l'unité d'échantillonnage (prélèvement à la benne Hamon de 0,25 m<sup>2</sup>). Si l'unité d'échantillonnage est trop petite, on risque de perdre en résolution, car on diminue le 'grain'. Les différences dans les échelles d'observation peuvent ainsi conduire à des erreurs d'interprétation quand l'interaction entre l'échelle spatiale d'observation et l'échelle spatiale d'organisation du peuplement n'est pas connue ou prise en considération (Luczak, 1999). Au niveau de l'étendue maximale d'une étude, ('extent'), surtout quand on travaille au niveau spécifique, l'échelle spatiale doit couvrir une zone suffisamment grande autour d'un patch car de grandes variabilités ont été trouvées par Armonies (2000) lorsqu'une espèce se redistribue pendant des évènements de forçages physiques importants. Frascetti et al. (2002) évoquent les problèmes techniques d'échantillonnage concernant l'étude des processus de pré- et post-colonisation dans la dynamique des peuplements benthiques. Une perspective de recherche en milieu benthique, en Baie de Seine, concerne la 'redistribution' du benthos en fonction de l'hydrodynamisme : dépôt/remise en suspension, charriage de post-larves, juvéniles et adultes (Olivier et al., 1996 ; Ropert & Dauvin, 2000, Frascetti et al., 2002). L'importance de ce mécanisme reste à préciser à l'échelle de la structuration des peuplements de l'ensemble de la baie : transport intertidal/subtidal, côte/large, zone de fort hydrodynamisme/faible hydrodynamisme. Cependant les techniques de terrain à mettre en place pour quantifier le phénomène ne sont pas encore élaborées. Il paraît difficile, pour le moment, d'imaginer, en dehors d'un effort de modélisation, les protocoles d'échantillonnage à mettre en place à l'échelle de la baie de Seine pour mesurer les déplacements des espèces benthiques.

## 6.4 Perspectives

L'échantillonnage employé pendant la mission Benthoseine a apporté un biais à l'échelle de 15 km (distance moyenne entre stations). Dans la perspective d'une étude plus ciblée, il est recommandé d'adopter un échantillonnage emboîté ce qui ne favorisera pas certaines échelles spatiales par rapport aux autres.

Les méthodes employées par Kostylev et al. (2001, 2002) et Brown et al. (2002), pourrait être utilisées afin de mieux analyser la structuration générale ainsi que la détection améliorée de l'hétérogénéité spatiale, à plus petite échelle. Ces méthodes, intéressantes, utilisent des moyens acoustiques pour réaliser une prospection préliminaire du macrobenthos. Ensuite, une fois que les grandes structures sont identifiées, un échantillonnage à la benne s'effectue au hasard, ce qui est statistiquement préférable à une grille régulière (Van der Meer, 1997). Toutefois, une limite existe au niveau de la couverture spatiale, car cette méthode est plus adaptée pour des échelles plus petites (28x12 km dans le cas de Brown et al., 2002, comparée avec 50x100 km pour l'étude présente). Ces travaux devraient être accompagnés par une étude ciblant avec précisions les paramètres de l'environnement (facteurs abiotiques et biotiques), afin de confirmer leur rôle dans la structuration.

Ce travail fait partie d'un programme ayant pour but ultime la modélisation du fonctionnement de l'écosystème de la Baie de Seine (Guillaud et al., 2000) ; cette étude de base permettra de délimiter les grandes structures en fonction des paramètres de l'environnement. La quantification des liens existant entre les probabilités des espèces macrobenthiques et des paramètres environnementaux abiotiques permet de prédire leurs distributions même si on ne connaît pas tous les mécanismes les structurant (Ysebaert et al., 2002). L'utilisation de ses informations dans des modèles de réseaux trophiques suscite quelques questions : peut-on regrouper l'ensemble des éléments et l'appeler compartiment macrobenthique ? Sinon (ce qui est logique) comment peut-on caractériser des sous unités ? Des assemblages ? Il apparaît primordial de prendre en considération toutes les caractéristiques de l'échelle spatiale d'observation pour interpréter correctement l'organisation et le fonctionnement des communautés benthiques (Keitt et al., 2002). Finalement, il est très important d'analyser la robustesse de l'image présentée. Cette image est sensible aux changements saisonniers mais surtout aux changements de stratégies d'échantillonnage.

La plupart des travaux se basent sur des échantillonnages similaires donnant des images statiques. Dans les modèles couplés benthopélagique c'est l'aspect biogéochimique qui est représenté avant l'aspect biologique (Soetaert et al., 2000). Les groupes/organismes benthiques sont souvent représentés comme des grands ensembles (Zavatarelli et al., 2000). Par exemple, ce sont le zoobenthos, les oursins, les crevettes, les déposivores, les suspensivores, les carnivores, le méiobenthos. Ces modèles emploient des grilles où la représentation spatiale est la même. Le présent travail a pour avantage d'identifier un changement plus rapide de la zone côtière et une modification saisonnière des images mêmes des peuplements benthiques. Dans un premier temps, il faut employer un modèle 'simpliste' avec trois zones générales (groupes 1, 2 et 4) et avec les patchs à *Ophiothrix fragilis* (groupe 3) en situation de biomasse maximale (septembre), puis minimale, et le 'standing stock', en mai. Mais si on veut tenir compte des assemblages qui composent ces zones et améliorer leur représentation dans les modèles il faudra tenir compte de l'hétérogénéité dans l'espace et le temps. Ce choix permettra de mieux représenter ce compartiment et sans doute de mieux le situer dans le modèle de la Baie de Seine.

## **7. BIBLIOGRAPHIE**

**BIBLIOGRAPHIE**

Andrew, N.L. & Mapstone, B.D. 1987. Sampling and the description of spatial pattern in Marine Ecology. *Oceanography and Marine Biology Annual Review*. 25, 39-90.

Anneville, O., Souissi, S., Ibanez, F., Ginot, V., Druart, J.-C. & Angeli, N. 2002 Temporal mapping of phytoplankton assemblages in Lake Geneva: annual and interannual changes in their patterns of succession. *Limnology and Oceanography*, 47(5),1355-1366.

Armonies, W. 2000. On the spatial scale needed for benthos community monitoring in the coastal North Sea. *Journal of Sea Research* 43, 121-133.

Avoine, J. 1994. Synthèse des connaissances sur l'estuaire de la Seine. *Sédimentologie*. Thèse de doctorat de l'Université de Caen Basse Normandie. 153 pp.

Azovsky, A. I. 2000. Concept of scale in marine ecology: linking the words or the worlds? *Web Ecology* 1, 28-34.

Azovsky, A. I., & Chertoproud, M. V. 1998. Scale-oriented approach to the analysis of spatial structure of communities. *Journal of General Biology (Russia Academy of Sciences)* 59(2), 117-136. (En Russe).

Azovsky, A. I., Chertoproud, M. V., Kucheruk, N. V., Rybnikov, P. V. & Sapozhnikov, F. V. 2000. Fractal properties of spatial distribution of intertidal benthic communities. *Marine Biology* 136, 581-590.

Basford, D. J., Eleftheriou, A. & Raffaelli, D. 1989. The epifauna of the northern North Sea (56°-61°N). *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*. 69, 387-407.

Basford, D. J., Eleftheriou, A. & Raffaelli, D. 1990. The infauna and epifauna of the northern North Sea. *Netherlands Journal of Sea Research*. 25, 165-173.

Beaugrand, G. & Ibanez, F. 2002. Spatial dependence of calanoid copepod diversity in the North Atlantic Ocean. *Marine Ecology Progress Series*. 232, 197-211.

Bellehumeur, C. & Legendre, P. 1997. Aggregation of sampling units: an analytical solution to predict variance. *Geographical Analysis*. 29, 258-266.

Bellehumeur, C., Legendre, P. et Marcotte, D. 1997. Variance and spatial scales in a tropical rain forest: changing the size of sampling units. *Plant Ecology*. 130, 89-98.

Borcard, D. & Legendre, P. 1994. Environmental control and spatial structure in ecological communities: an example using Oribatid mites (Acari, Oribatei). *Environmental and Ecological Statistics*. 1, 411-452.

Borcard, D. & Legendre, P. 2002. All-scale spatial analysis of ecological data by mean of principal coordinates of neighbourhood matrices. *Ecological Modelling*. 153, 51-68.

- Brown, C. J., Cooper, K.M., Meadows, W.J., Lipenny, D.S. & Rees, H.L. 2002. Small-scale Mapping of Sea-bed Assemblages in the Eastern English Channel using Sidescan Sonar and Remote Sampling techniques. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*. 54, 263-278.
- Cabioch, L. 1968. Contribution à la connaissance des peuplements benthiques de la Manche occidentale. *Cahiers de Biologie Marine*. 9 (5), Suppl. : 493-720.
- Cabioch, L. 1985. La Baie de Seine. Colloque Baie de Seine. Caen 24-26 avril 1985.
- Cabioch, L. (edit.) 1986. La Baie de Seine, (Editeur), Act. Colloq. IFREMER, 4. 532pp.
- Cabioch, L. & Gentil, F. 1975. Distribution des peuplements benthiques dans la partie orientale de la Baie de Seine. *Comptes Rendus aux Séances de l'Académie des Sciences, 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. *Comptes Rendus aux Séances de l'Académie des Sciences, 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. *Comptes Rendus aux Séances de l'Académie des Sciences, Paris*, 285 série D : 209-212.
- Cao, Y., Williams, D. D. & Williams, N.E. 1998. How important are rare species in aquatic community ecology and bioassessment? *Limnology and Oceanography*. 43(7), 1403-1409.
- Cao, Y., Williams, D. D. & Larsen, D. P. 2002. Comparison of ecological communities: the problem of sample representativeness. *Ecological monographs*. 72(1), 41-53.
- Clarke, K. R. & Ainsworth, M. 1993 A method of linking multivariate community structure to environmental variables. *Marine Ecology Progress Series* 92, 205-219.
- Clarke, K. R. & Warwick, R. M. 1994. Change in Marine communities: an approach to statistical analysis and interpretation. Natural Environmental Research Council, Plymouth Marine Laboratory, Plymouth, 144pp.
- Cliff, A. D., & Ord, J. K. 1973. *Spatial Autocorrelation*. Pion, Londres, 178 pp.
- Constable, A. J. (1999). Ecology of benthic macro-invertebrates in soft sediment environments: A review of progress towards quantitative models and predictions. *Australian Journal of Ecology* 24, 452-476.
- Craeymeersch, J. A. 1999. The use of macrobenthic communities in the evaluation of environmental change. Thèse de doctorat de l'Université de Gent, Belgique, 254pp.
- Cusson M. & Bourget E. 1997 Influence of topographic heterogeneity and spatial scales on the structure of the neighbouring intertidal endobenthic macrofaunal community. *Marine Ecology Progress Series*, 150 (1-3), 181-193

Dale, M. T., Dixon, P., Fortin, M.-J., Legendre, P. Myers, D. E., & Rosenberg, M. S. 2002. Conceptual and mathematical relationships among methods for spatial analysis. *Ecography*, 25 558-577.

Dauvin, J.-C. 1979. Recherches quantitatives sur le peuplement des sables fins de la Pierre Noire et sur sa perturbation par les hydrocarbures de l'Amoco Cadiz. Thèse doctorat 3ème cycle, Université Paris VI, 251 pp.

Dauvin, J.-C., 1989. La méiofaune temporaire d'un peuplement subtidal de sédiment fin de la Manche occidentale. Echantillonnage, composition qualitative et quantitative. *Annales de l'institut Oceanographique*, 65, 37-55.

Dauvin, J.-C. 1992. Cinétique du recrutement et croissance des juvéniles d'*Owenia fusiformis* Delle Chiaje en Baie de Seine (Manche Orientale). *Oceanologica Acta*, 15. 187-196.

Dauvin, J. C. & Gillet, P. 1991. Spatio-Temporal variability of the demographic structure of *Owenia fusiformis* Delle Chiaje (Annelida-Polychaeta) from the Bay of Seine (Eastern English channel). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 152, 105-122.

Davoult, 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 d'Université de l'Université de Lille, 213pp.

Davoult, D. 1989. Structure démographique et production de la population d'*Ophiothrix fragilis* (Abildgaard) du détroit du Pas-de-Calais (France). *Vie Marine*, HS, 10, 116-127.

Davoult, D., Dewarumez, J. M., Prygiel, J. & Richard, A. 1988. Carte des peuplements benthiques de la partie française de la Mer du Nord et notice. Station Marine de Wimereux ; Université de Lille ; IFREMER.

Davoult, D., Gounin, F. & Richard, A. 1990. Ecologie des bancs d'*Ophiothrix fragilis* (Abildgaard) var. *pentaphyllum* du détroit du Pas-de-Calais (France). *Echinoderm Research*, de Ridder, C., Dubois, P., Lahaye, M. C., et Jangoux, M. (édits), 159-164.

Dolédec, S. & Chessel, D. 1994. Co-inertia analysis : an alternative method for studying species-environment relationships. *Fresh. Biol.*, 31. 277-294.

Downing, J. A. 1989. Precision of the mean and the design of benthos sampling programmes: caution revised. *Marine Biology*. 130, 231-234.

Dufrêne, M. and Legendre, P. 1997. Species assemblages and indicator species: The need for a flexible asymmetrical approach. *Ecological Monographs* 67, 345-366.

Fore, L. S., Karr, J. R. & Wissemann, R. 1996. Assessing invertebrate response to human activities: Evaluating alternative approaches. *Journal of the North American benthological Society*. 15, 212-231.

Fraschetti, S., Giangrande, A., Terlizzi, A. & Boero, F. 2002. Pre- and post-settlement events in benthic community dynamics. *Oceanologica Acta*- uncorrected proofs.

Fromentin, J. M., Ibanez, F. Dauvin, J. C., Dewarumez, J. M. & Elkaim, B. 1997. Long term changes of four macrobenthic assemblages from 1978 to 1992. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.* 77. 287-310.

Frontier, S. 1983. *Stratégies d'échantillonnage en écologie*. Collection d'écologie 17. Editeurs Masson, Paris. 494 pp.

Gaertner, J.-C. 1997. *Organisation des assemblages démersaux dans le golfe du Lion : structures spatiales et stabilité temporelle* Thèse de doctorat, Université de la Méditerranée, Observatoire des Sciences de l'Univers, Centre d'Océanologie de Marseille.

Gentil, F. 1976. *Distribution des peuplements benthiques en Baie de Seine*. Thèse 3ème cycle, Université Paris VI, 116pp.

Gentil, F. 1980. Les peuplements benthiques de la Baie de Seine : caractères généraux et liaisons biogéographiques. *Comptes rendus aux 105<sup>ème</sup> congrès nat. Soc. Sav., Caen, Sci. III*, 125-138.

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 et Milieu*. 38, 207-212.

Gentil, F. & Cabioch, L., 1997. *Carte des peuplements macrobenthiques de la Baie de Seine et Manche centrale sud*. Carte et notice explicative de la carte. Edition de la Station Biologique de Roscoff, 18 pp.

Gentil, F., Irlinger, J. P., Elkaim, B. & Proniewski, F. (1986). Premières données sur la dynamique du peuplement macrobenthique des sables fins envasées à *Abra alba* de la baie de Seine orientale. *Actes de Colloques IFREMER 4*, 409-420.

Ghertsos, K., Luczak, C. & Dauvin, J.-C. (2001). Identification of global and local components of spatial structure of marine benthic communities: example from the Bay of Seine (Eastern English Channel). *Journal of Sea Research* 45, 63-77.

Glémarec, M. 1973. The benthic communities of the European North Atlantic continental shelf. *Oceanography and Marine Biology Annual Review*. 11, 263-289.

Guillaud, J. F., Andrieux, F. & Ménesguen, A. 2000. Biogeochemical modelling in the Bay of Seine (France): an improvement by introducing phosphorus nutrient cycles. *Journal of Marine Systems*. 25, 369-386.

Harff, J. E. & Davis, J. C. (1990). Regionalization in geology by multivariate classification. *Mathematical Geology* 22, 573-588.

Harff, J. E., Davis, J. C. & Eiserbeck, W. (1993). Predictions of hydrocarbons in sedimentary basins. *Mathematical Geology* 25, 925-936.

Harvey M. & Bourget E. 1997 Recruitment of marine invertebrates onto arborescent epibenthic structures: active and passive processes acting at different spatial scales *Marine Ecology - Progress Series*, 153, 203-215

- He, F., Legendre, P. & Bellehumeur, C. 1994. Diversity pattern and spatial scales : a study of a tropical rainforest of Malaysia. *Environmental and Ecological Statistics*. 1, 265-286.
- Herman, P. M. J., Middelburg, J. J., Widdows, J., Lucas, C. H. & Heip, C. H. R. 2000. Stable isotope labelling experiments confirm the importance of microphytobenthos as food for macrofauna. *Marine Ecology Progress Series*. 204, 79-92.
- Holme, N. A. 1961. The bottom fauna of the English Channel. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*. 41, 397-461.
- Holme, N. A. 1966. The bottom fauna of the English Channel. Part II *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*. 46, 401-493.
- Jelinski, D. E. & Wu, J. G. 1996. The modifiable areal unit problem and implications for landscape ecology. *Landscape Ecology*. 11, 1298-140.
- Jones, N.S. 1950. Marine bottom communities. *Biological Review*. 25:283-313.
- Keitt, T. H., Bjornstad, O. N., Dixon, P. M. & Citron-Pousty, S. 2002. Accounting for spatial pattern when modeling organism-environment interactions. *Ecography*. 25, 616-625.
- Kendall, M. A. & Widdicombe, S. 1999. Small scale patterns in the structure of macrofaunal assemblages of shallow soft sediments. *Journal of experimental marine biology and ecology*. 237, 127-140.
- Kenkel, N.C. 1988. Spectral analysis of hummock-hollow pattern in a weakly minerotrophic mire. *Vegetatio* 78: 45-52.
- Kenkel, N. C., Juhasz-Nagy, P. & Podani, J. 1989. On sampling procedures in population and community ecology. *Vegetatio*. 83, 195-207.
- Kenkel, N. C. & Walker, D. J. 1996. Fractals in biological Sciences. *Coenoses*. 11, 77-100.
- Kolasa, J. & Pickett, S.T.A. 1991. *Ecological heterogeneity*. Ecological Studies 86. Springer-Verlag, New York. U.S.A.
- Kostylev, V. & Erlandsson, J. (2001). A fractal approach for detecting spatial hierarchy and structure on mussel beds. *Marine Biology* 139, 497-506.
- Kostylev, V. E., Todd, B. J., Fader, G. B. J., Courtney, R. C., Cameron, G. D. M. & Pickrill, R. A. 2001. Benthic habitat mapping on the Scotian Shelf based on multibeam bathymetry, surficial geology and sea floor photographs. *Marine Ecology Progress Series*. 219. 121-137.
- Kostylev, V. E., Courtney, R. C., Robert, G. & Todd, B. J. 2002. Stock Evaluation of giant scallop (*Placopecten magellanicus*) using high-resolution acoustics for sea-bed mapping. *Fisheries Research*. 1421, 1-14.

Künitzer, A., Basford, D., Craeymeersch, J. A., Dewarumez, J. M., Dörjes, J., Duineveld, G., Eleftheriou, A., Heip, C., Herman, P. M. J., Kingston, P., Niermann, U., Rachor, E., Rumohr, H. & de Wilde, P. 1992 The benthic fauna of the North Sea : species distribution and assemblages. ICES Journal of marine sciences 49, 127-143.

Lagadeuc, Y. 1990. Processus hydrodynamiques, dispersion larvaire et recrutement en régime mégatidal. Exemple de *Pectinaria koreni* (annélide polychète), en Baie de Seine (Manche). Thèse doctorat 3ème cycle, USTL.

Lambert, R. 1991. Recrutement des espèces benthiques à larves pélagiques en régime mégatidal. Cas *Pectinaria koreni* (Malmgren), annélide polychète. Thèse doctorat de 3ème cycle, Université de Rennes I. 176 pp.

Larsonneur, C. 1971. Manche centrale et Baie de Seine : géologie du substratum et des dépôts meubles. Thèse de doctorat d'état en Sciences Naturelles. Université de Caen. 394pp.

Larsonneur, C. Bouysse, P. & Auffret, J. P. 1982. The superficial sediments of the English Channel and its western approaches. *Sedimentology*, 29, 851-864.

Lebart, L. 1969. Analyse statistique de la contiguïté. Publication de l'Institut de Statistiques de l'Université de Paris, 28, 81-112.

Legendre, P. 1993. Spatial autocorrelation: trouble or new paradigm? *Ecology*. 74 (6), 1659-1673.

Legendre, P. & Legendre, L. (1998). *Numerical Ecology*, pp. 853. Amsterdam: Elsevier.

Legendre, P. & Fortin, M. J. 1989. Spatial pattern and ecological analysis. *Vegetatio*. 80, 107-138.

LeHir, P., Salomon, J. C., LeProvost, C., Chabert d'Hyères, G. & Mauvais, J. L. 1985. Approche de la circulation résiduelle en baie de Seine. Colloque Baie de Seine. Caen 24-26 avril 1985.

Levin, S. A. 1992. The problem of pattern and scale in ecology. *Ecology*. 73, 1943-1967.

Lindgarth, 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. *Marine Ecology Progress Series*. 116, 85-97.

Luczac, C. 1996. Dynamique du recrutement au sein du peuplement *Abra alba* dans la baie sud de la Mer du Nord: Approche Systémique. Thèse de doctorat. Université des Sciences et Technologies de Lille 1.

Luczak, C. 1999. Les changements à long terme de la diversité spécifique dans les séries macrobenthiques subtidales : quelle interprétation ? Exemple du site de Gravelines (baie sud de la mer du Nord). *Océanis*. 25(3), 377-393.

- Ludwig, J. A. & Goodall, D. 1978. A comparison of paired- with blocked-quadrat variance methods for the analysis of spatial pattern. *Vegetatio*. 38, 49-59.
- Marchant, R. 1999. How important are rare species in aquatic ecology and bioassessment? A comment on the conclusions of Cao et al. *Limnology and Oceanography*. 44, 1840-1841.
- Matheron, G. 1984. The selectivity of the distributions and the "second principle of geostatistics", In *Geostatistics for Natural Resource Characterization*. Verly, G., David, M., Journel, M. G. & Maréchal, A. (eds), Riedel Publishers, Dordrecht, pp 421 - 433, 1984.
- Méot A., Chessel D. & Sabbatier R. 1993. Opérateurs de voisinage et analyse des données spatio-temporelles. Lebreton J. D. & Asselain B. (eds). *Biométrie et environnement*. Masson, Paris, 45-71.
- Morrisey, D.J., Howitt, L., Underwood, A.J. & Stark, J.S. 1992. Spatial variation in soft sediment benthos. *Marine Ecology Progress Series*. 81, 197-204.
- Openshaw, S. 1984, Concepts and techniques in modern geography number 38: the modifiable areal unit problem. *Geobooks*.
- Orloci, L. 1993. The complexities and scenarios in ecosystem analysis. Pages 423-432 in Patil, G. P. and Rao, C.R. (eds) *Multivariate environmental statistics*. North-Holland, Amsterdam, The Netherlands.
- Paine, R. T. & Levin, S. A. 1981. Intertidal landscapes : disturbances and dynamics of pattern. *Ecological Monographs*. 51, 145-178.
- Palmer, M. W. 1988. Fractal geometry: a tool for describing spatial patterns of plant communities. *Vegetatio* 75. 91-102.
- Palmer, M. W. & White P. S. 1994. On the existence of ecological communities. *Journal of Vegetation Science*. 5. 279-282.
- Perry, J., Liebhold, A. S., Rosenberg, Dungan, M. S. J., Miriti, M., Citron-Pousty, S. I. & Jakomulska, A. 2002. Illustrations and guidelines for selecting statistical methods for quantifying spatial pattern in ecological data. *Ecography*. 25, 578-600.
- Petersen, C. G. J. 1918. The sea bottom and its production of fish-food. III. A survey of the work done in connection with valuation of the Danish waters from 1883-1917. Report of the Danish Biological Station to the Board of Agriculture. 25, 1-62.
- Picton, B.E. & Costello M. J. 1998. The BioMar biotope viewer: a guide to marine habitats, fauna and flora in Britain and Ireland, Environmental Sciences Unit, Trinity College, Dublin, Ireland.
- Podani, J., Czarán, T. & Bartha, S. 1993. Pattern, area and diversity : the importance of spatial scales in species assemblages. *Abstracta botanica*. 17, 35-51.
- Prygiel, J. 1987. Etude d'un peuplement à *Ophelia borealis* et de l'annélide *Nephtys cirrosa* (Ehlers, 1868) en Manche orientale et en mer du Nord occidentale. Thèse 3<sup>ième</sup> cycle. Université des Science et Technologies, Lille 1. 128pp.

Ropert, M. & Dauvin, J.C., 2000. Recruitment and proliferation of a *Lanice conchilega* (Pallas) population (Annelida : Polychaeta, Terebellidae) in the Bay des Veys (Western part of the Bay of Seine). *Oceanologica Acta*, 23, 529-546.

Rosenzweig, M. 1999. Enhanced: heeding the warning in biodiversity's basic law. *Science*, 284, 276-278.

Rossi, F. & Lardicci, C. 2002 Role of the nutritive value of sediment in regulating population dynamics of the deposit feeding polychaete *Streblospio shrubsolii*. *Marine Biology*. 140, 1129-1138.

Rossi R. E., Mulla D. J., Journel A. G., & Franz E. H., 1992 Geostatistical tools for modelling and interpreting ecological spatial dependence. *Ecological Monographs*. 62 (2), 277-314.

Salomon, J. C. 1985. Courantologie calculée en baie de Seine. Colloque Baie de Seine. Caen 24-26 avril 1985.

Sanvicente-Añorve, L. E. 1995. Détermination des trscutures benthiques spatiales en Manche Orientale au moyen de méthode d'analyse multivariable et de techniques d'interpolation. (exemple de gestion et de traitement d'une base de données en écologie marine). Thèse de doctorat de l'Université de Paris VI, Paris 169pp.

Sanvicente-Añorve, L. E., Leprêtre, A. & Davoult, D. 1996. Large scale spatial patterns of the macrobenthic diversity in the Eastern English Channel. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*. 76, 153-160.

Schneider, D. C., Walters, R., Thrush, S. F. & Dayton, P. K. 1997. Scale-up of ecological experiments: density variation in the mobile bivalve *Macoma liliana* Iredale. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. 216 (1-2), 129-152.

Skilleter, G. A. 1996. An experimental test of artefacts from repeated sampling in soft sediments. *Journal of experimental marine biology and ecology*. 205, 137-148.

Soetaert, K., Middelburg, J. J., Herman, P.M.J. & Buis, K. 2000. On the coupling of benthic and pelagic biogeochemical models. *Earth-science reviews*, 51. 173-201.

Souissi, S., Ibanez, F., Ben Hamadou, R., Boucher, J., Cathelineau, A. C., Blanchard, F. & Poulard, J. C. 2001. A new multivariate mapping method for studying species assemblages and their habitats : example using bottom trawl surveys in the Bay of Biscay (France). *Sarsia* 86, 527-542.

Souza, W. P. 1985. Disturbance and patch dynamics on rocky intertidal shores. Pages 101-124 in Pickett S.T. and White, P.W. (eds). *The ecology of natural disturbance and patch dynamics*. Academic Press, New York, New York, U.S.A.

Statzner, B., Bis, B., Dolédec, S. & Usseglio-Polatera, P. 2001. Perspectives for biomonitoring at large spatial scales : a unified measure for the functional composition of invertebrate communities in European running waters. *Basic and Applied Ecology*. 2, 73-85.

Sylvand, B. 1995. La Baie des Veys, 1972-1992 : Structure et évolution à long-tèrme d'un écosystème benthique intertidal de substrat meuble sous influence estuarienne. Thèse doctorat d'état, Université de Caen, 407 pp.

Ter Braak, C. J. F. 1986. Canonical correspondence analysis : a new eigenvector technique for multivariate direct gradient analysis. *Ecology*. 67 (5), 1167-1179.

Thiébaud E., 1994. Dynamique du recrutement et dispersion larvaire de deux annélides polychètes, *Owenia fusiformis* et *Pectinaria koreni*, en régime megatidal (Baie de Seine orientale, Manche). Thèse de doctorat, Université Paris VI.

Thiébaud, E., Cabioch, L., Dauvin, J.C., Retière, C. & Gentil, F. 1997. Spatio-Temporal Persistence of the *Abra alba-Pectinaria koreni* muddy-fine sand community of the eastern Baie of Seine. *J. Mar. Biol. Ass. U. K.* 77, 1165-1185.

Thioulouse, J., Chessel, D. & Champely, S. 1995. Multivariate Analysis of spatial patterns: a unified approach to local and global structures. *Environmental, Ecological Statistics*, 2.1-14

Thorson, G. 1957. Bottom communities (sublittoral or shadow shelf). *Geological Society of America*, 67: 461-534.

Thrush, S. F. 1991. Spatial patterns in soft-bottom communities. *Trends Ecol. Evol.* 6. 75-79.

Toulemont, A. 1972. Influence de la nature granulométrique des sédiments sur les structures benthiques. Baies de Douarnenez et d'Audierne (Ouest-Finistère). *Cahiers de Biologie Marine* 13, 91-136.

Underwood, A. J. 1981. Techniques of analysis of variance in experimental marine biology and ecology. *Oceanography and Marine Biology Annual Review*. 19, 513-605.

Underwood, A., J., & Chapman, M., G. 1996. Scales of spatial patterns of distribution of intertidal invertebrates. *Oecologia* 107, 202-224.

Van der Meer, J. 1997. Sampling design of monitoring programmes for marine benthos: a comparison between the use of fixed versus randomly selected stations. *Journal of Sea Research* 37, 167-179.

Wieking, G. & Kröncke, I. 2001. Decadal changes in macrofauna communities on the Dogger Bank caused by large-scale climate variability. *Senckenbergiana Maritima*, 31(2), 125-142.

Wiens, J. A. 1989. Spatial scaling in ecology. *Functional Ecology* 3 : 385-397.

Wiens, J. A., & B. T. Milne. 1989. Scaling of 'landscapes' in landscape ecology, landscape ecology from a beetle's perspective. *Landscape Ecology* 3, 87-96.

---

Ysebaert, T., Meire, P., Herman, P. M. J. & Verbeek, H. 2002. Macrobenthic species response surfaces along estuarine gradients: prediction by logistic regression. *Marine Ecology Progress Series. Sous presse.*

Zavatarelli, M., Baretta, J.W., Baretta-Bekker, J.G. & Pinardi, N. 2000. The dynamics of the Adriatic sea ecosystem. An idealised model study. *Deep Sea research 1*, 47. 937-970.

Zühlke, R., Alvsvag, J., Boois, I., DeCotter, J. Ehrich, S., Ford, A., Hinz, H., Jarre-Teichmann, A., Jennings, S., Kröncke, I., Lancaster, J., Piet, G. & Prince, P. 2001. Epibenthic biodiversity in the North Sea. *Senckenbergiana Maritima*, 31(2), 125-142.

## **ANNEXES**

## **A : Publication I**

Ghertsos, K. Luczak, C. Dewarumez, J.M. & Dauvin, J.C. 2000 Influence of spatial scales of observation on temporal change in diversity and trophic structure of fine sand communities from the English Channel and the southern North Sea. *ICES Journal of Marine Science* 57 : 1481-1487.

**B : Publication II.**

Ghertsos, K. Luczak, C. & Dauvin, J.C. 2001 Identification of global and local components of spatial structure of marine benthic communities: example from the Bay of Seine (Eastern English Channel). *Journal of Sea Research* 45, pp. 63-77.

## **C : Manuscrit I**

Dauvin, J.C. Gomez-Gestera J.-L. Gentil, F. Ghertsos, K. Ropert, M. Sylvand, B. and Thiébaud, E. Spatio-temporal changes of subtidal macrobenthic communities in the Bay of Veys (western Bay of Seine, English Channel). *En préparation*.

---

**RESUME** La structure spatio-temporelle du macrobenthos de la baie de Seine a été cartographiée, puis mise en relation avec les paramètres de l'environnement et enfin analysée à différentes échelles spatiales d'observations. Cette étude permet de mieux comprendre l'effet de l'incorporation de la dimension spatiale dans l'analyse du macrobenthos. Les données proviennent de deux campagnes d'échantillonnage, en septembre 1998 et en mai 1999, sur l'ensemble de la baie, et d'études conduites à plus petites échelles. La méthode de cartographie employée a identifié quatre groupes au sein de la baie. Parmi eux, le peuplement côtier des sables fins à *Abra alba* - *Pectinaria koreni* domine en automne, alors que celui des bancs denses d'*Ophiothrix fragilis* situé au large est dominant au printemps. A méso-échelle et aux deux saisons, la granulométrie et la profondeur structurent le mieux le macrobenthos. En revanche, au sein de chaque groupe, les relations espèces-environnement montrent une grande variabilité spatio-temporelle. Le changement d'échelle spatiale d'observation a montré l'étroite liaison existant entre ce changement d'échelle et les images en résultant. De plus, selon l'espèce considérée, la prise en compte dans les analyses soit des réplicats individuels, soit des stations cumulées a également un effet sur la représentation de leur répartition. Dans le cas des bancs denses d'*Ophiothrix fragilis*, le cumul des réplicats a formé des structures totalement isolés. En revanche, en considérant les données, réplicat par réplicat, une forte hétérogénéité spatiale est observée. Au niveau du peuplement, l'échelle de 15 km semblerait être suffisante pour pouvoir définir les grandes structures benthiques existantes. Des théories alternatives expliquant les structures et leurs liens avec les paramètres de l'environnement sont discutées et des perspectives de recherche sont proposées.

---

### **SPATIO-TEMPORAL MACROBENTHIC COMMUNITY STRUCTURE OF THE BAY OF SEINE AT DIFFERENT OBSERVATIONAL SCALES**

---

**ABSTRACT** The spatio-temporal macrobenthic structure of the bay of Seine was mapped, related to environmental parameters and finally analysed at different observational spatial scales. This study united all past work carried out in the area concentrating also on the incorporation of spatial scale into macrobenthic analysis. Data comes from two sampling surveys, September 1998 and May 1999, taken over the whole bay, as well as some studies carried out over smaller extents. The mapping technique identified four groups within the bay. Amongst these, the coastal muddy fine sand *Abra alba* - *Pectinaria koreni* community dominating in autumn was identified, followed by dense patches of *Ophiothrix fragilis* dominating in spring at the northern part of the bay. Sediment grain-size and depth were found to structure the macrobenthos most, at a meso-scale and over both seasons. However relationships varied spatio-temporally concerning individual groups within the bay. Modification of the observational spatial scale had a noticeable effect upon resulting images. Furthermore, the consideration of sites as individual or sums of replicates was shown to give varied results depending upon which species was targeted. In the case of *Ophiothrix fragilis*, the summing up of replicates formed isolated groups. However, when individual replicate data was used, high spatial heterogeneity was observed. At the community level, the 15 km range appeared to be sufficient in defining larger structures within the bay. Alternative theories explaining structures and their links with environmental parameters are discussed and futures research directions are proposed.

---

**DISCIPLINE** Biodiversité et écosystèmes fossiles et actuels, option Océanologie Biologique

---

**MOTS-CLES** Manche Orientale, Baie de Seine, Macrobenthos, Echelles spatiales d'observation, Analyses spatio-temporelles, Cartographie des peuplements

---

Station Marine de Wimereux, Université des Sciences et Technologies de Lille, ELICO, CNRS UMR 8013, 28 Avenue Foch, BP 80, 62930 Wimereux, France.