

ACADEMIE DE MONTPELLIER

UNIVERSITE DE MONTPELLIER (MONTPELLIER II)
SCIENCES ET TECHNIQUES DU LANGUEDOC

THESE

présentée à l'Université des Sciences et Techniques du Languedoc
pour obtenir le diplôme de DOCTORAT

Spécialité :
Physiologie, Biologie des Organismes et des Populations
Biologie des Populations et Ecosystèmes

ETUDE PLURIDISCIPLINAIRE EN ECOLOGIE LAGUNAIRE (ETANG DE THAU, FRANCE): STRATEGIE D'ECHANTILLONNAGE ET ORGANISATION SPATIALE DU PHYTOPLANCTON

par

JARRY Vincent

Maitre ès Sciences
Université de Montréal

Soutenue le 17 septembre 1990 devant le jury composé de :

M. M. Amanieu
M. P. Legendre
M. G. Jacques
M. G. Lasserre
M. J.M. Delous-Paoli
M. G.-F. Frisoni

Professeur, U.S.T.L.
Professeur, U. de Montréal
Directeur de recherche, CNRS
Professeur, U.S.T.L.
Directeur, IFREMER-Sète
Chargé d'étude, IARE

Président
Rapporteur
Rapporteur
Assesseur
Assesseur
Assesseur

A mes amitiés, de France, du Québec... et d'ailleurs.

...Car de même que ce sont les petits ruisseaux qui font les grandes rivières, c'est l'accumulation des petites recherches modestes, sans histoire, qui rend possible les grandes percées de la science.

C'est pourquoi, sur la tombe imaginaire du Chercheur inconnu, faiblement éclairée par la flamme froide bien connue des physiciens, je propose cette devise inspiré du beau vers d'Aragon:

*Tout le monde n'est pas Cézanne
Nous nous contenterons de peu.*

Car ce qui justifie l'existence du Chercheur inconnu, ce n'est pas la découverte, qui est l'éclair inattendu d'un millième de seconde, mais le cheminement patient et passionné, qui trouve en lui sa propre récompense.

Fernand Séguin, Prix Kelliga 1977, UNESCO.
extrait de *Le Chercheur inconnu*, Le cristal et la chimère.

REMERCIEMENTS

Monsieur Michel Amanieu,
Directeur du laboratoire d'Hydrobiologie Marine et Continentale.
U.R.A. C.N.R.S. 1355,
Professeur, Université de Montpellier II,
Sciences et Techniques du Languedoc.

Vous acceptez d'être mon directeur de thèse, ^{avec} accueilli dans votre laboratoire et vous me faites l'honneur de présider ce jury. C'est beaucoup pour un seul homme. En tant que Directeur Général du programme ECOTHAU vous avez toujours fait en sorte que j'obtienne tous les outils nécessaires à la réalisation de mon projet de recherche. Permettez moi de vous exprimer toute ma gratitude et ma reconnaissance.

Monsieur Pierre Legendre,
Professeur titulaire, département des sciences biologiques,
Université de Montréal.

Vous avez été le premier à m'offrir un véritable emploi de scientifique, depuis vous n'avez cessé de me faire confiance. Votre compétence et vos enseignements en biostatistique m'ont fortement influencé. En plus de m'avoir conseillé sans relâche dans ce domaine, je vous dois de m'avoir donné l'opportunité d'effectuer mes études de doctorat en France. Veuillez accepter mes plus vifs remerciements.

Monsieur Guy Jacques,
Directeur de Recherche C.N.R.S.,
Laboratoire Arago, Banyuls sur Mer.

Vous avez eu, en tant que responsable du compartiment phytoplanctonique du programme ECOTHAU et co-directeur de thèse, la tâche de diriger ma réflexion dans le domaine de l'écologie planctonique. Votre aide désintéressée et vos nombreux conseils m'ont permis d'élargir mes connaissances en écologie aquatique. J'espère que vous trouverez dans cette thèse l'aboutissement des efforts que vous avez investis en moi et acceptez l'expression de mes plus chaleureux remerciements.

Monsieur Gérard Lasserre,
Professeur, Université de Montpellier II,
Sciences et Techniques du Languedoc.

Vous avez pendant deux ans partagé mes levées du jour au laboratoire. Vous me faites l'honneur de juger mon travail, vos connaissances en écologie lagunaire seront pour moi un grand atout. Qu'il me soit permis de vous adresser mes remerciements respectueux.

Monsieur Jean Marc Deslous-Paoli,
Responsable du Laboratoire d'Environnement Méditerranéen,
IFREMER-Sète.

Vous avez accepté de critiquer ce travail et de participer au jury de thèse, qu'il me soit permis de vous adresser mes plus respectueux remerciements.

Monsieur Guy-François Frisoni,
Chargé d'étude, I.A.R.E.,
Secrétaire Général du programme ECOTHAU.

Vous avez été tout le long de mes travaux de doctorat, -des sorties corsées sur l'étang à la rédaction d'articles scientifiques-, ~~été~~ une source d'encouragements inépuisable. Vous avez eu plus souvent qu'un autre la tâche de m'indiquer la direction à prendre. Au delà de vos enseignements sur l'écologie du domaine paralique, vous m'avez servi (à votre insu) de "modèle" d'humanité. Vos enseignements sur la diplomatie humaine sont sûrement les plus précieux souvenirs que je garde de vous. Les remerciements que je vous adresse ici se veulent également l'expression de ma profonde amitié.

J'ai bénéficié pour réaliser ce doctorat de deux bourses l'une du Ministère des Affaires Étrangères de France et l'autre du Fond F.C.A.R. du ministère de l'enseignement supérieur du gouvernement du Québec.

La réalisation d'une thèse de doctorat dans le cadre d'un programme multidisciplinaire ne peut se faire sans l'aide de nombreuses personnes qui m'est impossible de toutes nommer ici.

Mes premiers remerciements vont aux membres du compartiment phytoplancton du programme ÉCOTHAU. Aux C. Descolas-Gros, M. Fiala, M. Neveux, L. Oriol, M. Panouse: MERCI. Vous avez participé activement et avec un enthousiasme délirant à l'échantillonnage des variables phytoplanctoniques, vous avez également su rendre agréable mes nombreux séjours à Banyuls sur Mer. Sans votre aide désintéressée et anonyme ce travail n'aurait jamais été réalisé. Un clin d'oeil tout spécial s'adresse à Michel Panouse, qui non seulement lors des sorties sur le terrain, -où ses talents de navigateur furent mis à l'épreuve-, mais également lors de l'élaboration du traitement statistique de ce travail a été d'une aide amicale "non quantifiable" mais "très hautement significative".

A l'ensemble des membres du programme ECOTHAU, qui m'ont donné l'opportunité de vivre des moments inoubliables et l'impression de partager une aventure scientifique hors du commun: merci très profondément. Merci également pour la confiance que vous m'avez accordée dès mon arrivée à Montpellier. Sachez seulement qu'il n'était pas nécessaire de recouvrir le Languedoc de 30 cm de neige à mon arrivée!

Merci aux membres du Laboratoire d'Hydrobiologie Marine et Continentale de leur accueil et de m'avoir enduré quotidiennement au sein de leur espace vital; merci à M. Troussellier pour le plaisir d'avoir refait ensemble, tant de fois, la biostatistique...

Aux thésards du Laboratoire d'Hydrobiologie Marine et Continentale et autre "ECOthésards": E. Dutrieux, D. Jouffre, C. Alliaume, A. Balahoui, P. Gout, P. Lebaron, P. Monfort, G. Pena, M-G. Tounoux...: Grand Merci, de votre accueil, de votre hospitalité et de m'avoir adopté. Vous avez su rendre mon séjour en France agréable, me faire découvrir et apprécier votre coin de pays. Qu'il me soit permis un jour de vous recevoir chez moi pour vous faire découvrir le Québec et mon véritable accent.

Aux personnel de la bibliothèque de Biologie de l'Université de Montréal, et à Jean-Luc Verville photographe au Département de sciences biologiques de l'Université de Montréal merci de votre aide toujours aussi agréable qu'efficace.

A mes collègues étudiants diplômés du Département de sciences biologiques de l'Université de Montréal, merci de votre support moral lors de ma rédaction, merci de nos discussions à bâtons rompus sur l'écologie et la vie en général. Merci de vos amitiés.

En tant qu'étudiant étranger en France, j'ai eu le bonheur de partager mes joies et mes peines d'immigrant avec beaucoup d'étudiants des quatre coins du monde. A tout ce monde sachez qu'au fil des discussions sans détour et sans préjugé vous avez fortement changé ma conception de la vie et du monde.

A ma famille et mes amis du Québec merci de ne m'avoir pas oublié malgré mes lettres trop peu nombreuses et mes absences prolongées.

A Chantal, merci pour ta compréhension, ton soutien, ta tendresse... et d'avoir choisi de partager ma vie.

TABLES DES MATIERES

	pages
Chapitre I: <u>INTRODUCTION GENERALE</u>	1
Chapitre II: <u>MATERIELS ET METHODES</u>	
II.1. SITE DE L'ETUDE	7
II.2. ECHANTILLONNAGE SPATIAL ET TEMPOREL	7
II.3. PIGMENTS CHLOROPHYLLIENS	9
II.4. COMMUNAUTES PHYTOPLANCTONIQUES	11
II.5. METHODES DE MESURES DES DIFFERENTES VARIABLES BIOTIQUES ET ABIOTIQUES	12
Chapitre III: <u>STRATEGIE D'ECHANTILLONNAGE ADAPTEE A L'ETUDE SIMULTANEE DE DIFFERENTES VARIABLES ECOLOGIQUES DANS UN ECOSYSTEME LAGUNAIRE</u>	
III.1. INTRODUCTION	14
III.2. METHODOLOGIE	15
III.2.1. Echantillonnage spatial	15
III.2.1.1. <u>Méthode I: Groupement univariable/Consensus</u>	17
III.2.1.2. <u>Méthode II: Groupement multivariable/Choix aléatoire</u>	18
III.2.1.3. <u>Méthode III: Groupement multivariable/Centroïde</u>	18
III.2.1.4. <u>Méthode IV: Groupement multivariable/Maximisation de la variance</u>	19
III.2.2. Echantillonnage temporel	19
III.3. RESULTATS	20
III.3.1. Exemples de répartition spatiale	20
III.3.1.1. <u>Structures de type régulière</u>	20
III.3.1.2. <u>Structures de type irrégulier</u>	22
III.3.1.3. <u>Absence de structure spatiale</u>	25
III.3.2. <u>Comparaison de méthodes de sélection des stations d'échantillonnage</u>	28
III.3.3. Echelle de variabilité temporelle	32
III.4. DISCUSSION	33
III.4.1. Echantillonnage spatial	33
III.4.2. Echantillonnage temporel	36
III.5. CONCLUSION	37

TABLES DES MATIERES (suite)

pages

Chapitre IV: REPARTITION SPATIALE DE PIGMENTS CHLOROPHYLLIENS ET DU PHYTOPLANCTON DANS UN ECOSYSTEME LAGUNAIRE (ETANG DE THAU)

IV.1. INTRODUCTION	39
IV.2. METHODOLOGIE	41
IV.2.1. Interpolation spatiale	41
IV.2.2. Partition de l'étang en zones homogènes des pigments chlorophylliens	41
IV.2.3. Partition de l'étang en zones homogènes des peuplements phytoplanctoniques	41
IV.2.4. Ordination	43
IV.3. RESULTATS ET DISCUSSION	43
IV.3.1. Répartition des pigments phytoplanctoniques	43
IV.3.1.1. <u>Chlorophylle a : indicateur de la biomasse</u>	43
IV.3.1.2. <u>Descriptions des cartographies obtenues avec les groupements avec contrainte</u>	47
IV.3.2. Comparaison des répartitions spatiales des peuplements phytoplanctoniques et des pigments chlorophylliens	55
IV.3.2.1. <u>Juin 1986</u>	55
IV.3.2.2. <u>Octobre 1986</u>	60
IV.3.2.3. <u>Février 1987</u>	61
IV.3.2.4. <u>Mai 1987</u>	62
IV.3.2.5. <u>Toutes campagnes confondues</u>	63
IV.3.3. Interprétation de la répartition spatiale alguale	66
IV.3.3.1. <u>Variables physiques</u>	66
IV.3.3.2. <u>Sels nutritifs</u>	69
IV.3.3.3. <u>Influence des zones de conchyliculture sur la répartition des pigments</u>	71
IV.3.4. Phytoplancton et fonctionnement général de l'étang de Thau	73
IV.4. CONCLUSION	76

Chapitre V: MODELISATION ECOLOGIQUES D'UN PEUPEMENT PHYTOPLANCTONIQUE DE LAGUNE (ETANG DE THAU) SOUJES AUX INFLUENCES MARINE ET CONTINENTALE

V.1. INTRODUCTION	78
V.2. METHODOLOGIE	81
V.2.1. Modélisation écologique	81
V.2.1.1. <u>Variables à expliquer</u>	81
V.2.1.2. <u>Variables explicatives</u>	83
V.3. RESULTATS ET DISCUSSION	87
V.3.1. Modélisation écologique	87
V.3.1.1. <u>Chlorophylle a</u>	87
V.3.1.2. <u>Chlorophylle c / chlorophylle a</u>	89
V.3.1.3. <u>Chlorophylle b / chlorophylle a</u>	91
V.3.1.4. <u>Les variables délaissées par les trois modèles</u>	92
V.4. CONCLUSIONS	96

TABLES DES MATIERES (suite)

pages

Chapitre VI: <u>ESSAI D'OPTIMISATION DE PLANS D'ECHANTILLONNAGE DANS UN ECOSYSTEME LAGUNAIRE (ETANG DE THAU) STRATIFIE SPATIALEMENT</u>	
VI.1. INTRODUCTION	99
VI.1.1. But	100
VI.1.2. Pourquoi et comment définir une strate?	100
VI.1.3. Comment sélectionner <u>une seule</u> station par strate?	102
VI.2. METHODOLOGIE	103
VI.2.1. Le choix des variables pour la stratification spatiale	103
VI.2.2. Stratification de l'écosystème	103
VI.2.3. Sélection des stations	105
VI.2.4. Critère de comparaison	105
VI.3. RESULTATS ET DISCUSSION	106
VI.3.1. Effet des variables lors de la stratification	106
VI.3.2. Effet du groupement avec contrainte spatiale	110
VI.3.3. Sous-échantillonnages systématiques	112
VI.4. CONCLUSION	113
Chapitre VII: <u>CONCLUSION GENERALE</u>	115
<u>BIBLIOGRAPHIE</u>	123
<u>LISTE DES FIGURES</u>	135
<u>LISTE DES TABLEAUX</u>	137
<u>LISTE DES ANNEXES</u>	138

Chapitre I. INTRODUCTION GENERALE

Cette étude fait partie intégrante du programme de recherche multidisciplinaire ECOTHAU. Les objectifs de ce programme sont décrits par Amanieu *et al.* (1989). Le domaine paraliq (plans d'eau se situant entre le continent et la mer mais étant en relation avec celle-ci, comme par exemple les lagunes) en Méditerranée est d'une grande importance autant d'un point de vue historique, économique et social qu'écologique. Au fil des ans, avec l'industrialisation croissante et les aménagements associés, cette espace écologique subit de fortes agressions: remblaiements des berges, exploitation portuaire, déversements industriels et domestiques, utilisation touristique, intensification de la pêche et de l'aquaculture. L'ensemble de ces bouleversements perturbe l'écosystème aquatique et nuit à l'utilisation traditionnelle de ces bassins comme, par exemple, l'exploitation des coquillages. L'acquisition de connaissances écologiques sur ces lagunes permet de mieux prévoir les conséquences à long terme des modifications (physiques ou biologiques) de ces plans d'eau.

Le programme ECOTHAU se propose donc de procéder à une étude écologique globale d'une vaste lagune méditerranéenne, l'étang de Thau, en prenant en compte la structuration spatio-temporelle des phénomènes ainsi que la hiérarchie des processus écologiques. Plusieurs compartiments y sont étudiés: l'hydrodynamisme, les sels nutritifs, les bactéries, le phytoplancton, le zooplancton, le benthos et les mollusques filtreurs.

Le phytoplancton a été peu étudié dans l'étang de Thau (ECOTHAU, 1986) quoiqu'un premier inventaire fut effectué dès le début du siècle (Pavillard, 1905). Cet inventaire fut complété par David (1971) qui aborda également les relations trophiques du phytoplancton. Hénard (1976) fut le premier à y faire des estimations de la production primaire concluant que la productivité de l'étang pouvait atteindre jusqu'à 40 fois celle de la mer. Il établit également que l'étang est de type eutrophe. Par son rôle clé dans la nutrition des coquillages d'élevage, le comportement du phytoplancton a été étudié récemment par des chercheurs au sein d'organismes de recherche appliquée à la conchyliculture, aux pêches et l'aquaculture. Tournier *et al.* (1982) et Tournier et Pichot (1987) font de nombreuses observations permettant de mieux connaître la composition spécifique, l'évolution saisonnière des peuplements et la répartition spatiale du phytoplancton. En

1984, Frisoni dans une étude comparative de cinq lagunes méditerranéennes dont celle de Thau, utilise le phytoplancton comme indicateur de zonation biologique et l'estimation du confinement dans les écosystèmes paraliques. Cette étude permet également de comparer la communauté et la productivité du phytoplancton de Thau à d'autres milieux semblables.

Ces études ont permis de mieux cerner le rôle et l'importance du compartiment phytoplanctonique dans le domaine paralique. La présente étude se veut un prolongement des travaux déjà réalisés pour acquérir une meilleure compréhension du compartiment phytoplanctonique de l'étang de Thau. Nous avons voulu proposer une cartographie détaillée de la communauté phytoplanctonique de l'étang et mettre celle-ci en relation avec la répartition spatiale de différents pigments chlorophylliens (chlorophylle *a* et les rapports chlorophylle *b* / chlorophylle *a* et chlorophylle *c* / chlorophylle *a*).

De plus, pour mieux comprendre la répartition spatiale du phytoplancton nous avons testé une série d'hypothèses souvent avancées comme explicatives de cette répartition, mais rarement quantifiées. Les sels nutritifs, l'élevage intensif des coquillages, la biomasse du zooplancton, les apports en eaux continentale et marine, ainsi que l'hydrodynamisme sont utilisés comme hypothèses explicatives de l'évolution spatiale du phytoplancton de Thau.

Nous avons abordé ces hypothèses par l'utilisation de la modélisation régressive (ou statistique) qui permet de tester simultanément l'effet de différentes variables explicatives sans toutefois accorder une préférence aux variables se trouvant à la base ou au sommet de la chaîne alimentaire. Nous avons préféré la modélisation statistique à la modélisation déterministe car il était difficile d'établir, au départ, la valeur des paramètres à introduire dans les modèles déterministes. Bien que les résultats présentés ne peuvent difficilement être extrapolés à toutes les lagunes méditerranéennes, nous pensons avoir mis en place une palette d'outils méthodologiques et statistiques utiles à l'ensemble de l'écologie aquatique.

Outre la problématique spécifique du compartiment phytoplanctonique de l'étang de Thau nous avons également étudié celle, plus générale, de la stratégie d'échantillonnage en écologie aquatique. Les coûts en temps, en énergie et en argent des études écologiques poussent les écologistes à optimiser chacune des étapes d'un travail de recherche. L'échantillonnage ne devrait pas déroger à cette règle. Cependant, la stratégie d'échantillonnage n'obtient pas toujours l'attention qu'elle mérite; en effet on a trop souvent tendance à avoir une confiance aveugle à la statistique lors du traitement de données, pour résoudre tous les problèmes encourus lors de l'échantillonnage.

Sans aborder tous les aspects de la stratégie d'échantillonnage, nous nous sommes intéressés à un cas concret issu directement de la problématique générale du programme ECOTHAU, à savoir: comment sélectionner un sous-ensemble de stations (20) représentatif d'un ensemble plus grand (63) sans perdre d'information et tout en restant représentatif. Cette question a été étudiée pour permettre l'élaboration d'un plan d'échantillonnage pour l'étude simultanée de plusieurs compartiments écologiques du programme ECOTHAU. En effet, un des problèmes majeurs lors d'un relevé scientifique est d'harmoniser un plan d'échantillonnage spatio-temporel à un grand ensemble de variables, permettant ainsi d'optimiser l'effort lors de l'échantillonnage et de s'assurer que l'ensemble de l'information sera disponible à chacun des sites étudiés. C'est donc à ce problème particulier que nous nous sommes investis en tentant de proposer une série de méthodes, basées sur des critères statistiques objectifs, permettant de faire un choix le plus judicieux possible.

Finalement, en utilisant la même méthodologie proposée pour établir une stratégie d'échantillonnage, nous avons vérifié l'effet de ce choix de stations sur les résultats de la modélisation statistique du compartiment phytoplanctonique. La modélisation écologique étant une des finalités du programme ECOTHAU, il nous semblait donc primordial de nous intéresser aux effets de cette sélection de stations. Par ailleurs, toujours dans l'optique de contribuer à une meilleure compréhension de la problématique de l'échantillonnage, nous nous sommes interrogés sur le rôle de la stratification spatiale des écosystèmes pour la stratégie d'échantillonnage et, par

conséquence, aux effets sur la modélisation écologique.

Ce travail est constitué de quatre parties principales (chapitres III, IV, V et VI). Le chapitre III constitue une réflexion sur la stratégie d'échantillonnage adaptée à une étude multidisciplinaire en écologie aquatique. Elle permet de donner un idée d'ensemble de la répartition spatiale de différentes variables biotiques et abiotiques étudiées dans le cadre du programme ECOTHAU et de proposer quatre méthodes permettant de sélectionner des stations pour établir un plan d'échantillonnage issu de quatre campagnes de pré-échantillonnages.

Les chapitres IV et V s'intéressent plus particulièrement à l'écologie du phytoplancton de l'étang de Thau. Le chapitre IV constitue une description détaillée de la répartition spatiale du phytoplancton et de trois pigments chlorophylliens (Chlorophylle *a*, rapports Chlorophylle *b* / Chlorophylle *a* et Chlorophylle *b* / Chlorophylle *a*) dans l'étang de Thau lors des quatre campagnes de pré-échantillonnage.

Fort de cette description de la répartition spatiale du phytoplancton, nous proposons dans le chapitre V une modélisation écologique de la biomasse phytoplanctonique de l'étang de Thau. Cette étude permet de mieux comprendre le fonctionnement du compartiment phytoplanctonique de l'étang de Thau, entre autre de mettre en relief la dualité des effets des apports continentaux et marins sur la biomasse phytoplanctonique de l'étang.

Finalement le chapitre VI utilise la modélisation écologique du phytoplanctonique établie au chapitre V pour prolonger notre réflexion sur la stratégie d'échantillonnage en écologie aquatique. Nous abordons en particulier l'effet de la stratification d'un écosystème sur la stratégie d'échantillonnage.

Chapitre II: MATERIELS ET METHODES

II.1. SITE DE L'ETUDE

L'étang de Thau (fig. II.1a) occupe une superficie de 70 km² environ; il mesure 19,5 km dans sa plus grande longueur, 4,5 km dans sa plus grande largeur et représente un volume de 250 000 000 m³. Il s'allonge selon un axe NE-SO, de 3°31'50" à 3°42'30" de longitude est et de 43°20' à 43°28' de latitude nord, derrière un cordon littoral (lido) édifié entre le mont Saint-Clair et le cap d'Agde. Les échanges avec la mer sont possibles grâce à trois ouvertures, mais la majorité des échanges se fait à l'est par l'intermédiaire des canaux du port de Sète. Le bassin versant est petit, à peine 30 km², et il s'écoule par dix petits cours d'eau de 3 à 12 km de longueur (fig. II.1a). A ces tributaires on doit ajouter le canal du Midi au SO, le Canal du Rhône à Sète au NE et une source subaquatique, La Bise, débouchant au nord, dans la Crique de l'Angle, au fond d'un gouffre de 30 m. Il faut noter en terminant la présence de parcs conchylicoles recouvrant un cinquième de la superficie totale de l'étang (fig. II.1b). Une description plus détaillée de l'étang de Thau est disponible dans Amanieu *et al.* (1989).

II.2. ECHANTILLONNAGE SPATIAL ET TEMPOREL

Ce programme avait pour objectif global la modélisation explicative et prédictive de différentes variables écologiques. Les principes du plan de pré-échantillonnage ont été élaborés en fonction des sous-objectifs suivants: d'une part, dans le domaine spatial, étudier la répartition des différentes variables et définir un plan optimal pour leur échantillonnage ultérieur, à une seule échelle spatiale d'observation; d'autre part, dans le domaine temporel, choisir la ou les échelles d'observation les plus appropriées pour échantillonner ces différentes variables, puisque l'étude inclut des compartiments biologiques ayant des potentialités démographiques différentes.

Quatre campagnes ont été réalisées les 17 juin 1986, 21 octobre 1986, 6 février 1987 et 19 mai 1987. A chaque sortie, les 63 stations réparties selon un maillage carré de 1 km de côté sont prospectées, le matin, dans un délai de 4 à 6 heures par trois bateaux opérant simultanément. Les prélèvements sont effectués à 50 cm sous la surface à l'aide de bouteilles Niskin. Un sous-ensemble systématique de 16 stations (indiqué par des étoiles à la fig. II.2a) distantes de 2 km ont été utilisées pour l'analyse taxonomique du phytoplancton.

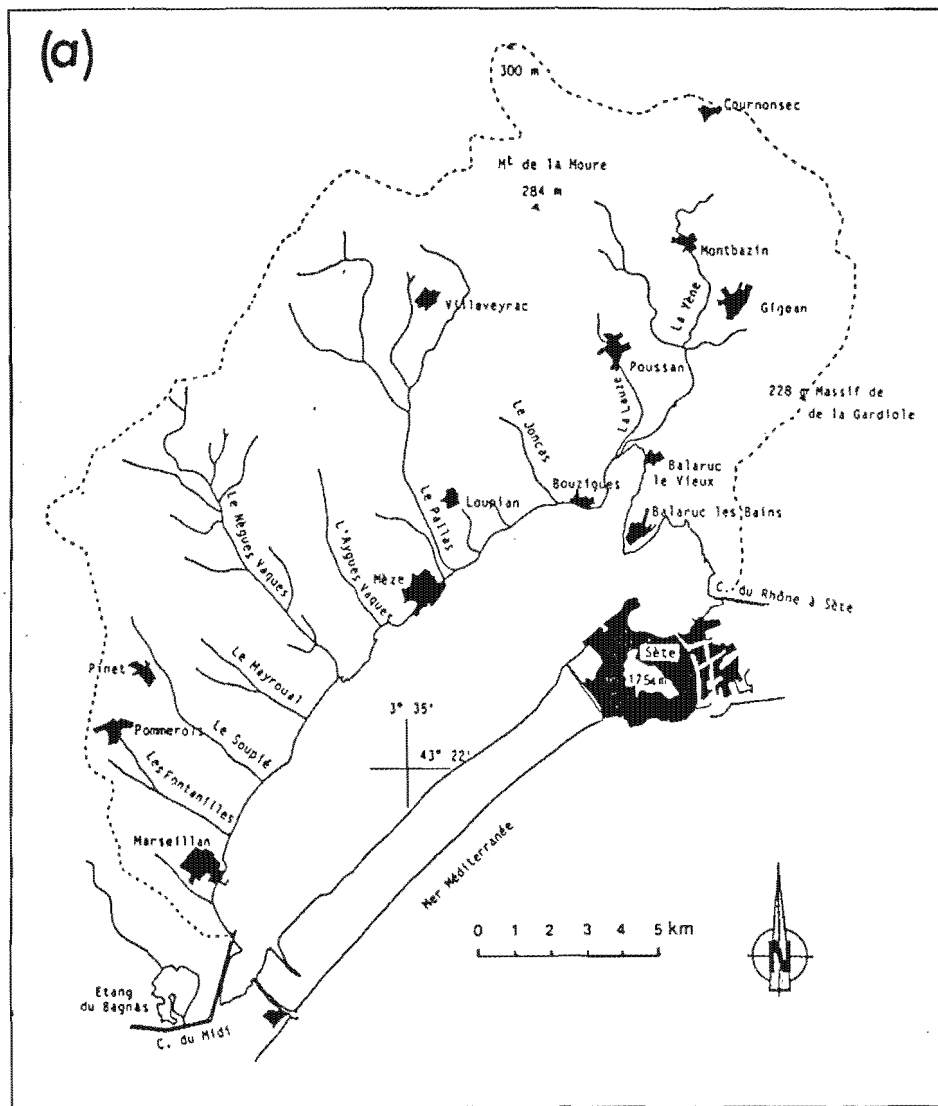
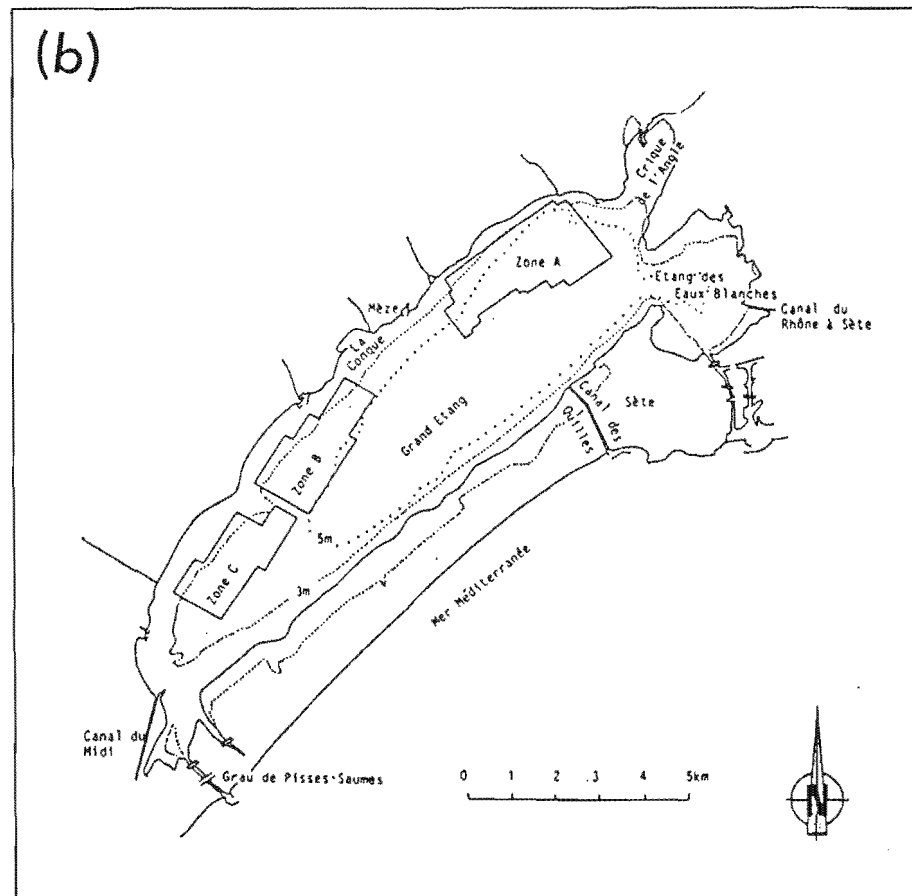


Figure II.1. (a) Situation générale de l'étang de Thau et de son bassin versant.(b) Les différents secteurs et les tables conchylicoles (zones A, B et C).



Le pré-échantillonnage temporel comportait trois échelles distinctes, tel que présenté au tableau II.1. La même série de variables a été utilisée que lors de la campagne spatiale. Seulement trois stations, les numéros 16, 27 et 35 (étoile sur la fig. II.2b), furent visitées pour l'échantillonnage temporel.

Tableau II.1. Stratégie d'échantillonnage pour les trois échelles temporelles.

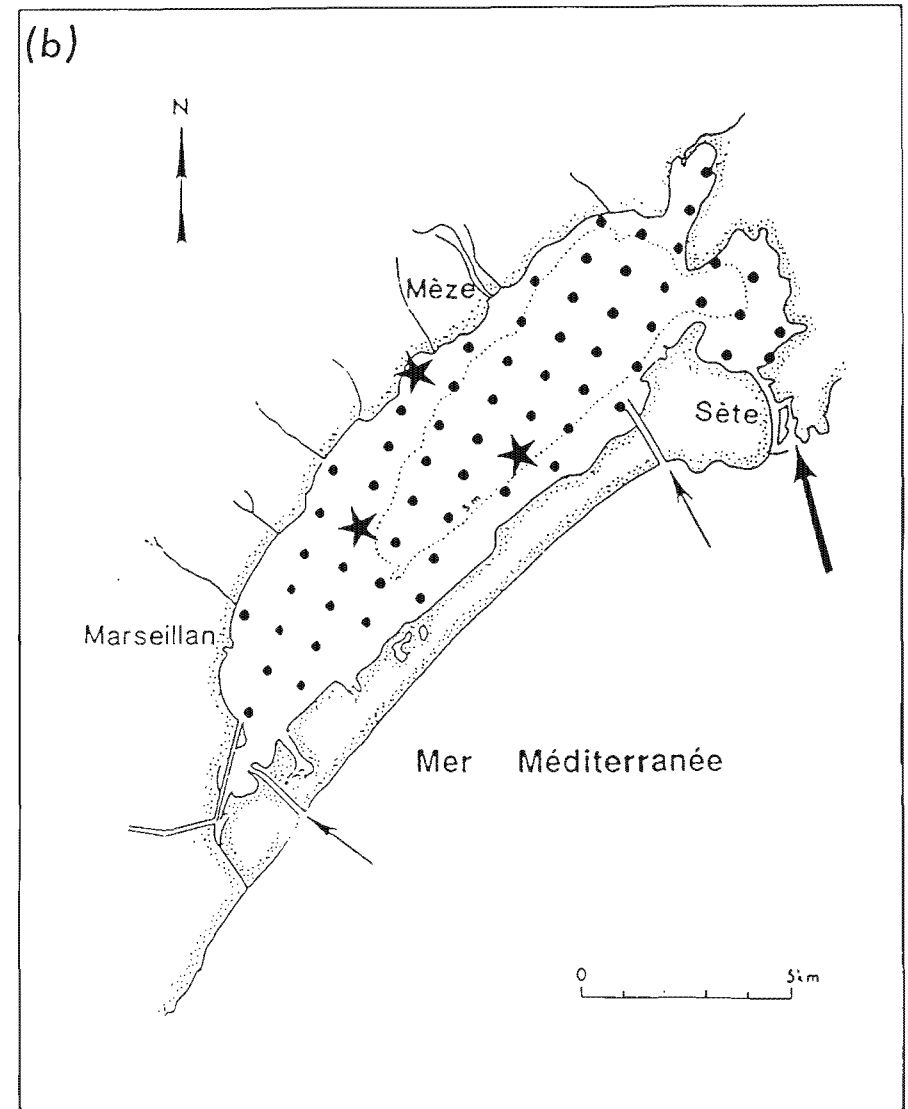
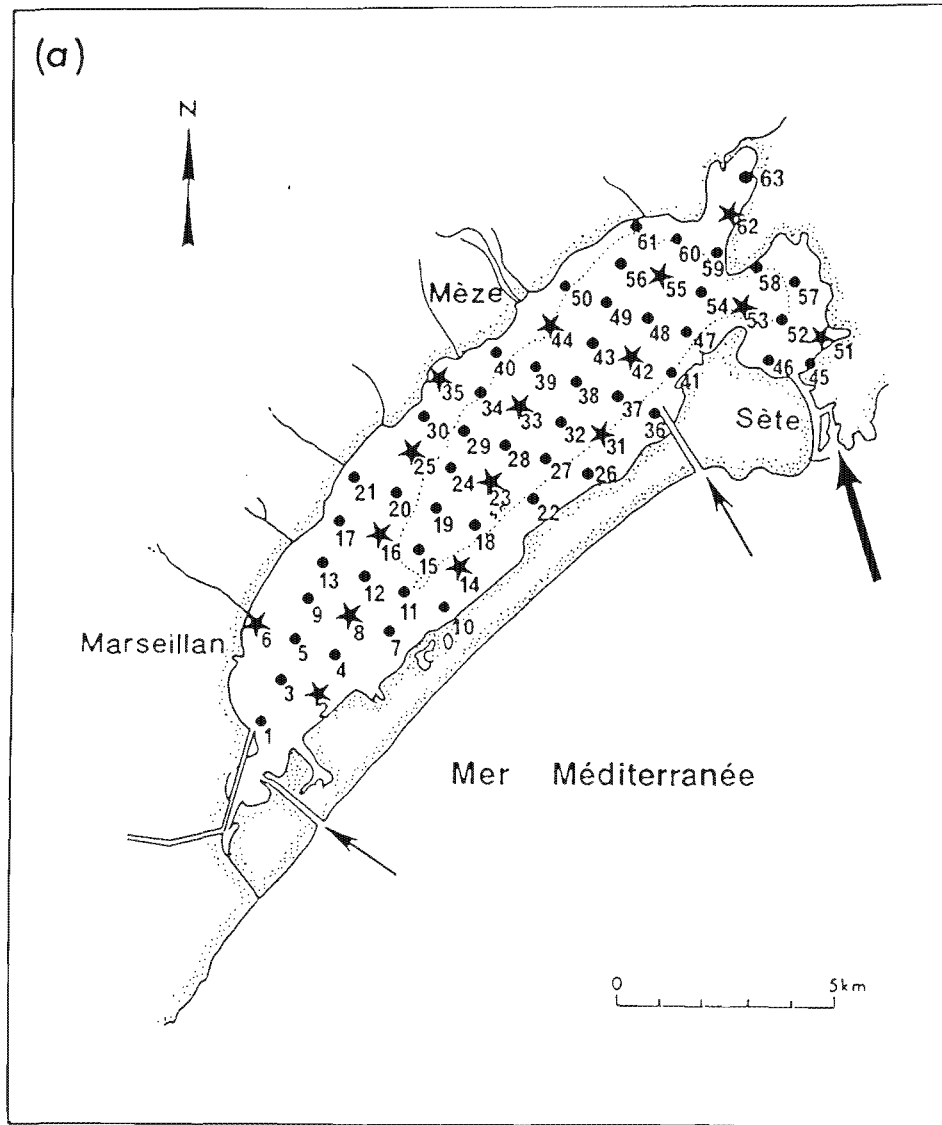
Echelle	Symboles	durée	Réplicats	
			Nombre de station Numéro de la station	Nombre de fois Dates
2 heures	H1, H2	48 h	2 16, 35*	2 1987.01.28-30, 1987.05.13-15
Une journée	J1, J2	15 j	3 16, 27, 35	2 1987.01.26-02.09, 1987.05.11-25
Un mois	M	12 mois	3 16, 27, 35	1 juillet 1986 à juin 1987.

* pour des raisons logistiques, la station 27 n'a pas été échantillonnée à l'échelle horaire.

II.3. PIGMENTS CHLOROPHYLLIENS

Nous avons adopté une méthode spectrofluorométrique précise et sélective pour le dosage des chlorophylles (Chl *a*, Chl *b* et Chl *c*) et de leurs produits de dégradation (Neveux et Panouse, 1987). Les teneurs en Chl *a* représentent la biomasse totale du phytoplancton. De leur côté, les proportions relatives des différentes chlorophylles *a*, *b*, *c* donnent des informations sur les principales composantes des communautés puisque, à l'exception de quelques Prasinophycées qui contiendraient à la fois de la chlorophylle *b* et de la chlorophylle *c* (Wilhelm *et al.*, 1986), ces deux pigments se distribuent de manière indépendante dans le règne végétal. La Chl *b* indique la présence d'algues vertes (Chlorophycées, Prasinophycées ou Euglénophycées), alors que tous les autres groupes (Diatomées, Cryptophycées, Dinophycées, Chrysophycées) contiennent de la Chl *c*.

Figure II.2. Position des 63 stations d'échantillonnage du programme ECOTHAU de 1986-87. Les étoiles sur la carte (a) représentent les stations utilisées pour l'étude des peuplements phytoplanctoniques tandis que les chiffres représentent le numéro de la station. Sur la carte (b) les étoiles représentent les stations utilisées pour l'échantillonnage temporel. Les flèches indiquent les communications avec la mer, la flèche la plus grande représente les canaux de Sète principale entrée d'eau dans l'étang de Thau.



Un maximum de précautions est pris pour protéger les pigments de la lumière durant les différentes étapes de l'opération. La méthode comporte les stades suivants:

- 1 filtration de 50 ml sur membrane en fibre de verre Whatman GF/F;
- 2 broyage manuel du filtre dans l'acétone à 90%;
- 3 extraction à 5 °C pendant deux heures;
- 4 centrifugation de 5 minutes à 3000 t • min⁻¹;
- 5 mesure de la fluorescence de l'extrait à l'aide d'un spectrofluorimètre Aminco-Bowmantm à six couples de longueurs d'onde correspondant aux maximums d'excitation et d'émission de chaque pigment.

L'interprétation des données est plus complexe. D'abord parce qu'à concentration équivalente, la biomasse associée à la Chl *b* est plus faible que celle associée à la Chl *c*, le rapport Chl *b* / Chl *a* par cellule étant généralement plus élevé que le rapport Chl *c* / Chl *a*. Ensuite parce qu'en cas d'abondance de Cyanobactéries à phycobilines, ces rapports Chl *b* / Chl *a* et Chl *c* / Chl *a* s'abaissent car ce groupe ne possède pas de chlorophylles accessoires (*b* et *c*).

II.4 COMMUNAUTES PHYTOPLANCTONIQUES

La composition spécifique des peuplements a été analysée à 16 stations représentées par des étoiles à la figure II.2a (maillage 2 km); les échantillons fixés au lugol, ont été étudiés par la méthode d'Utermöhl au microscope inversé. Un total de 76 taxons ont été observés lors de cette étude ils représentent cinq familles et 68 genres; 50 taxons ont pu être identifiés à l'espèce. Après élimination des taxons rares (moins de 5% d'occurrence), 24 taxons ont été retenus pour l'analyse statistique, dont 12 déterminations à l'espèce, dix au genre et deux à la famille.

II.5. METHODES DE MESURE DES DIFFERENTES VARIABLES BIOTIQUES ET ABIOTIQUES

Le tableau II.2 présente la liste des variables utilisées au chapitre III. Les références bibliographiques aux méthodes ayant servi à la mesure de ces variables sont également fournies en marge de ce tableau. Une liste complète des variables mesurées au cours des campagnes de pré-échantillonnage de 1986-87 se trouve dans Amanieu *et al.* (1989).

Tableau II.2. Liste des variables étudiées lors de l'échantillonnage ECOTHAU de 1986-87. N = nombre de bactérie.

Variable	Unité	Abréviation	Référence
Bactéries revivifiables sur milieu "nutrient agar" Biomérieux™	N • ml ⁻¹	BNA	Legendre et Troussellier 1988
Bactéries revivifiables sur milieu "marine agar" Difco™	N • ml ⁻¹	BMA	Legendre et Troussellier 1988
Coliformes fécaux	N • 100 ml ⁻¹	CF	Legendre <i>et al.</i> 1984
Chlorophylle <i>a</i>	mg • m ⁻³	Chl <i>a</i>	Neveux et Panouse 1987
Chlorophylle <i>b</i> / chlorophylle <i>a</i>	-	Chl <i>b</i> / Chl <i>a</i>	Neveux et Panouse 1987
Chlorophylle <i>c</i> / chlorophylle <i>a</i>	-	Chl <i>c</i> / Chl <i>a</i>	Neveux et Panouse 1987
Carbone organique dissous	mg • L ⁻¹	COD	Cauwet 1984
NH ₄ ⁻	mg • L ⁻¹	NH ₄	Aminot et Chaussepied 1983
NO ₂ ⁻	mg • L ⁻¹	NO ₂	Aminot et Chaussepied 1983
NO ₃ ⁻	mg • L ⁻¹	NO ₃	Aminot et Chaussepied 1983

**Chapitre III : STRATEGIE D'ECHANTILLONNAGE ADAPTEE A L'ETUDE
SIMULTANEE DE DIFFERENTES VARIABLES ECOLOGIQUES DANS UN
ECOSYSTEME LAGUNAIRE (ETANG DE THAU)**

III.1. INTRODUCTION

L'importance de l'hétérogénéité spatiale et temporelle vient de son rôle central pour les théories écologiques et de son rôle pratique dans la théorie de l'échantillonnage des populations (Legendre *et al.*, 1989). En effet, plusieurs théories ou modèles écologiques font des suppositions plus ou moins explicites quant aux causes et à l'importance des variations spatio-temporelles. Il semble bien établi que l'hétérogénéité spatiale contribue de façon importante au maintien de la stabilité écologique (Huffaker, 1958; May, 1974; Hassell et May, 1974; Levin, 1984). Ceci montre que la structure spatiale ou temporelle des écosystèmes est un élément important de la plupart des théories écologiques.

On comprend dès lors que la plupart des problématiques écologiques, qui généralement s'intéressent à la définition de la dynamique d'un système et des facteurs qui en sont responsables, devraient essayer de décrire et d'analyser puis de tenir compte (1) l'hétérogénéité spatio-temporelle d'un système et (2) celle des sous-systèmes qui le composent. Addicot *et al.* (1987) discute de cette difficulté d'établir les bonnes échelles observations des phénomènes environnementaux. Dans cette étude, nous avons comparé le choix d'une ou de plusieurs échelles d'observation pertinentes pour la définition d'une stratégie d'échantillonnage qui devrait être une étape préliminaire et fondamentale de la recherche écologique.

En juin 1986, un programme de recherche multidisciplinaire a été entrepris sur un écosystème d'eau saumâtre (programme ECOTHAU); les objectifs de ce programme sont décrits dans Amanieu *et al.* (1989). La phase 1 (1986-1987) de ce programme consistait à identifier les échelles de variation spatio-temporelle des variables écologiques importantes pour l'écosystème. L'acquisition de connaissance sur les échelles de variation permettront de mettre en place dans la phase 2 un échantillonnage plus efficace pour comprendre les différents processus écologiques retenus par le programme ECOTHAU. Les données ainsi récoltées serviront également à tester une série de modèles (test d'hypothèse) pouvant expliquer le comportement spatio-temporel d'une série de compartiments écologiques de cet écosystème.

L'objectif général du programme ECOTHAU est d'utiliser la modélisation prédictive (*sensu* Gold, 1977) pour expliquer la variabilité d'une série de variables. L'élaboration du pré-échantillonnage a été conçu dans le but de réaliser cette objectif. Du point de vue spatial, nous avons étudié la répartition des variables cibles du projet et ainsi déterminé une échelle d'observation adéquate pour l'ensemble de ces variables, afin de proposer un plan d'échantillonnage pour la phase 2 du programme. Nous avons également étudié le comportement temporel de ces variables cibles.

A notre connaissance, personne en écologie aquatique n'avait encore tenter de mettre en place une stratégie d'échantillonnage spatio-temporelle commune à une aussi grande variété de variables écologiques, quoique ce problème a déjà été abordé dans d'autres disciplines (Burkhardt *et al.*, 1978)

A partir des résultats obtenus au cours de campagnes de pré-échantillonnage spatial de différentes variables écologiques dans un écosystème lagunaire, nous essaierons tout d'abord de montrer comment il est possible de décrire et de comparer les structures spatiales qui sont sous-jacentes à l'hétérogénéité de la répartition des variables biologiques. Nous envisagerons ensuite comment ces informations peuvent contribuer à l'établissement d'une stratégie d'échantillonnage dans le but de collecter des données visant à réaliser une modélisation explicative du comportement spatial de différentes composantes d'un écosystème.

III.2. METHODOLOGIE

III.2.1. Echantillonnage spatial

Il existe différentes méthodes de description et d'analyse mathématique des structures spatiales (étude des patrons de points: Pielou, 1977; Cicéri *et al.*, 1977; Ripley, 1981, 1987; étude des patrons de surface: Sokal et Oden, 1978; Cliff et Ord, 1981; Legendre et Legendre, 1984a; Legendre et Troussellier, 1988; Legendre et Fortin, 1989). Notre choix s'est porté sur la méthode du krigeage qui permet simultanément d'analyser à l'aide du variogramme (Matheron, 1962) la relation générale entre la variance des observations et la distance qui les sépare, et d'obtenir une représentation interpolée de la répartition spatiale d'une variable, soit la carte krigée (David, 1977).

Nous avons employé le progiciel UNIMAP pour nos calculs (European Software Contractors A/S, Nørregade, DK-2800 Lyngby, Danemark).

La définition d'une stratégie d'échantillonnage prenant en compte les répartitions de plusieurs variables écologiques n'a pas, à notre connaissance, fait l'objet de publications du moins dans le domaine de l'écologie aquatique. Quatre méthodes distinctes sont proposées ici pour sélectionner un nombre réduit de stations en prenant en compte les répartitions spatiales de différentes variables.

Ces quatre méthodes proposées ici sélectionnent un nombre restreint de station, à l'intérieur des 63 stations du pré-échantillonnage, tout en prenant en compte de la répartition spatiale de chacune des variables. L'objectif étant de sélectionner des stations d'échantillonnage représentant le plus possible la variabilité ainsi que les zones homogènes présentes dans l'étang de Thau. Dans le but de proposer une stratégie d'échantillonnage adaptée à la modélisation écologique des processus plutôt qu'à une simple estimation de la ressource. Établir une modélisation cohérente impose de plus que les stations soient communes à toutes les variables et échantillonnées simultanément.

Ces méthodes sont toutes basées sur le calcul d'une matrice de similarité entre stations. Le coefficient de Gower (1971) fut utilisé dans cet article parce qu'il se prêtait bien au traitement du type d'information qui nous intéressait, selon les critères de Legendre et Legendre (1984a). Ce coefficient mesure le degré de ressemblance entre les différentes paires de stations, compte tenu des valeurs d'une seule variable à la fois (méthode I ci-dessous) ou de plusieurs variables (méthodes II à IV), valeurs qui y ont été mesurées au cours des quatre campagnes de pré-échantillonnage. Dans toutes les méthodes ci-dessous, on définit d'abord des zones homogènes au moyen de méthodes de groupement sous contrainte de contiguïté spatiale (Legendre, 1987), à partir de la matrice des similarités de Gower. On réalise, par la suite, un groupement agglomératif à liaison proportionnelle (avec 50% de connexité) sous contrainte de contiguïté spatiale, selon la méthode d'écrite par Legendre et Legendre (1984b). Puis, on affine les groupes ainsi obtenus à l'aide d'un groupement non-hiérarchique minimisant la variance intra-groupe, selon un algorithme de type "K-Means" (MacQueen, 1967; Anderberg, 1973); le programme employé, qui fait partie du progiciel "R"

(Legendre, 1985), réalise le groupement sous contrainte de contiguïté spatiale.

A partir des 63 stations du programme de pré-échantillonnage, 20 stations ont été sélectionnées par les méthodes décrites plus bas. Ce nombre résulte d'un compromis entre les contraintes logistiques (20 stations étant l'effort maximal pouvant être consenti lors de la phase 2), et les contraintes statistiques. La modélisation exige d'avoir nettement plus de stations que de variables pour chaque modèle.

III.2.1.1. Méthode I: Groupement univariable/Consensus

Elle consiste à définir séparément les zones homogènes de la répartition de chacune des variables mesurées. On calcule d'abord une matrice de similarité de Gower à partir des 4 réalisations (4 campagnes d'échantillonnage) d'une seule variable à la fois, puis on réalise une partition de l'étang en 6 à 8 groupes au moyen des méthodes de groupement décrites ci-dessus, ce qui produit autant de cartes de zones homogènes qu'il y avait de variables à prendre en compte dans la définition du plan d'échantillonnage; enfin, on cherche un consensus entre les différents groupements ainsi obtenus. La définition de zones homogènes, par groupement, permet de réduire le problème de la définition d'un plan d'échantillonnage à celui de sélectionner une seule station par zone, pour chaque variable. Pour optimiser le choix de ces stations, c'est-à-dire pour choisir celles et uniquement celles qui permettent d'échantillonner l'ensemble des zones homogènes de toutes les variables, nous utilisons une méthode apparentée au consensus strict employé dans la comparaison des classifications. La méthode est appliquée à une liste de stations rangées selon un ordre de tirage aléatoire, de façon à ne pas privilégier certaines stations plutôt que d'autres; en effet selon cette méthode, les stations rangées en tête de liste ont plus de chances d'être retenues que les dernières. L'exemple fictif présenté au tableau III.1 permet d'illustrer les étapes de la méthode: attendu n stations classifiés en k groupes, on descend la liste des n stations rangées en ordre aléatoire en sélectionnant toute station qui représente un nouveau groupe, non encore inclus dans la liste; on laisse de côté toute station représentant un groupe déjà inclus dans la liste.

Tableau III.1. Processus de décision pour la méthode I de sélection (exemple fictif). Les stations sélectionnées sont inscrites en caractère gras ainsi que les groupes qui déterminent cette sélection de station.

Station (ordonné aléatoirement)	Variable 1 (4 groupes)	Variable 2 (4 groupes)
8	A	F
7	A	G
3	B	G
10	A	F
14	B	H
11	C	G
12	C	I
5	A	G
6	C	I
4	D	I
15	A	H
1	D	I
13	A	H
2	D	I

Les trois méthodes qui suivent utilisent dans une première étape un groupement avec contraintes spatiales, non plus à partir des valeurs d'une seule variable mais à partir des valeurs de toutes les variables observées aux différentes stations (10 variables x 4 campagnes d'échantillonnage). Les méthodes se différencient par la façon de sélectionner une station représentative de chaque zone.

III.2.1.2. Méthode II: Groupement multivariable/Choix aléatoire

La méthode consiste à réaliser un tirage aléatoire d'une station dans chacun des groupes établis par groupement multivariable.

III.2.1.3. Méthode III: Groupement multivariable/Centroïde

Le critère de sélection consiste à choisir la station la plus "centrale" de chacun des groupes définis par le groupement multivariable. Pour les groupes comportant trois stations et plus, on réalise une ordination en espace réduit par analyse en coordonnées principales (Gower, 1966) et on sélectionne la station la plus centrale du groupe. Pour les groupes comportant une seule station, on retient celle-ci. Pour les groupes de deux stations, on réalise un tirage aléatoire de la station représentative.

III.2.1.4. Méthode IV: Groupement multivariable/Maximisation de la variance

Dans cette méthode, nous avons examiné à tour de rôle les quelque 282 000 combinaisons possibles de 20 stations (une station provenant de chacun des groupes homogènes obtenus par groupement), et nous avons retenu la combinaison qui maximise la variance. Le critère de sélection est la somme des carrés des écarts à la moyenne (SCE), sommée pour les 40 variables (total: SCET). Ce calcul est réalisé après avoir centré et réduit chaque variable, de façon à éviter que les variances ne dépendent de l'échelle de mesure propre à chaque variable.

Ces méthodes seront ensuite comparées quant à leur pouvoir de restitution des structures spatiales de chacune des variables échantillonnées. Pour ce faire, outre une comparaison visuelle des cartes krigées et des variogrammes obtenus à partir des stations précédemment sélectionnées et de ceux obtenues à partir des 63 stations, un calcul de corrélation (tau de Kendall) a été réalisé entre les valeurs interpellées (441 points d'interpolation) à partir des différents choix de stations et celles réellement mesurées. Les résultats obtenues pour une série de variables sont présentés au tableau III.2.

Les stations sélectionnées par les quatre méthodes ont été également comparées avec six sous-échantillonnages systématiques et aussi avec 10 000 sous-échantillonnages aléatoires de 20 stations. Ceci afin de vérifier si les méthodes proposées permettent de sélectionner des stations tout aussi aptes à restituer une large fraction de la variance des variables pris en considération dans cette étude.

III 2.2. **Echantillonnage temporel**

Pour le temporel, des coefficients de variation ont été calculés pour chacune des variables, pour toutes les échelles d'observation et pour chacune des trois stations. Le but était d'identifier l'échelle temporelle qui offrait la plus grande variabilité pour chacune des variables. Le choix de cette échelle de variabilité a dû être effectué avec la contrainte logistique d'utiliser la même échelle temporelle pour toutes les variables, car chacune des variables du programme pourra être utilisée autant à titre de variable à expliquer que de variable explicative.

III 3. RESULTATS

III 3.1. Exemples de répartitions spatiales

L'analyse globale des variogrammes obtenus pour l'ensemble des variables échantillonnées dans le cadre des campagnes de pré-échantillonnage du programme ECOTHAU, par l'étude du comportement de la variance au voisinage de l'origine et à l'"infini", a permis de distinguer différents types de structures spatiales. Les termes des interprétations de ces variogrammes sont ceux précisés par Fortin (1985).

III 3.1.1. Structures de type régulier

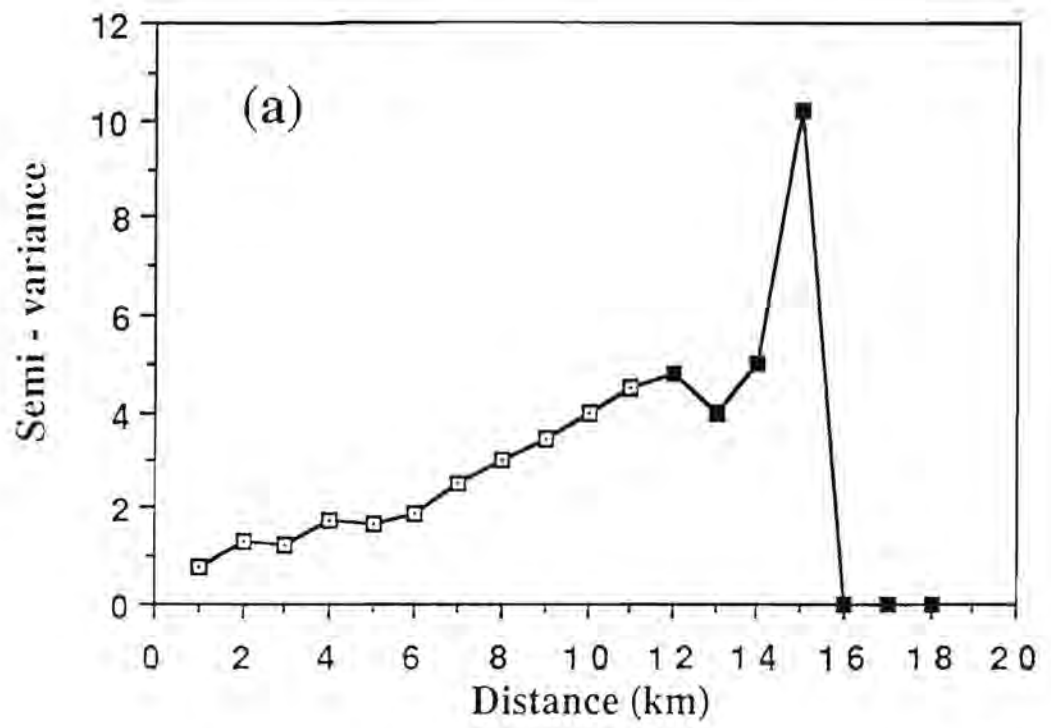
Elles sont indiquées par des variogrammes qui passent par l'origine, et l'exemple type en est une répartition sous forme de gradient.

Gradients longitudinaux: Le variogramme théorique correspondant à un gradient longitudinal (évolution progressive des valeurs de la variable le long du grand axe de l'étang) constitue le cas de figure le plus fréquemment rencontré (60% des cas) dans les relations variances/distances des variables échantillonnées. Ce type de gradient admet deux variantes, selon que les plus fortes valeurs des variables sont observées à l'extrémité N.E. de l'étang ou bien à son extrémité S.O.. Il faut noter que le seul examen des variogrammes ne permet pas de faire cette distinction.

A titre d'exemple, sur la figure III.1 est reporté le variogramme et la carte krigée associée de la Chl *a* échantillonnées au cours de la campagne de juin 1986.

Le variogramme théorique ajusté au variogramme expérimental des données de Chl *a* indique une structure spatiale en forme de gradient, amenant à l'ajustement d'un modèle linéaire ($y = ax + b$). Ce type de modèle traduit un gradient spatial de la variable Chl *a*.

Pour cet exemple, l'examen de effet de pépité (valeur théorique de l'ordonnée à l'origine sur les variogrammes, traduisant la variabilité non expliquée) qui est faible, indique que l'échelle d'observation utilisée est bien adaptée à la nature de la structure spatiale de cette variable.



(b)

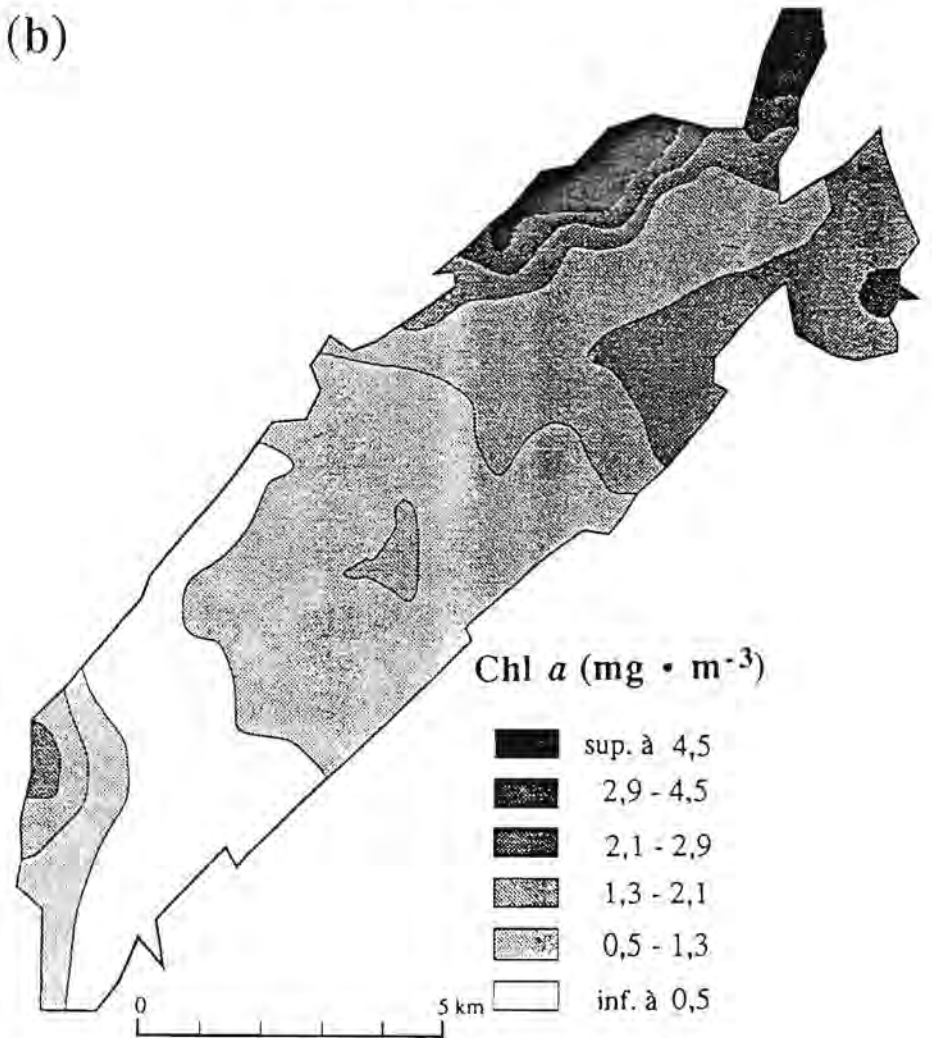


Figure III.1. Chlorophylle *a*, 17 juin 1986. (a) Variogramme expérimentale; les valeurs estimées avec 45 paires de pointes et moins sont représentées par des carrés noirs. (b) Carte interpolée obtenue par krigeage.

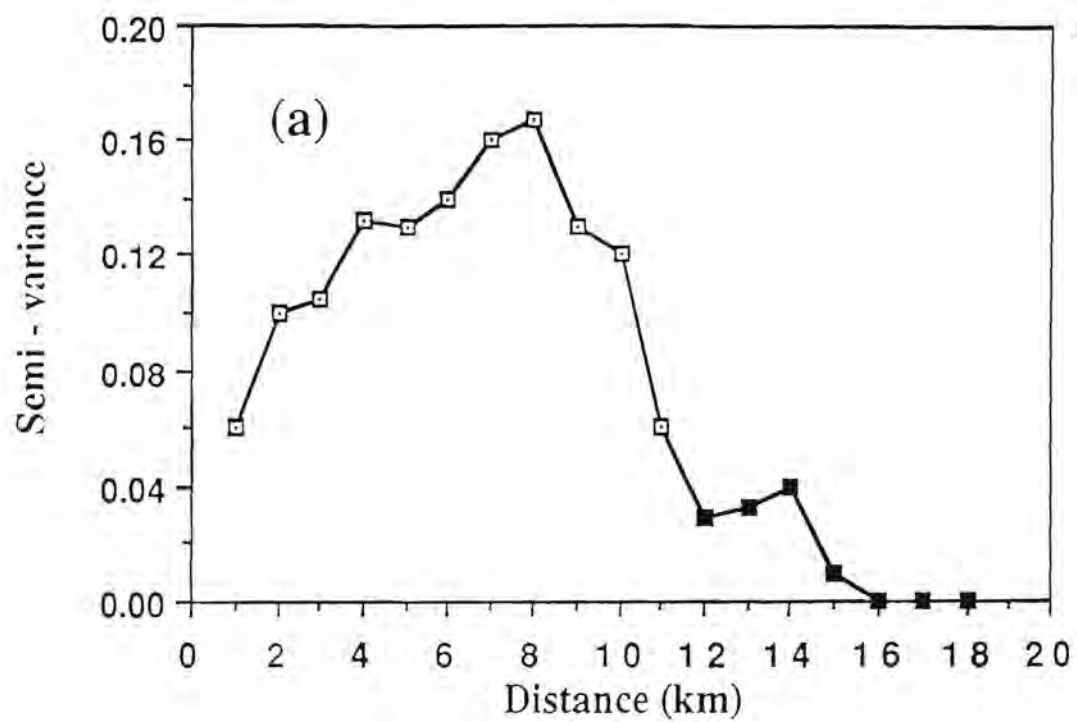
Les erreurs types des valeurs interpolées (non illustrées) par le krigeage restent faibles (approximativement 15%), sauf dans la zone de bordure S.E. de l'étang, conséquence de la faible densité de stations qui y sont implantées.

Gradients transversaux: Le cas des bactéries hétérotrophes revivifiables sur gélose nutritive a été retenu comme exemple de ce type de gradient, moins fréquemment mis en évidence que le précédent. Si l'on constate sur le variogramme (fig. III.2) que pour les premières classes de distance (≤ 10 km) la variance s'accroît régulièrement, celle-ci décroît au delà de cette portée: il existe bien une structure de gradient mais de portée moins étendue que les précédentes. Le modèle le mieux adapté reste un modèle linéaire. La carte krigée à partir de ces données (fig. III.3) restitue cette image de gradient transversal: les plus faibles concentrations bactériennes se trouvent sur la frange centrale Nord de l'étang. Notons que l'effet de pépite est plus élevé que pour les exemples de gradients longitudinaux, sans atteindre l'intensité que présenteront les structures irrégulières. Cet effet de pépite "moyen" indiquerait que l'échelle d'observation utilisée est encore adéquate pour décrire les tendances générales de ce type de structure spatiale, mais est potentiellement moins "puissante" que pour les gradients longitudinaux.

III 3.1.2. Structures de type irrégulier

D'une manière générale les structures peuvent être détectées par l'existence d'un fort effet de pépite. Deux cas de structure irrégulière ont pu être mis en évidence à partir des données recueillies.

Répartition en taches: L'exemple choisi pour illustrer ce type de répartition est celui de la concentration en NO_3 au cours de la campagne de juin 1986, dont le variogramme et la carte krigée sont donnés à la figure III.3. Il existe bien un effet de pépite important pour cette variable, caractéristique d'une structure irrégulière. Le variogramme montre par ailleurs, un accroissement rapide de la variance pour les classes de distance < 4 km, puis une stabilisation autour d'un palier correspondant à la valeur de la variance expérimentale. Le modèle théorique correspondant à ce type de comportement de la variance est le modèle sphérique ($y = C_0 + C [(3 x/2 a) - (x^3/2a^3)]$). Sur la carte krigée (fig. III.3), la structure irrégulière en taches d'une portée ≤ 4 km est retrouvée: 3 taches



(b)

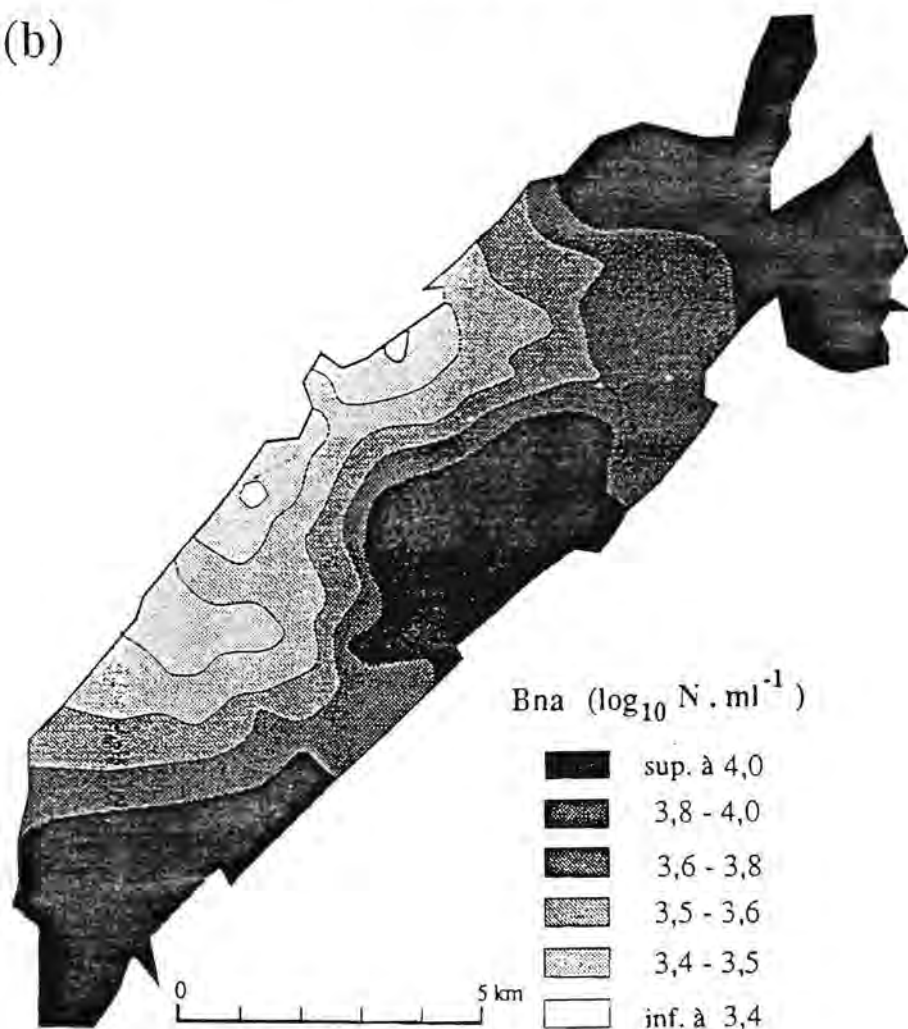


Figure III.2. Bactérie revéifiable sur milieu nutritif agar Biométrieux™, 6 février 1987. (a) et (b) comme à la figure III.1.

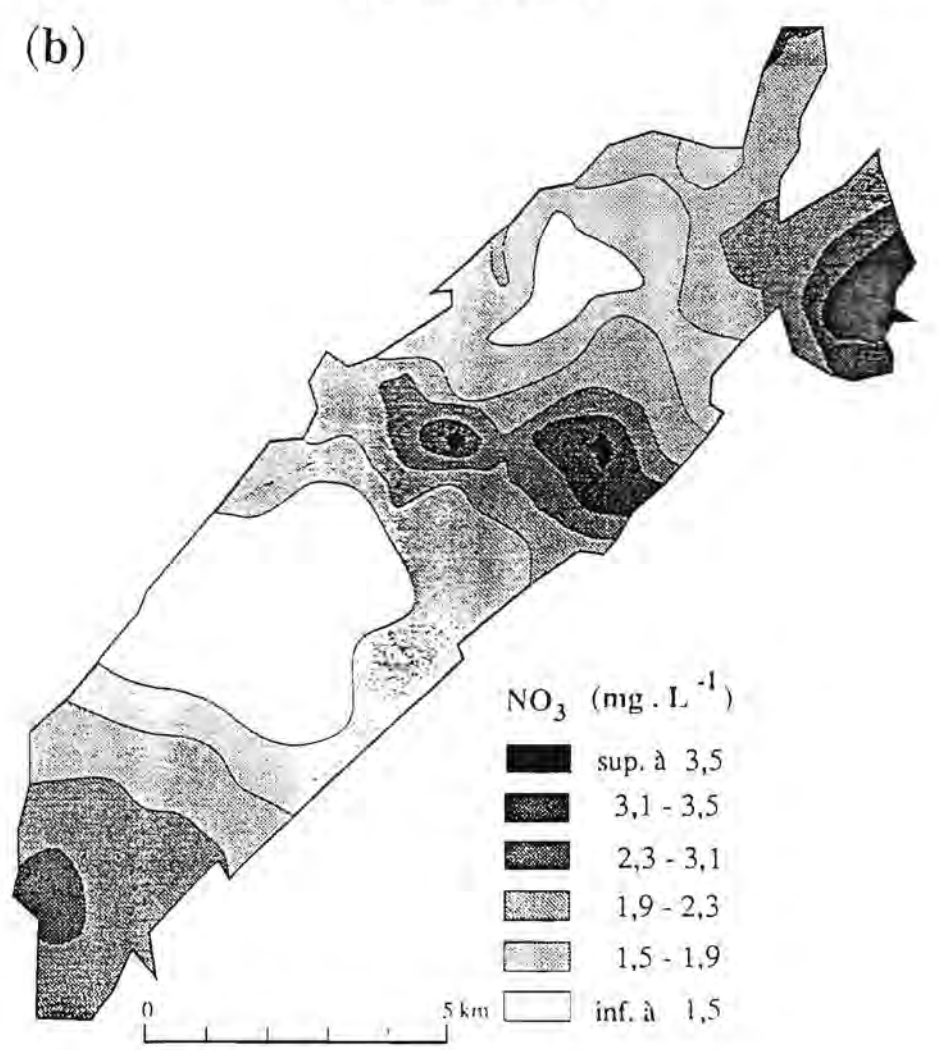
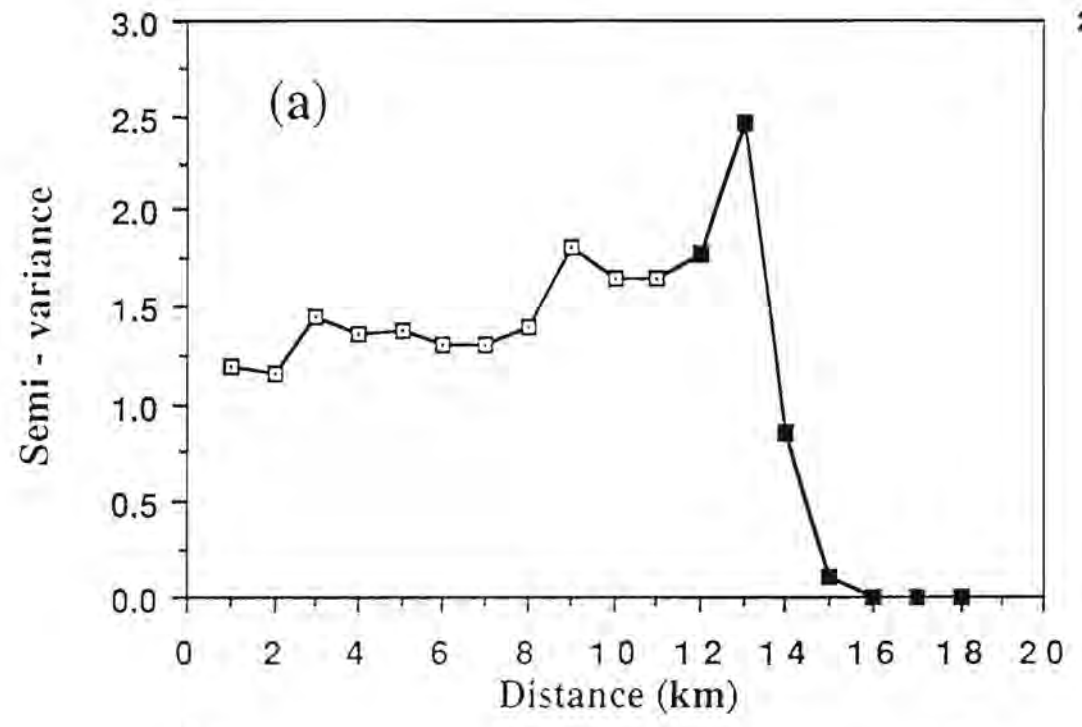


Figure III.3. NO₃. 17 juin 1986. (a) et (b) comme à la figure III.1.

de fortes concentrations et 2 taches de faible concentration en NO_3 .

Répartition avec effets de trou: Les données de concentration en NH_4 provenant de la campagne de juin 1986, permettant de mettre en évidence un autre type de répartition irrégulière. Le variogramme (fig. III.4) montre comme pour l'exemple précédent un effet de pépité important, mais le comportement de la variance présente une alternance de phase d'augmentation, puis de diminution alors que la distance d'observation s'accroît. A ce type de variation est normalement ajusté un modèle linéaire avec un très fort effet de pépites. L'alternance successive de zones de plus fortes et de plus faibles concentrations d'une variable, qu'indique ce type de variogramme, est nettement observable sur la carte krigée correspondante (fig. III.4).

Dans le cas de ces structures de type irrégulier, il faut remarquer que les erreurs standards associées aux valeurs interpolées sont plus fortes que celles constatées pour les structures de type régulier. Par ailleurs les effets de pépité relativement importants, traduisent une grande variabilité locale qui se superpose à la tendance spatiale générale d'une répartition. Une interprétation plus précise de ces structures nécessiterait l'utilisation d'un pas d'échantillonnage plus serré.

III 3.1.3. Absence de structure spatiale

Ce cas de figure, caractérisé par un variogramme horizontal (effet de pépité pur) n'a été obtenu que pour un faible nombre de cas (10 variables x quatre campagnes). Un exemple de structure non-interprétable à l'échelle de l'étang peut être fourni par la distribution des concentrations en coliformes fécaux (fig. III.5). Pour produire la cartographie de cette variable, il n'a donc pas été possible d'utiliser la méthode du krigeage. La carte présentée a été obtenue par l'emploi d'une méthode d'interpolation bi-linéaire. Elle indique une pseudo-répartition en taches de très petite dimension qui ne présentent pas d'arrangement géographique particulier.

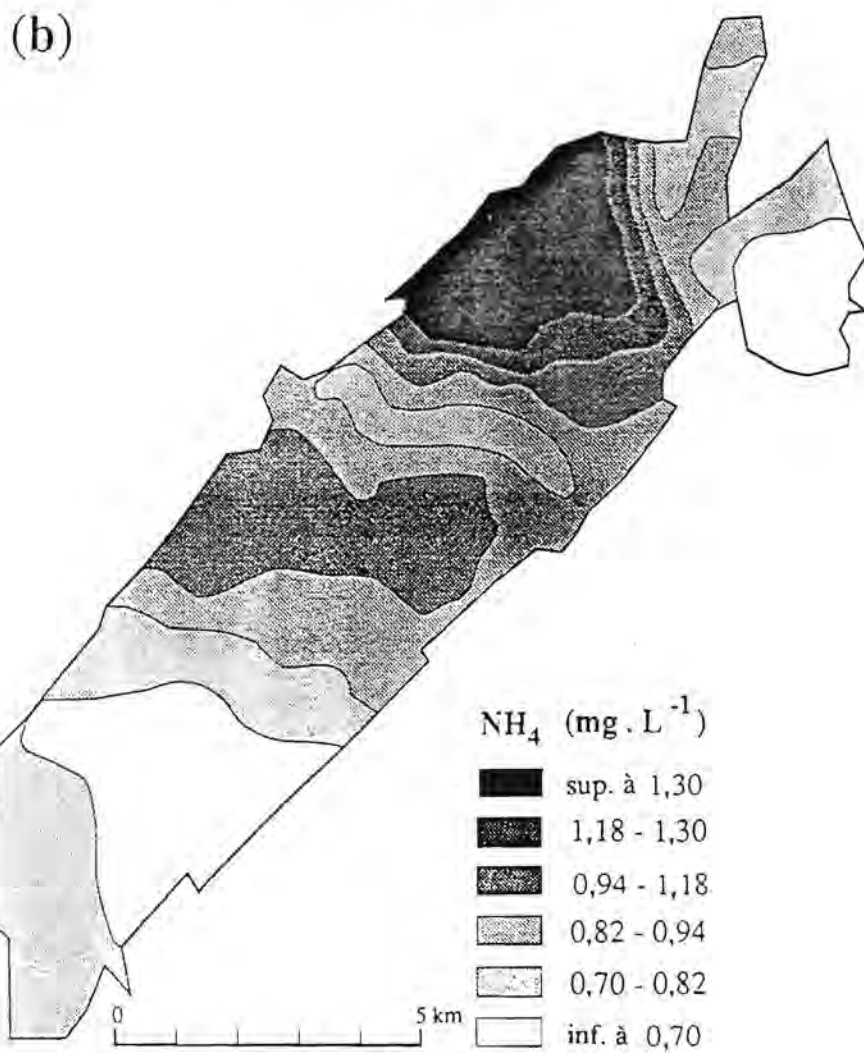
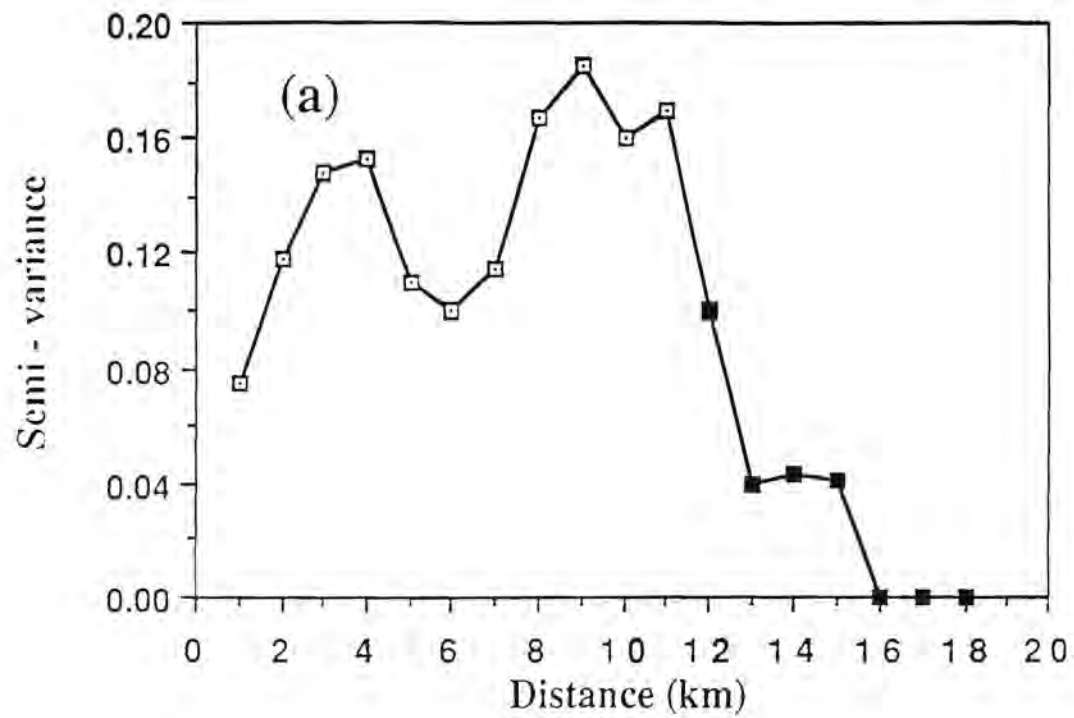


Figure III.4. NH₄, 17 juin 1986. (a) et (b) comme à la figure III.1.

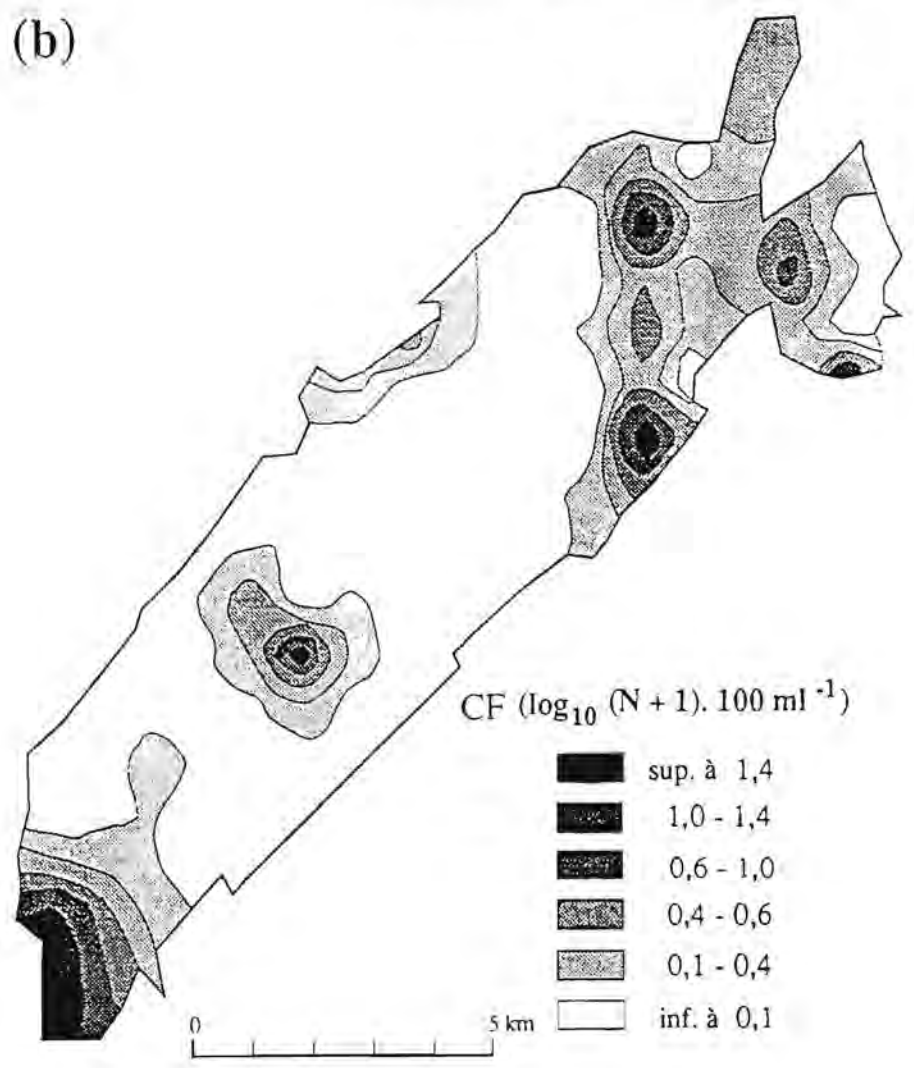
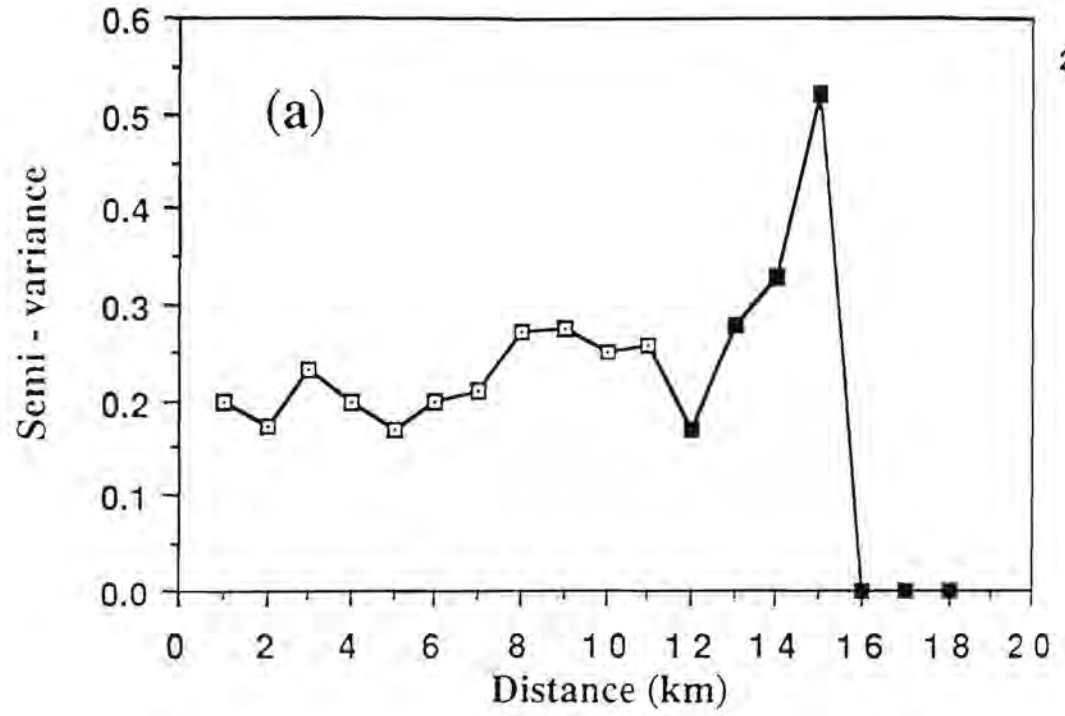


Figure III.5. Coliformes fécaux, 17 juin 1986. (a) et (b) comme à la figure III.1.

III 3.2. Comparaison de méthodes de sélection des stations d'échantillonnage

Si les structures régulières de type gradient sont les plus fréquemment retrouvées, il peut apparaître au cours du temps pour une même variable, ou au même moment pour des variables distinctes, des structures spatiales de nature différente.

On peut donc considérer que le premier critère pour retenir une méthode de choix de stations est sa capacité à restituer le plus fidèlement possible les différentes structures spatiales que peut présenter une variable au cours du temps. Ce critère doit être étendu au nombre de variables qui doivent être prises en compte simultanément pour définir un plan d'échantillonnage futur.

Sur la figure III.6 sont reportés les emplacements des stations retenues par chacune des 4 méthodes proposées dans la section Matériels et Méthodes. Ces quatre sélections ont de 35 à 65 % de stations en commun. Ces 4 méthodes ont été employées sur la même base de données constituée de 10 variables écologiques x 4 campagnes. Elles ont été "bornées" au choix de 20 stations parmi les 63 stations pré-échantillonnées, à la fois pour des raisons logistiques (plus grand effort d'échantillonnage ultérieur admissible dans le cadre du programme de recherche) et à la fois pour des raisons statistiques (nécessité d'un nombre de stations supérieur au nombre de variables qui seront utilisées dans la phase ultime de modélisation statistique).

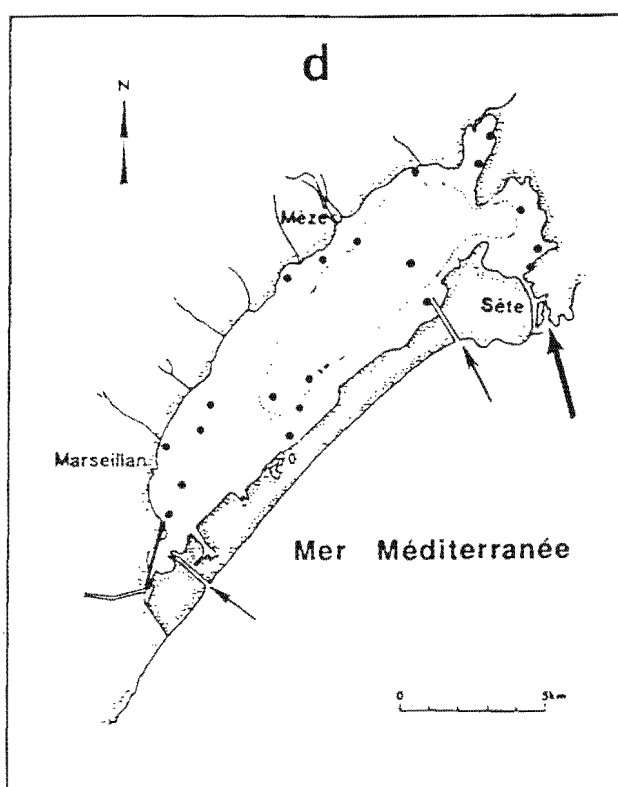
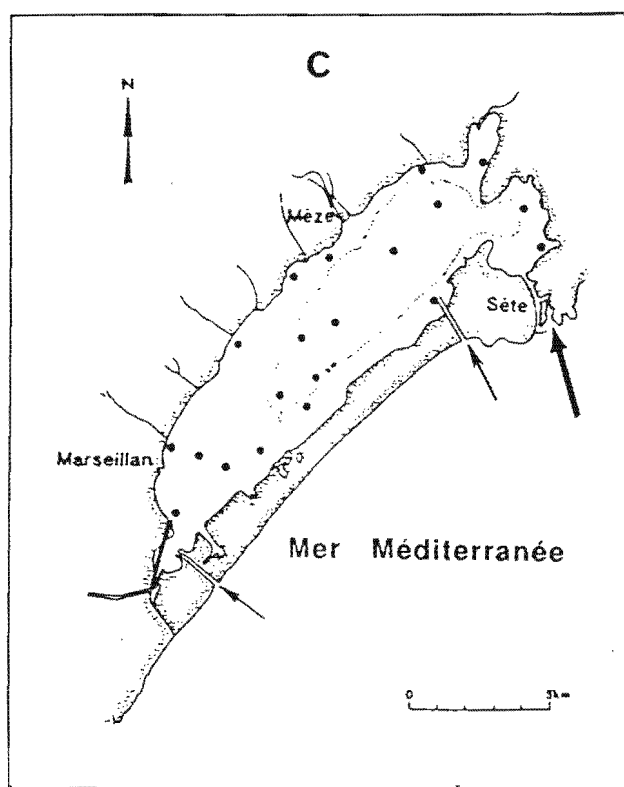
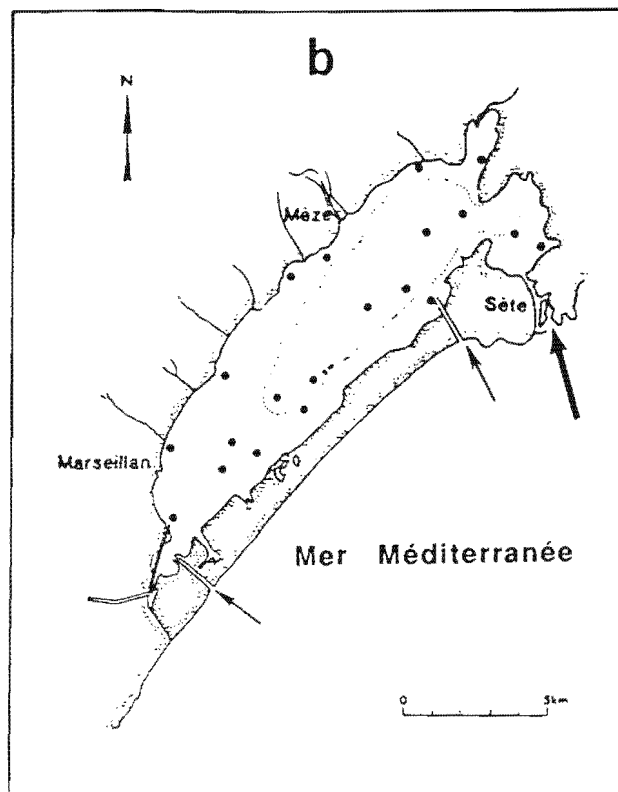
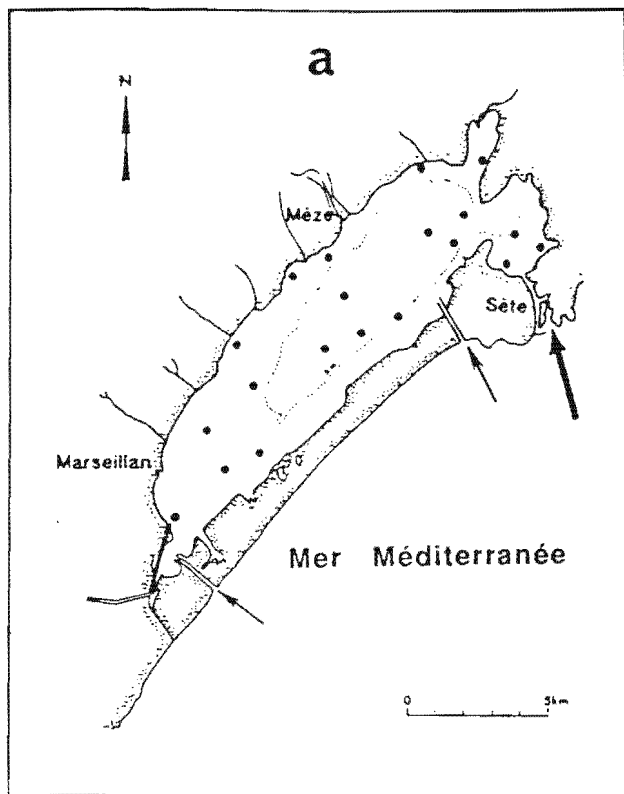


Figure III.6. Position des 20 stations sélectionnées (a) par la méthode I: Groupement univariable/Consensus; (b) méthode II: Groupement multivariable/Choix aléatoire; (c) méthode III: Groupement multivariable/Centroïde; (d) méthode IV: Groupement multivariable/ Maximisation de la variance.

Pour comparer leur pouvoir de restitution respectif, le tableau III.2 fournit les valeurs des coefficients de corrélation entre les cartes restituées et les cartes interpolées.

Tableau III.2. Mesure de ressemblance (tau de Kendall) entre les cartes interpolées avec les 63 stations du pré-échantillonnage et les cartes interpolées avec les 20 stations sélectionnées par chacune des quatre méthodes de sélection. Les corrélations sont calculées avec 441 points d'interpolation. Chaque ligne correspond à un type de structuration spatiale définie dans l'étang de Thau pour l'une des variables du programme. Les deux meilleurs résultats de chaque ligne sont représentés en italique.

Type de structure spatiale	Variable	Méthode I Consensus	Méthode II Groupement Aléatoire	Méthode III Groupement Centroïde	Méthode IV Groupement Max. de la variance
Gradient longitudinal	chl <i>a</i>	0,72	<i>0,73</i>	0,69	<i>0,74</i>
Gradient transversal	BNA	0,59	<i>0,69</i>	0,55	<i>0,68</i>
Répartition en taches	NO ₃	<i>0,46</i>	0,44	<i>0,46</i>	0,31
Effet de trou	NH ₄	<i>0,55</i>	0,45	<i>0,52</i>	0,50
Sans structure spatiale	CF	0,43	<i>0,54</i>	<i>0,54</i>	0,52

Tableau III.3. Comparaison des valeurs de somme des carrés des écarts à la moyenne des variables centrées-réduites, sommées pour les 40 vecteurs de données (SCET), obtenus d'une part pour divers plans d'échantillonnage comportant 20 stations, et d'autre part au cours de 10 000 répétitions d'un échantillonnage aléatoire de 20 stations parmi les 63 de l'étang.

Méthode de sélection de 20 stations d'échantillonnage	SCET20/SCET63 ¹	Probabilité d'obtenir au hasard, une valeur plus grande ²
Consensus	0,4260	0,0103
Groupement, choix aléatoire	0,4301	0,0056
Groupement, centroïdes	0,4348	0,0060
SCE maximum ³	0,5226	0,0000
Grilles systématiques ⁴	0,2549 à 0,3813	0,7868 à 0,1018

¹ SCET20 = SCET pour les 20 stations retenues; SCET63 = SCET pour les 63 stations. Le rapport SCET20/SCET63 minimum obtenu au cours des 10 000 tirages aléatoires fut 0,1797 et le maximum de 0,4865, pour une moyenne de 0,3066.

² Aucune solution aléatoire n'a produit un rapport SCET20/SCET63 égal aux valeurs observées pour les solutions proposées.

³ La méthode consistant à rechercher les stations présentant la plus grande somme des carrés des écarts à la moyenne, en tirant une station par groupe pré-établi (voir texte), est ici comparée au tirage répété de 20 stations parmi 63, sans contrainte de groupes pré-établis.

⁴ Basé sur six plans d'échantillonnage de 20 stations, à pas régulier.

Par ailleurs, il peut être utile de savoir comment les 20 stations sélectionnées par chacune de ces quatre méthodes se comparent à des sous-ensembles de 20 stations sélectionnées de façon aléatoire parmi les 63 stations de l'étang, selon le critère de maximisation de la variance de ces stations que nous avons retenu comme critère principal pour juger d'un bon choix de stations. Pour ce faire, nous avons d'abord centré et réduit les 40 vecteurs de données à notre disposition (10 variables x 4 dates d'échantillonnage), de façon à éviter que les dimensions physiques de ces variables, qui génèrent des échelles de variation différentes, n'interviennent dans le calcul. Puis, nous avons calculé la somme des carrés des écarts à la moyenne (SCE) que représentaient les 20 stations sélectionnées par chacun des quatre plans d'échantillonnage pour chaque variable, et sommé ces valeurs de SCE pour les 40 variables (total: SCET) pour chaque plan proposé. Pour fins de comparaison, nous avons par la suite tiré au hasard (distribution aléatoire uniforme: sous-programme GGUBFS de la banque IMSL) 20 stations parmi les 63 et nous avons répété le calcul, pour vérifier si les quatre plans d'échantillonnage produisaient une valeur de SCET plus grande qu'une sélection aléatoire de stations. Nous avons répété 10 000 fois l'expérience de sélection aléatoire des stations, afin d'obtenir une mesure de la position des résultats des quatre méthodes proposées dans la distribution des résultats possibles par sélection aléatoire de stations. Les résultats de ces comparaisons sont présentés au tableau III.3.

III.3.3. Echelle de variabilité temporelle

Les coefficients de variation pour les différentes échelles temporelles sont résumés au tableau III.4 pour toutes les variables incluses dans cette étude à l'exception des rapport $\text{Chl } b / \text{Chl } a$ et $\text{Chl } c / \text{Chl } a$.

Tableau III.4. Coefficients de variation (en %) des huit variables échantillonnées aux différentes échelles temporelles. Les symboles des échelles temporelles sont présentés au tableau II.1, tandis que les symboles des variables sont présentés au tableau II.2. Les colonnes d'extrêmes droite - (+) représentent pour chacune des échelles temporelles le nombre de fois où les coefficients est le plus faible (le plus fort) à une station donnée.

Numéro de station	échelle temporelle	Variables									
		BNA ^a	BMA ^a	CF ^a	Chl <i>a</i>	COD	NH ₄	NO ₂	NO ₃	-	+
16	M	31.0	10.5	84.0	58.1	13.3	120.0	142.0	99.0	1	4
	J1	32.6	8.0	85.0	70.7	8.0	75.3	83.8	118.5	0	1
	J2	31.5	5.0	171.0	24.6	6.1	42.4	28.6	120.7	1	1
	H1	12.0	5.0	85.4	65.4	9.4	54.8	20.0	62.2	4	0
	H2	33.0	5.0	(^b)	19.4	5.6	36.7	27.3	129.1	4	2
27	M	22.9	21.4	140.0	67.0	12.6	132.0	147.0	118.0	2	3
	J1	41.5	10.0	160.0	74.5	14.2	82.7	99.6	118.0	1	3
	J2	40.7	7.0	386.0	26.0	5.0	33.1	50.0	143.6	5	2
35	M	26.0	8.0	63.0	71.4	16.1	204.0	128.0	107.0	0	1
	J1	19.3	9.0	48.0	53.6	16.5	132.5	145.7	98.0	2	1
	J2	24.6	10.0	110.0	74.6	8.9	70.9	90.0	173.4	0	2
	H1	16.0	3.7	36.4	55.5	16.0	50.4	225.6	111.8	4	1
	H2	33.0	8.0	152.0	81.1	5.6	69.5	24.0	118.6	2	3

^a Transformation en Log_{10} des données brutes.

^b Absence de coliformes fécaux.

III.4. DISCUSSION

III.4.1. Echantillonnage spatial

La méthode I, par le fait qu'elle est univariée jusqu'au bout de l'analyse, permet de conserver et de prendre en compte les échelles de variabilité spatiale de chaque variable. A l'opposé les autres méthodes, par le fait qu'elles sont multivariées dès le début du traitement, créent "artificiellement" une échelle de variabilité spatiale "moyenne" qui peut occulter des variabilités locales de certaines variables.

Les méthodes I et II font appel à un choix aléatoire au lieu d'optimiser un critère objectif de sélection. En particulier, la méthode I qui ordonne de façon aléatoire les stations lors de la sélection. La méthode I aurait assurément permis une meilleure optimisation du critère SCET20/SCET63 en utilisant l'ordre des stations permettant le calcul du SCET20/SCET63 le plus élevé (calcul qui n'a pas été fait). Cette même démarche, appliquée à la méthode II, n'est que la réalisation de la méthode IV.

Par contre les méthodes III et IV présentent l'avantage d'être objectives dans le sens où l'écologiste n'a pas à intervenir une fois qu'il a décidé quel critère statistique il voudra optimiser. Par ailleurs, nous avons vérifié que les solutions des méthodes II, III et IV ne permettent pas d'échantillonner l'ensemble des zones homogènes définies par la méthodes I: ceci démontre que les critères objectifs ne peuvent être les seuls à être considérés.

Quelque soit la méthode utilisée, (tabl. III.2) les structures spatiales les mieux reproduites par les quatre "designs" d'échantillonnage sont les gradients longitudinaux et transversaux. Les "designs" des méthodes II et IV sont les plus efficaces pour ces gradients. Les répartitions en tache ainsi que les effets de trou sont mieux reproduites par les méthodes I et III. En absence de structure spatiale les "designs" des méthodes II et III sont les meilleurs. Ces résultats illustrent qu'aucune de nos quatre méthodes n'est "idéale" pour restituer l'ensemble des structures spatiales. Tout dépendant de la structure à échantillonner, l'une ou l'autre de ces méthodes doit être envisagée.

Les résultats présentés au tableau III.3 montrent clairement que les quatre méthodes retenues rendent compte d'une proportion beaucoup plus grande de la variabilité totale des 63 stations que ne peut le faire un tirage aléatoire de 20 stations parmi les 63, ou encore une grille d'échantillonnage systématique. Même "la plus mauvaise" des quatre solutions proposées ici, uniquement en terme de ce critère principal de maximisation de la variabilité entre les stations retenues, se situe parmi les 2.5% supérieurs, alors que "la meilleure" des solutions systématiques se situe beaucoup plus loin dans la distribution des solutions aléatoires. Celle des quatre solutions qui se dégage comme représentant la solution optimale en terme de ce critère principal présente l'inconvénient de sélectionner systématiquement, dans chaque groupe, la station la plus différente de tous les autres groupes; il s'agit donc forcément d'une station marginale par rapport à son propre groupe. On peut donc lui préférer, pour des fins de réalisme écologique, l'une des trois autres solutions, qui n'en diffèrent que peu quant au critère principal de la variabilité des 20 stations retenues.

Comment optimiser une stratégie d'échantillonnage dans une masse d'eau lorsque les échantillons sont récoltés à différentes profondeurs? Comment appliquer, dans ce cas, l'une ou l'autre des quatre méthodes proposées ici? Ce problème n'est pas pertinent à notre étude car tout les échantillons ont été prélevés à la même profondeur (0,5 m). Cependant, il arrive souvent en écologie aquatique de travailler avec des variables qui ont de fortes structurations verticales. Il existe au moins cinq façons d'envisager ce problème avec les méthodes proposées ici. Ces solutions sont brièvement décrites dans les lignes suivantes.

Auparavant, l'on doit décider si l'on veut analyser les différentes profondeurs (ou strates) séparément ou non. En écologie, il peut être opportun de considérer chacune des strates comme indépendante l'une de l'autre. Prenons l'exemple de prélèvements effectués à la surface de l'eau, à la mi-profondeur de la zone photique, à la mi-profondeur de la zone aphotique et à l'interface eau-sédiment. Dans cette situation, il est raisonnable de penser que chacun des prélèvements représente une population statistique différente. Cependant, les cas pratiques ne sont pas toujours aussi clairs. En absence de telle évidence écologique, il est préférable de tester si chacune des strates peut être considérée comme étant une population statistique différente. Pour ce faire nous suggérons l'utilisation du lambda de Wilks (Legendre et Legendre, 1984a) qui teste de façon multivariée si des

ensembles de variable sont significativement différents l'un de l'autre. Le résultat indiquera donc s'il est opportun de considérer de façon indépendante chacune des strates.

Revenons plus précisément aux méthodes de sélection de station: (1) la première consiste à définir les zones homogènes pour chacune des strates, et d'utiliser l'une ou l'autre des méthodes décrites plus haut. L'inconvénient majeur de cette approche sera qu'il est pratiquement impossible d'obtenir la même série de stations pour chacune des strates. Ceci entraînera des complications logistiques lors de l'échantillonnage. Pour cette raison cette solution est loin d'être idéale.

Pour éliminer ce problème et réduire le nombre d'arrêt lors de l'échantillonnage (2) nous proposons de modifier les méthodes de sélection de station et d'imposer qu'à chaque station toutes les strates soient prélevées, comme si elles appartenaient au même groupe plutôt que de le faire individuellement. Ceci augmente de façon absolue le nombre de prélèvement mais peut être fait directement en utilisant les méthodes de sélections I et IV.

Par ailleurs, dans le cas d'une masse d'eau particulièrement bien mélangée (dans la majorité des stations et pour la majorité du temps), on peut considérer que chaque strate appartienne à la même population statistique. Une solution facile (3) consiste à calculer la moyenne à chaque station en considérant chaque strate comme étant un répliat de la station. Une fois ces calculs de moyenne effectués, l'une ou l'autre des quatre méthodes peut être utilisée. Cette solution n'est recommandée uniquement lorsque l'absence de stratification verticale a été clairement établit. Cependant, il résulte une perte d'information lors du calcul de la moyenne.

Une autre approche (4) est de considérer chaque strate comme étant une "nouvelle" station. Ce qui augmente le nombre de stations à considérer lors du groupement, sans augmenter le nombre de variables. Le groupement spatial se fait donc simultanément dans l'axe horizontal et vertical, créant ainsi des zones homogènes représentant des sous-volumes de la masse d'eau. Il faut noter ici que lors du groupement la même importance sera donnée aux prélèvements faits à des strates différentes de la même station que des prélèvements de la même strate fait à des stations voisines, bien que les distances soient très différentes. Une fois les zones homogènes définies, l'une ou l'autre des méthodes de sélection peut-être appliquée. De la même façon qu'à la solution (1), les

prélèvements ne seront pas nécessairement effectués aux mêmes profondeurs à chacune des stations.

La dernière solution (5) consiste à considérer les différentes profondeurs comme une série de “nouvelles” variables de la même station d’échantillonnage; le nombre de stations étant le même que celui des stations de surface, par contre, le nombre de variables est multiplié par le nombre de profondeurs prises en compte. Par la suite, on peut utiliser une des quatre méthodes de sélection. C’est une façon simple de résoudre les problèmes rencontrés avec les solutions (3) et (4). Elle exige de ne pas avoir d’absence d’information pour l’une des profondeurs dans les données brutes. Cependant, elle peut éliminer un phénomène épisodique n’apparaissant qu’à quelques strates d’un nombre réduit de stations. De plus, elle n’indique pas quelle(s) strate(s) doi(ven)t être prélevée(s).

III.4.2. Echantillonnage temporel

Aux stations 16 et 35, des échantillonnages ont été fait aux trois échelles temporelles (tabl. III.4); les plus petits coefficients de variation sont le plus souvent observés pour les séries horaires (H1 et H2). Notons que nous sommes à la recherche de l’échelle temporelle offrant la plus grande variabilité. Par ailleurs, certaines variables ont de fortes valeurs de coefficients de variation à une échelle horaire (ex:CF, NO₂ et NO₃ traceur du ruissellement dans l’étang). L’étude des données brutes a montré que la moyenne de ces variables est si faible qu’il est difficile d’obtenir des mesures précises, excepté lorsque les précipitations sont élevées entraînant de plus forts ruissellements dans l’étang.

Le tableau III.4 montre que les plus hauts coefficients de variation sont distribués également entre l’échelle mensuelle et journalière pour une majorité de variables. Donc, non seulement l’échelle mensuelle (bien adaptée à l’étude des cycles annuels), mais aussi l’échelle journalière seraient adéquates pour comprendre le comportement temporel de ces variables. Il est à noter que l’étude journalière est peu utilisée.

Donc pour la phase 2 du programme ECOTHAU, il a été décidé d’échantillonner à une échelle temporelle de 15 jours consécutifs. Ce choix de 15 jours a été déterminé par le compromis suivant entre (a) le besoin d’un nombre suffisant d’échantillons pour l’analyse statistiques et (b) les

capacités logistiques de laboratoire et de terrain pour mener à terme le programme de recherche.

L'étude de l'échelle temporelle de variabilité peut aider à augmenter l'efficacité de la stratégie d'échantillonnage spatiale. En effet, si la variabilité temporelle à l'échelle journalière est la plus grande, on peut s'interroger sur la représentativité d'un échantillon effectué avec un seul réplicat. En utilisant les séries journalières d'échantillonnage de la phase I, nous avons créé des séries de données d'un, de trois, cinq, sept et de 15 jours consécutifs. Nous avons comparé les moyennes de ces différentes séries. Considérant l'ensemble des variables, l'intervalle de confiance (à 95 %) des séries de trois jours est assez souvent différent de la valeur obtenue avec une seule observation, mais cependant très rarement différent des moyennes des séries de cinq et sept jours. Par contre, les séries de 15 jours sont, en général, différentes de toutes les autres. La variation de la moyenne des séries de 15 jours est accompagnée par une augmentation de la variance ce qui indique que les séries d'une telle longueur décrivent des processus écologiques différents. Dans ce cas, la variabilité temporelle devient assez grande pour masquer la variabilité spatiale. Pour l'ensemble de ces raisons et considérant l'effort pouvant être fait par les équipes de laboratoire et de terrain, nous croyons que pour représenter correctement la variabilité spatiale des variables du programme ECOTHAU, une stratégie d'échantillonnage consistant à répéter un échantillonnage spatial de 20 stations pendant trois jours consécutifs serait préférable.

III.5. CONCLUSION

Les quatre méthodes présentées ici se sont avérées des outils pertinents pour établir un plan d'échantillonnage sur un plan d'eau. Malgré qu'elles ne furent pas développées spécifiquement pour aborder la problématique de la stratégie d'échantillonnage dans trois dimensions, nous avons tout de même été en mesure de proposer des adaptations permettant leur utilisation dans cette situation. Aucune des quatre méthodes n'est apparue "parfaite" en regard des résultats obtenus; elles ont toutes leurs qualités et leurs défauts. Le chercheur devra donc diriger son choix méthodologique en fonction de ses objectifs et des contraintes propres à son étude; les outils statistiques sont d'une précieuse utilité mais le chercheur devra en tout état de compte prendre la décision finale permettant de sélectionner l'échelle d'observation, et par conséquent les stations les plus représentatives de l'écosystème.

**Chapitre IV : REPARTITION SPATIALE DE PIGMENTS
CHLOROPHYLLIENS ET DU PHYTOPLANCTON DANS UN
ECOSYSTEME LAGUNAIRE (ETANG DE THAU)**

IV 1. INTRODUCTION

Les premières études sur le phytoplancton de l'étang de Thau remontent au début du siècle (Pavillard, 1905); elles furent surtout consacrées à la composition spécifique qui présente une grande affinité avec la province néritique voisine. Thau est décrit comme un étang à Diatomées (Hénard, 1978; Laffont, 1985). L'espèce *Skeletonema costatum* est typique des floraisons hivernales, alors que, durant le reste de l'année, se succèdent d'autres espèces appartenant aux genres *Chaetoceros* et *Nitzschia*. Cependant, d'autres groupes d'algues peuvent être à l'origine de floraisons, tels les flagellés nanoplanctoniques. Les Dinoflagellés sont également présents mais, même lors de leur développement maximal, ils n'atteignent jamais des abondances équivalentes à celles des Diatomées.

L'étang de Thau est le siège d'une exploitation conchylicole intense. Chaque année, il produit de 15 à 20 000 tonnes de coquillages; la plus grande part revient aux huîtres, dont les stocks se situent entre 30 et 35 000 tonnes, les moules ne dépassant pas 3500 tonnes. Le développement de la conchyliculture et son contrôle ont entraîné des recherches quantitatives sur le phytoplancton (Tournier *et al.*, 1982; Tournier et Pichot, 1987). Elles concernent essentiellement sa biomasse, Hénard (1978) étant le seul à avoir complété cette approche par des mesures de production. Quelque soit la fréquence des mesures, tous ces travaux se sont appuyés sur un nombre réduit de stations, généralement situées dans la zone conchylicole qui occupe le cinquième de l'étang de Thau. La biomasse du phytoplancton est le plus souvent inférieure à $3 \text{ mg Chl } a \cdot \text{m}^{-3}$; elle peut dépasser $5 \text{ mg} \cdot \text{m}^{-3}$ lors de floraisons hivernales fugaces mais régulièrement observées. En dehors de ces floraisons, la teneur moyenne en chlorophylle est maximale durant le semestre qui va de mai à octobre. La répartition géographique du phytoplancton n'est pas uniforme, ne serait-ce qu'en raison de la filtration des mollusques, les zones conchylicoles constituant un "puits" pour le phytoplancton (Tournier et Pichot, 1987).

L'étang de Thau apparaît au premier abord comme un milieu relativement pauvre en éléments nutritifs (Tournier *et al.*, 1982), notamment pour les formes azotées. Par comparaison avec d'autres lagunes méditerranéennes, cette relative oligotrophie serait due à la faible superficie du bassin versant qui fertilise ses eaux (Vaulot et Frisoni, 1986). La compréhension de cet apparent paradoxe entre les faibles apports terrigènes et la forte

production conchylicole, l'évolution probable de cette production en fonction d'aléas naturels ou d'aménagements nécessitent une étude intégrée du fonctionnement de cet écosystème lagunaire. C'est un des buts du programme ECOTHAU entrepris en 1985 (Amanieu *et al.* , 1989). Les mesures réalisées en 1986-87 avaient un objectif prioritaire: définir quel type de réseau de stations, quel rythme de prélèvements, quelles variables devaient être suivies pour comprendre les processus à l'intérieur de chaque compartiment trophique et leur poids relatif dans le fonctionnement général du réseau. Mais il est évident que répéter en quatre occasions un réseau de 63 stations en analysant 28 variables représente une densité d'information exceptionnelle qui permet une description fine de la répartition spatiale. Il importait d'autant plus de synthétiser ces données qu'aucun des travaux précédents n'était basé sur un tel échantillonnage.

Au delà de la description détaillée de la répartition spatiale de la biomasse chlorophyllienne, nous avons voulu également aborder certaines hypothèses de fonctionnement de l'étang. Ces hypothèses peuvent se placer à un niveau local ou à un niveau plus global.

Nous nous sommes intéressés à l'influence des coquillages non seulement en tant que prédateurs, mais pouvant également jouer un rôle dans la composition taxonomique. Toujours en terme de problématique plus régionale, nous avons pris en compte l'importance des sels nutritifs dans l'étang de Thau comme facteur limitant de la croissance des algues.

Par ailleurs, nous avons abordé l'importance des variables se trouvant à la base de l'écosystème. Dans cette optique l'étude comparative de la structure spatiale de la chlorophylle *a* et de l'hydrodynamisme, sous forme de flux ou de gamme d'énergie nous permet de mieux comprendre l'importance du rôle des variables physiques sur les variables biologiques.

IV 2. METHODOLOGIE

IV 2.1. Interpolation spatiale

Nous avons employé une méthode d'interpolation numérique, le krigeage (Matheron, 1970), basée sur la modélisation de l'évolution de la variance en fonction de l'espace (semi-variogramme). L'interpolation cartographique (par ex: fig. IV.1) a été effectuée en utilisant le modèle de semi-variogramme qui résume le mieux l'ensemble de l'information sur la variable étudiée dans l'espace (progiciel UNIMAP, European Software Contractors A/S). L'avantage de cette approche est de proposer une représentation spatiale continue ainsi qu'une estimation de la variance associée aux valeurs interpolées par la méthode entre les stations d'échantillonnage.

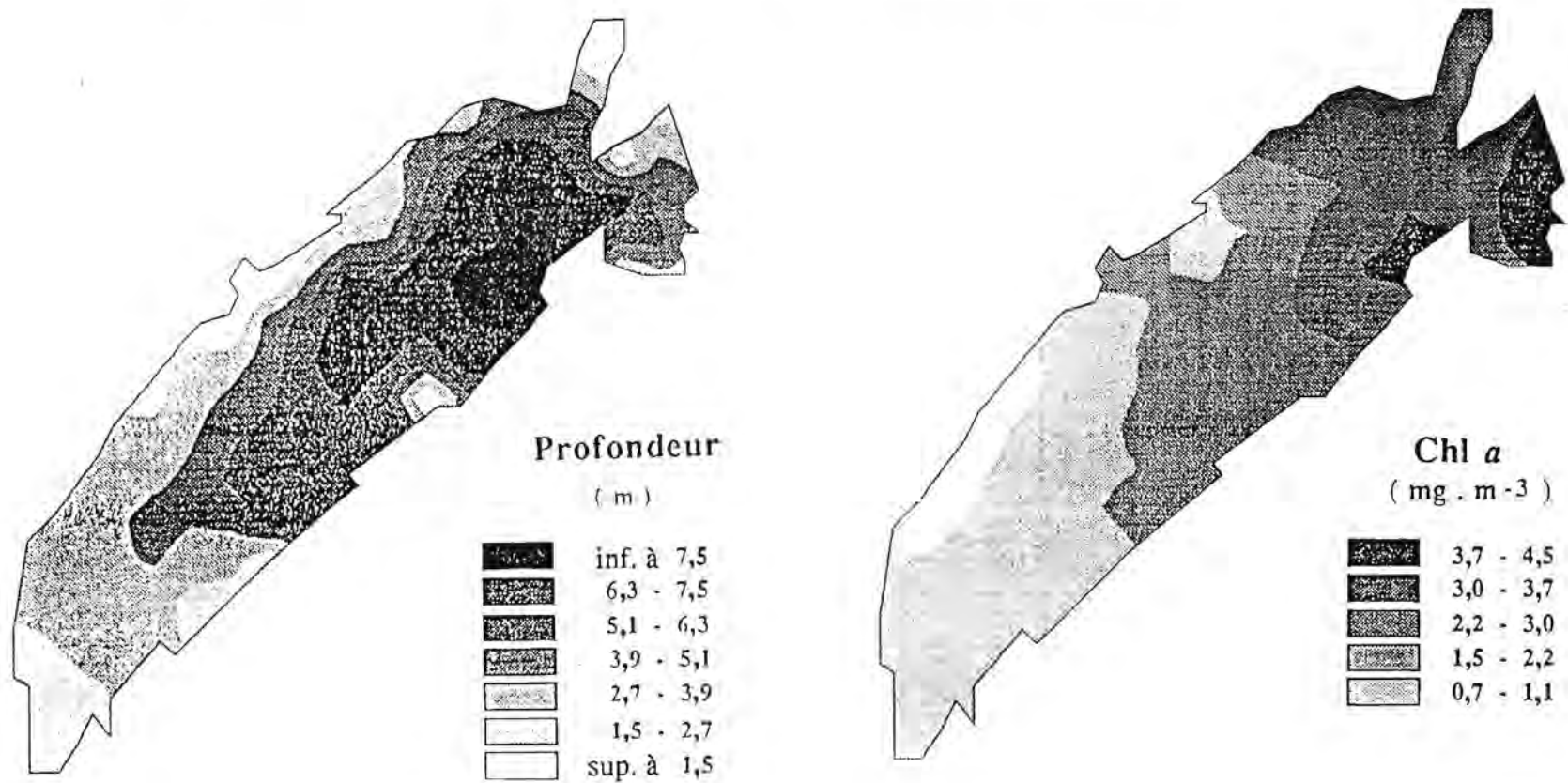
IV 2.2. Partition de l'étang en zones homogènes des pigments chlorophylliens

Elle a été réalisée par une méthode de groupement avec contrainte spatiale (Legendre et Legendre, 1984b; Legendre, 1987; Legendre *et al.*, 1989). Les programmes utilisés font partie du progiciel "R" (Legendre, 1985). Pour chacune des zones homogènes, un intervalle de confiance (à 95%) de la moyenne des pigments chlorophylliens a été calculé. Le terme de "zone homogène" est employé ici pour définir une région contiguë dans l'espace qui comporte des valeurs similaires en Chl *a*, du rapport Chl *b* / Chl *a*, ou du rapport Chl *c* / Chl *a*.

IV 2.3. Partition de l'étang en zones homogènes des peuplements phytoplanctoniques

Nous avons utilisé le coefficient de Steinhaus (Legendre et Legendre, 1984) comme mesure de ressemblance entre les stations. La matrice ainsi obtenue attribue un niveau de ressemblance entre 1 et 0 à chaque paire de stations. Par la suite, nous avons réalisé les groupements par agglomération hiérarchique à liens intermédiaires au niveau de connexité de 0,75 (Legendre et Legendre, 1984a). Cette méthode permet de créer des groupes de stations homogènes quant à leur composition taxonomique. Ces groupes ont permis d'établir une cartographie des peuplements phytoplanctoniques de l'étang.

Figure IV.1. Bathymétrie et répartition spatiale de la biomasse phytoplanctonique moyenne (Chl *a*) des quatre campagnes d'échantillonnage. Noter la similitude entre la répartition de la Chl *a* (gradient croissant SO-NE et allure diagonale des isoplèthes) et la carte bathymétrique.



IV 2.4. Ordination

Nous avons utilisé les coordonnées principales comme méthode d'ordination (Gower, 1966; Legendre et Legendre, 1984a). Elle permet, à partir de la matrice de similarité, de situer les objets (stations) dans un espace de dimension réduite qui préserve le mieux possible les relations de ressemblance entre les objets par rapport à un système d'axes. Nous avons calculé des corrélations non-paramétriques (tau de Kendall) entre les coordonnées et les taxons étudiés. Le but de cette analyse est d'identifier un (ou plusieurs) taxon(s) responsable(s) de la position des stations dans l'espace réduit des coordonnées principales et ainsi expliquer la composition taxonomique de l'étang. Les programmes utilisés font partie du progiciel "R" (Legendre, 1985).

IV 3. RESULTATS ET DISCUSSION

IV 3.1. Répartition des pigments phytoplanctoniques

IV 3.1.1 Chlorophylle *a* indicateur de la biomasse

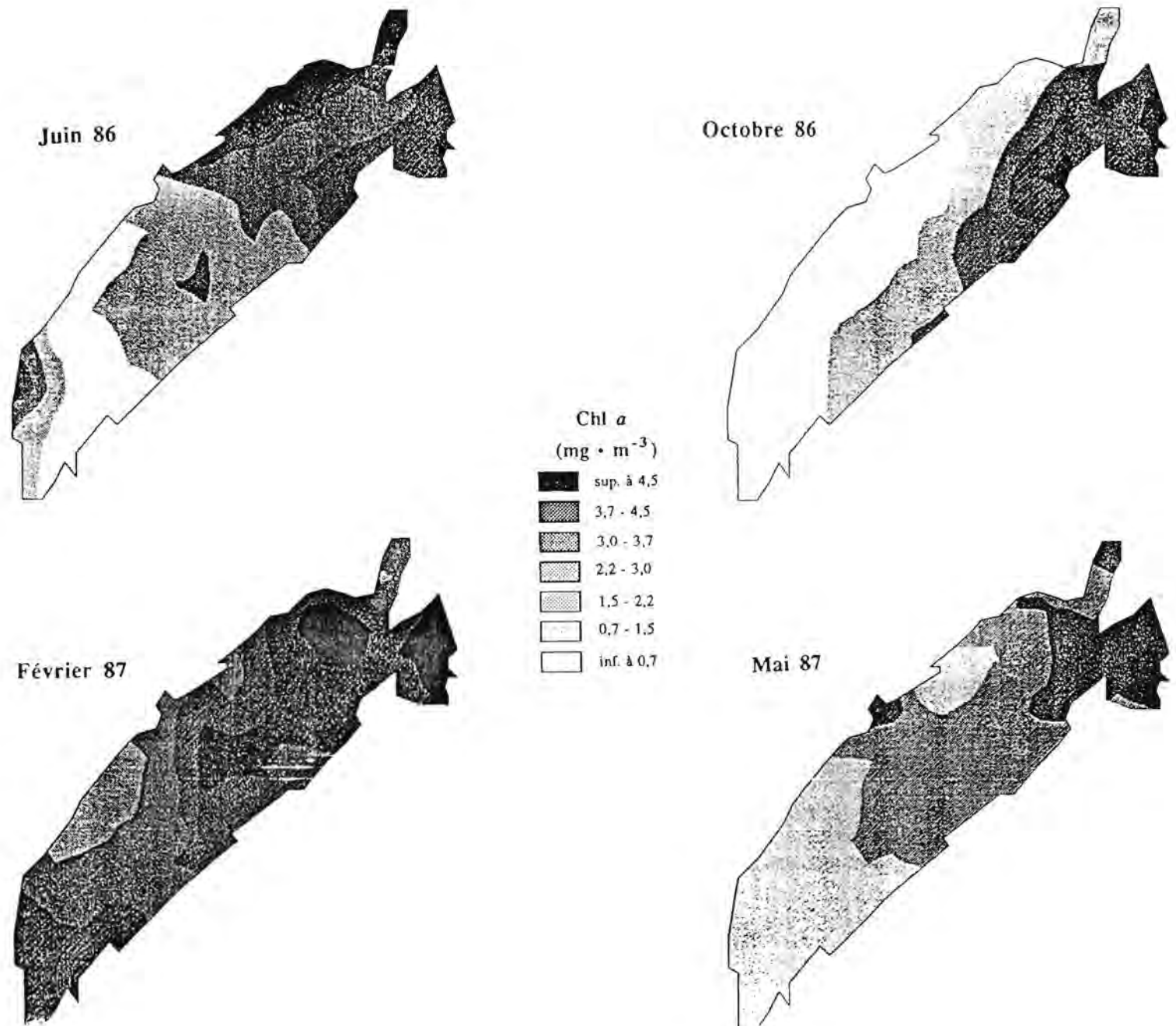
La répartition de la Chl *a* moyenne pour l'ensemble des quatre campagnes spatiales (fig. IV.1) met en évidence un remarquable gradient croissant le long de l'axe principal SO-NE de l'étang, avec des isoplèthes le traversant en diagonale; les teneurs vont de 1,0 à 1,7 mg • m⁻³ dans le tiers sud-ouest, de 1,7 à 2,4 mg • m⁻³ dans la partie médiane et de 2,4 à 3,8 mg • m⁻³ vers l'étang des Eaux-Blanches au débouché des canaux de Sète. L'examen détaillé de la répartition de la Chl *a* à chacune des quatre campagnes met en évidence quelques divergences par rapport au schéma moyen ainsi défini (fig. IV.2):

- en juin 1986, deux zones de fortes biomasses apparaissent; l'une au niveau des parcs de Bouzigues, l'autre dans la Crique de l'Angle. L'étang est coupé en deux parties égales par l'isoligne 2 mg Chl *a* • m⁻³.

- en octobre 1986, où la plus grande partie de l'étang est occupée par des eaux à moins de 2 mg Chl *a* • m⁻³, la répartition est l'image même du schéma moyen précédemment défini.

- en février 1987, période de floraison de Diatomées, apparaissent des teneurs

Figure IV.2. Cartographie (par interpolation) de chlorophylle *a* pour les quatre campagnes d'échantillonnage (juin 86, octobre 86, février 87 et mai 87).



élevées ($> 4,5 \text{ mg Chl } a \cdot \text{m}^{-3}$) près de Sète et au large de Bouzigues

- en mai 1987, bien que les valeurs soient nettement inférieures (entre 0,7 et $2,2 \text{ mg Chl } a \cdot \text{m}^{-3}$), la structuration spatiale subsiste selon un gradient décroissant Sète - Marseillan.

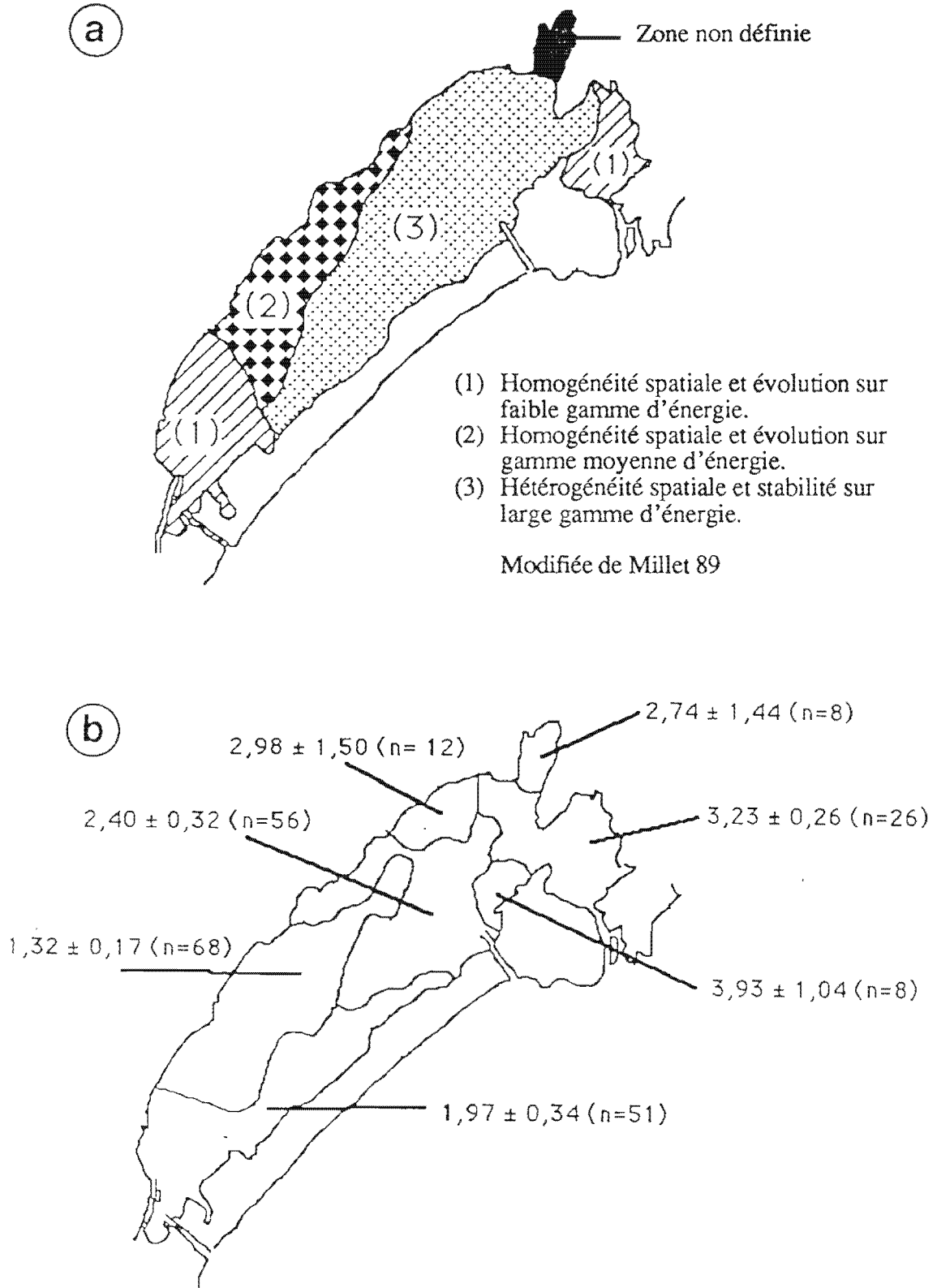
La représentation graphique en zones homogènes (fig. IV.3) permet d'individualiser 3 grandes zones dans la partie SO de l'étang (entre Mèze et Marseillan) ; au NE, entre Mèze et Sète, on distingue 4 zones plus petites, ce qui indique une augmentation de la variabilité spatio-temporelle de la biomasse pouvant s'expliquer par la complexité de la circulation hydrodynamique (Millet, 1989).

Par ailleurs, on peut constater une concordance entre la zonation des différentes gammes d'énergie (ou potentiel de turbulence) décrite par Millet (1989) et celle de la Chl *a* (fig. IV.3). Ceci est valable pour les 4 campagnes d'échantillonnages où l'on enregistre des corrélations significatives positives entre les valeurs brutes de Chl *a* et les valeurs du groupement d'énergie (IV.1.).

Tableau IV.1. Corrélation (tau de Kendall) entre la zonation de l'énergie de Millet (1989) et les valeurs brutes de Chl *a* pour les quatre campagnes d'échantillonnage. La valeur 1 est attribuée aux stations des zones 1-a et 1-b de la figure IV.3a, la valeur 2 pour les stations appartenant à la zone 2 et la valeur 3 pour les stations du groupe 3.

Campagne	Juin 86	Octobre 86	Février 87	Mai 87	86-87
tau de Kendall	0,34	0,21	0,27	0,19	0,35
Probabilité	$p \leq 0,001$	$p \leq 0,05$	$p \leq 0,01$	$p \leq 0,05$	$p \leq 0,001$

Figure IV.3. Zonation de l'étang de thau, (a) en fonction de l'énergie tel que définie par Millet 88, (b) en zones homogènes de chlorophylle *a* obtenues par un groupement avec contrainte spatiale pour les quatre campagnes confondues; les valeurs représentées la moyenne pour chacune des zones homogènes et son intervalle de confiance (à 95%), n = le nombre de station par zone.



IV 3.1.2. Descriptions des cartographies obtenues avec le groupement avec contrainte spatiale

Chlorophylle a

La Chl *a* est utilisée comme étant un indicateur de la biomasse phytoplanctonique totale de l'étang. L'étude des cartographies obtenues par la méthode de groupement avec contraintes spatiales (Legendre, 1987) de la Chl *a*, pour chacune des campagnes permet de constater l'existence de certaines similitudes (fig. IV.4).

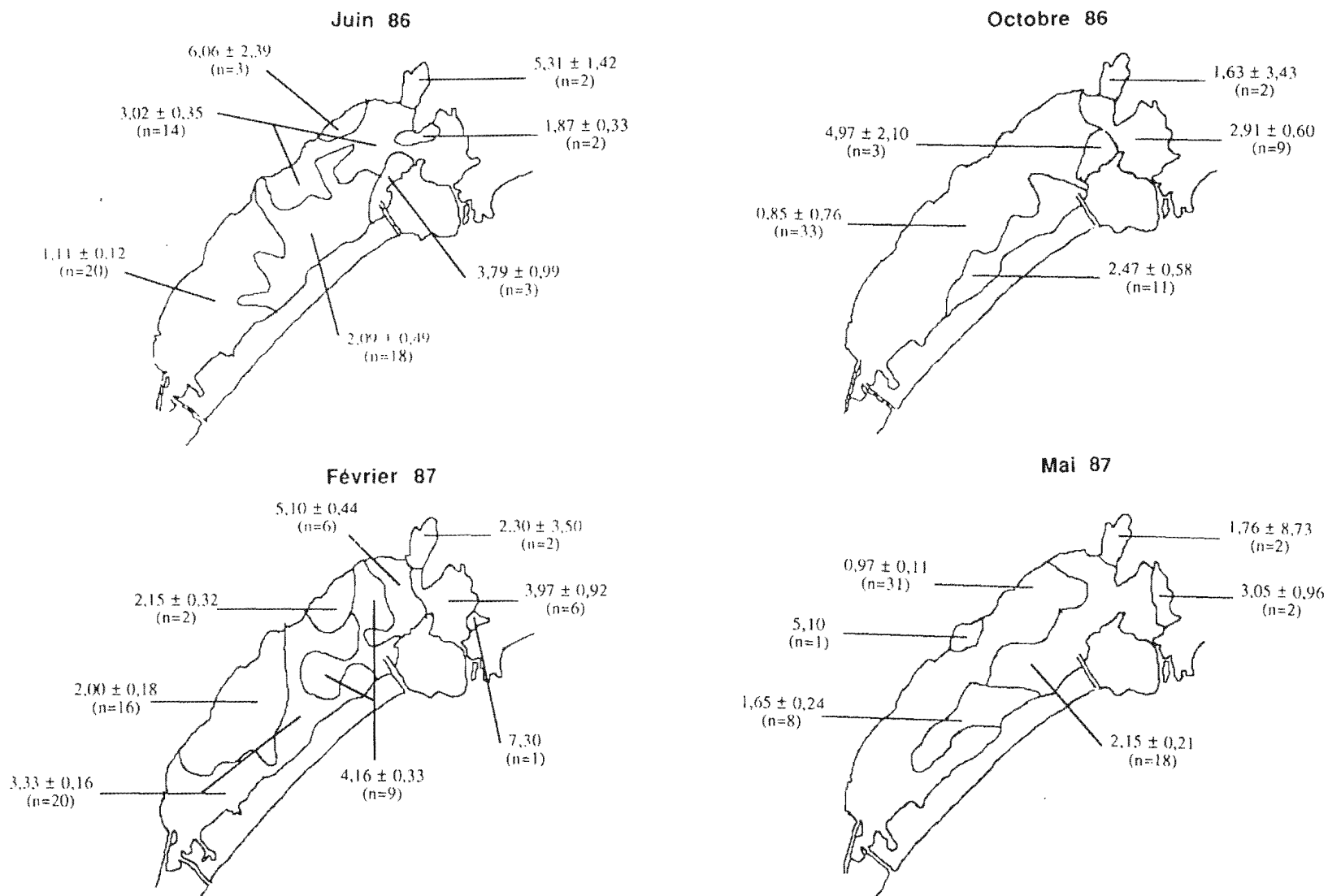
Premièrement un plus grand nombre de zones homogènes dans la région de Sète que dans la région de Marseillan, ce qui témoigne d'une plus grande complexité des conditions du milieu dans ce secteur.

Deuxièmement le gradient croissant Marseillan - Sète déjà observé dans les interpolations est respecté dans la division en zones homogènes (chapitre III). Ce gradient n'est cependant pas parfait et certaines exceptions sont observées.

Pour deux campagnes (juin 1986 et octobre 1986), les stations 41 et 47 (fig. II.2a) appartiennent à une zone de très fortes concentrations (plus élevées que pour l'étang des Eaux Blanches), ce qui a pour effet de briser le gradient Marseillan - Sète. On peut supposer qu'un apport en biomasse marine du canal des Quilles peut expliquer cette situation, mais ceci n'est vérifié par aucune autre observation.

Les stations 62 et 63 (dans la Crique de l'Angle) forment toujours une zone différente du reste de l'étang. Pour trois des quatre campagnes (octobre 1986, février 1987 et mai 1987), cette zone comporte des biomasses beaucoup plus faibles que dans le reste de l'étang. On peut penser que l'isolement de cette partie de l'étang défavorise le phytoplancton qui est coupé, par exemple, des apports en élément nutritif, ou que les conditions du milieu soient très différentes du reste de l'étang et ne permettent pas une croissance optimale des espèces typiques de Thau. A cette effet, il faut noter que la présence de la Vène, seul tributaire permanent en eau douce, doit changer passablement les conditions environnementales.

Figure IV.4. Cartographie (groupement avec contrainte spatiale) de la chlorophylle *a* ($\text{mg} \cdot \text{m}^{-3}$) en zones homogènes obtenues pour chacune des quatre campagnes d'échantillonnage (juin 86, octobre 87, février 87 et mai 87). Les valeurs représentées la moyenne pour chacune des zones homogènes et son intervalle de confiance (à 95%), *n* = le nombre de station par zone.



Bien que cela n'apparaisse pas toujours clairement, les zones du côté lido (bras de terre séparant l'étang de la mer) de l'étang ont des valeurs moyennes souvent supérieures à celles du côté continent. Cette division correspond grossièrement à la répartition des tables dans l'étang. Il semble donc que le "puits" à phytoplancton décrit par Tournier et Pichot (1987) soit encore observé.

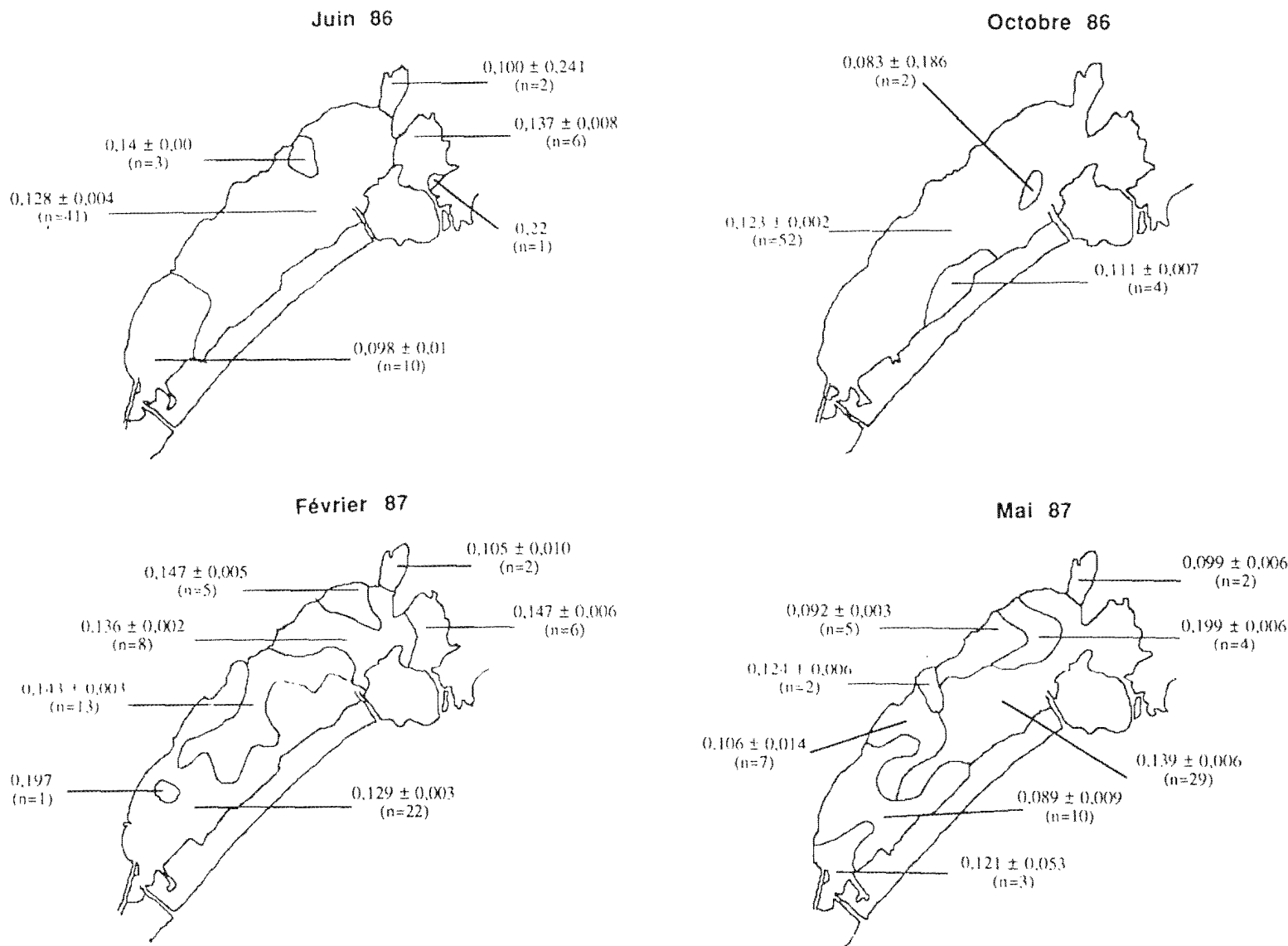
Au delà de cette représentation graphique il est intéressant de noter que, dans la majorité des cas, les intervalles de confiance associés à la moyenne de chaque zone homogènes ne se chevauchent pas (seulement huit chevauchements sur 27 frontières observées). De plus, les zones qui ont des intervalles de confiance se chevauchant sont en général des zones à faible effectif ($n \leq 4$).

Cette dernière observation nous permet d'affirmer que le groupement avec contraintes spatiales définit des zones contiguës significativement différentes. De ce point de vue, la méthode s'avère un outil efficace pour établir une description objective de l'étang de Thau. Il faut noter cependant que l'étang présente de forts gradients longitudinaux pour la Chl *a*, structure déjà décrite par les cartes interpolées. Il n'en demeure pas moins que grâce à cette méthode nous avons pu établir des zones homogènes, donc des frontières, ce qui n'était pas possible avec les interpolations seules; c'est donc un outil utile pour mettre en relief des structures de fonctionnement de l'étang.

Chlorophylle c / chlorophylle a.

La cartographie du rapport Chl *c* / Chl *a* souligne également le gradient croissant Marseillan - Sète tel que décrit pour la Chl *a* (fig. IV.5). La similitude entre ces deux cartographies permet de penser que la biomasse phytoplanctonique provient des taxons contenant de la Chl *c*, telle que les Diatomées pennées et centriques, espèces plutôt d'origine marine. De plus, ces deux gradients montrent des concentrations plus fortes dans la région près des canaux de Sète, principaux apports en eau marine de l'étang. On peut, grâce à ces seuls résultats, élaborer les hypothèses suivantes: premièrement la biomasse algale est principalement composée par du phytoplancton à forte teneur en Chl *c*, et deuxièmement ce phytoplancton est d'origine marine et s'introduit dans l'étang par ces canaux. Ce sont des hypothèses majeures pour le fonctionnement de l'étang, lesquelles devront être confirmées

Figure IV.5. Cartographie (groupement avec contrainte spatiale) du rapport Chl *c* / Chl *a* en zones homogènes obtenues pour chacune des quatre campagnes d'échantillonnage (juin 86, octobre 86, février 87 et mai 87). Les valeurs représentées la moyenne pour chacune des zones homogènes et son intervalle de confiance (à 95%), n = le nombre de station par zone.



par d'autres résultats.

Une seule campagne, octobre 1986, fait exception à cette règle où la division en zones homogènes du rapport $\text{Chl } c / \text{Chl } a$ ne correspond pas celle de la $\text{Chl } a$. Lors de cette campagne, les rapports sont particulièrement faibles, mais surtout très homogènes. En effet, 52 stations (90% des stations) appartiennent à la même zone.

Bien que le gradient soit respecté pour les trois autres campagnes, la Crique de l'Angle présente des rapports plus faibles témoignant d'une communauté moins influencée par les apports marins.

Par ailleurs, les zones homogènes obtenues par la méthode de groupement avec contraintes, nous permettent de définir, ici aussi, des zones contiguës ayant des intervalles de confiance ne se chevauchant que très rarement (quatre fois sur 27 frontières). Nous avons donc des zones contiguës significativement différentes.

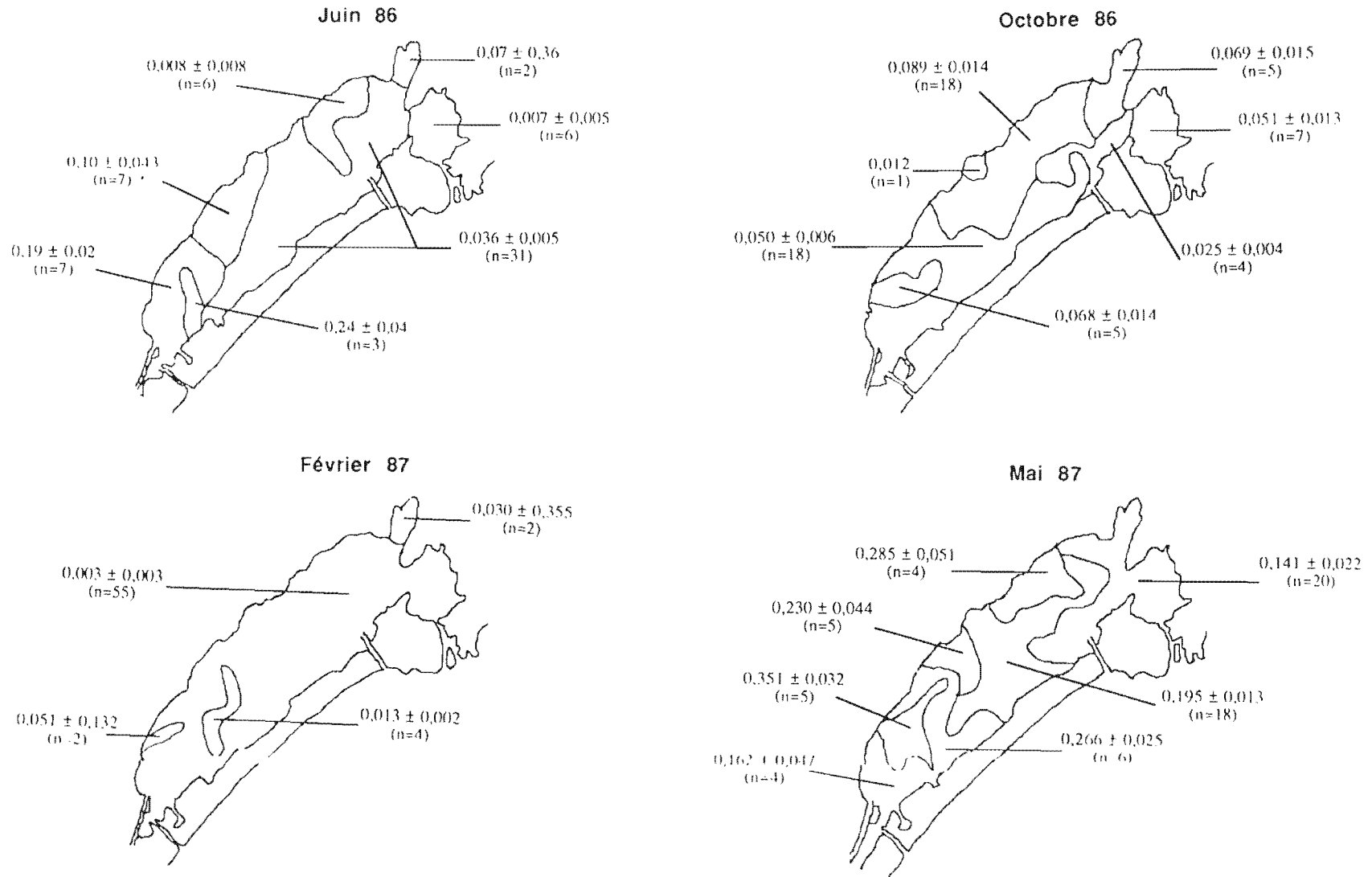
Bien que le gradient Marseillan - Sète soit assez bien respecté, il n'en est pas de même pour le gradient continent - lido observé pour la $\text{Chl } a$. A l'inverse de la $\text{Chl } a$, une seule des quatre campagnes présente ce gradient (mai 1987), et encore, plus ou moins bien défini. L'effet des tables ne semble pas être facilement visualisé avec ce rapport.

Chlorophylle b / chlorophylle a.

On associe généralement à ce rapport les taxons de type nanoplanctoniques tels que les Chlorophycées et les Euglénophycées. Ce sont également des taxons plus typiques du monde lagunaire ou du moins souvent d'origine continentale. On ne sera donc pas surpris de rencontrer une division relativement différente de celle de la $\text{Chl } a$ ou le rapport $\text{Chl } c / \text{Chl } a$ (fig. IV.6).

Le gradient croissant Marseillan - Sète n'est plus observé, il est remplacé par un gradient inverse moins prononcé, accompagné par un gradient continent - lido. En effet il est intéressant de noter, bien que le découpage ne soit pas parfait, que pour trois campagnes (juin 86, octobre 86 et mai 87) la cartographie des divisions semble se calquer sur celle des zones

Figure IV.6. Cartographie (groupement avec contrainte spatiale) du rapport Chl *b* / Chl *a* en zones homogènes obtenues pour chacune des quatre campagnes d'échantillonnage (juin 86, octobre 87, février 87 et mai 87). Les valeurs représentées la moyenne pour chacune des zones homogènes et son intervalle de confiance (à 95%), n = le nombre de station par zone.



de conchyliculture; avec des valeurs plus fortes à l'intérieur des parcs qu'à l'extérieur. On peut penser que les algues du type Chlorophycée dominant ces secteurs. Seule la campagne de février 1987 n'est pas caractérisée par de tels gradients. Lors de cette campagne, les rapports $\text{Chl } b / \text{Chl } a$ sont particulièrement faibles (maximum à 0,051) et très homogènes. On peut remarquer qu'une seule zone regroupe 87% des stations pour un rapport moyen très faible de 0,003.

En plus des deux gradients, une autre structure spatiale semble importante; il s'agit de la présence d'un groupe distinct dans la Crique de l'Angle ayant un rapport $\text{Chl } b / \text{Chl } a$ plus élevé que le reste de l'étang. Cette zone apparaît pour trois des quatre campagnes (juin 86, octobre 86 et février 87). Si on admet que ce rapport est un indicateur des apports continentaux ou de la présence d'espèces plus typiquement lagunaires, il semble bien que la Crique de l'Angle présente un fonctionnement différent du reste de l'étang. On peut expliquer ce phénomène soit par un isolement de la Crique du reste de l'étang et en particulier avec l'apport en eaux marines que constitue le canal de Sète, soit par un effet de la Vène, seul tributaire permanent d'eau douce de l'étang.

L'étude de chacune des campagnes permet de décrire une division relativement différente l'une de l'autre:

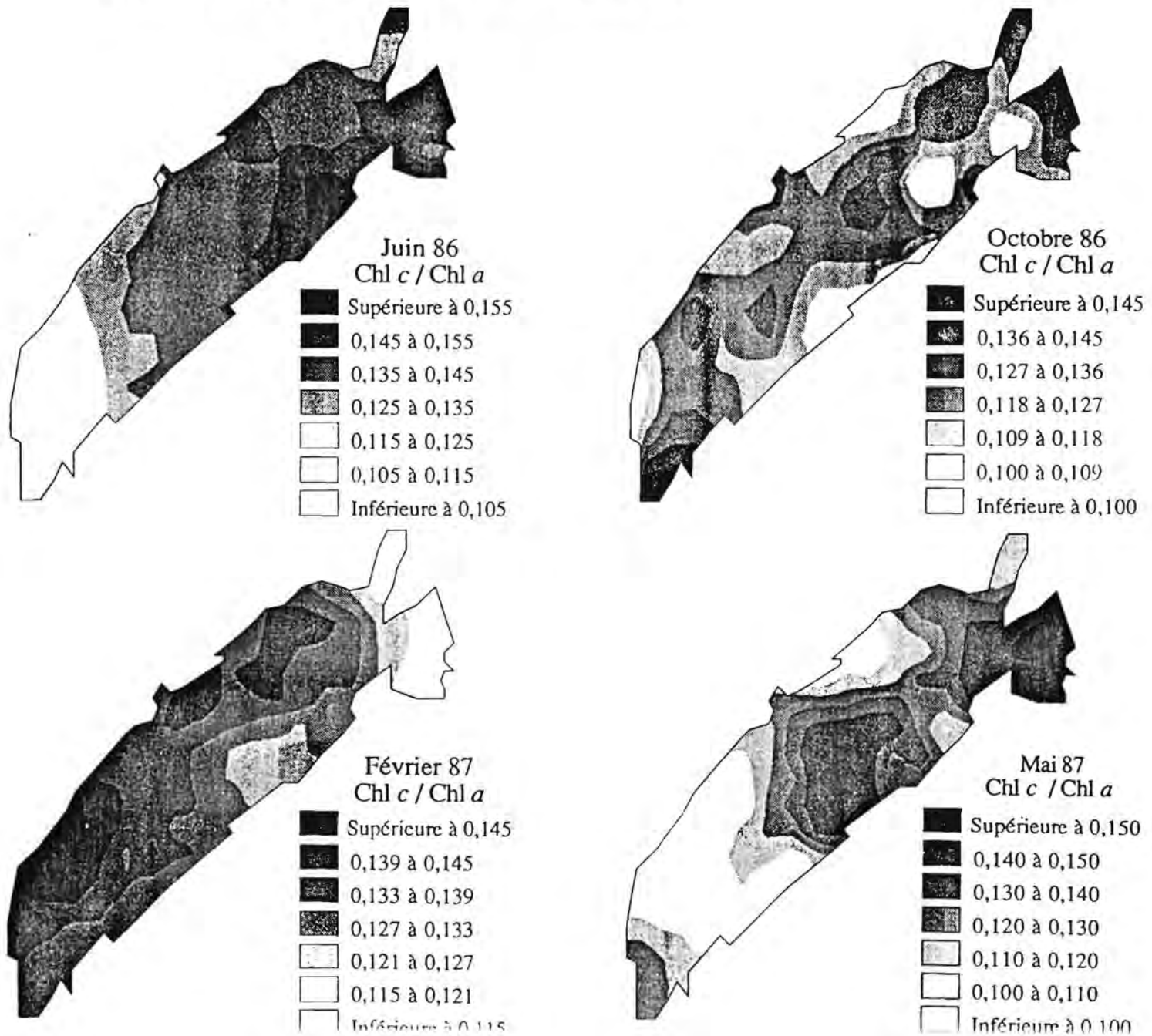
- En juin 86, un gradient croissant lido - continent est observé avec des zones de fortes concentrations se situent dans les zones A et B de conchyliculture (fig. II.1b). Par contre, la zone C de conchyliculture est caractérisée par de très faibles rapports de $\text{Chl } b / \text{Chl } a$.

- En octobre 86, le gradient est identique, les zones à fort rapport comprenant en général, des stations dans les zones de conchyliculture.

- En février 87, une étonnante uniformité caractérise la structure spatiale ainsi que des valeurs très faibles de ce rapport. Ceci s'explique par la présence d'une floraison de *Skeletonema costatum*.

- En mai 87, le gradient croissant lido - continent est de nouveau présent avec à nouveau des rapports supérieurs dans les parcs.

Figure IV.7. Cartographie (par interpolation) du rapport $\text{Chl } c / \text{Chl } a$ pour les quatre campagnes d'échantillonnage (juin 86, octobre 86, février 87 et mai 87).



De la même façon que pour les divisions précédentes, les zones définies sont, dans la majorité des cas (19 fois sur 26), significativement différentes en terme d'intervalle de confiance de la moyenne. Les sept exceptions concernent surtout de petits groupes ($n \leq 4$).

De ces deux structures dominantes on peut tirer certaines conclusions sur le fonctionnement de l'étang: premièrement la région de Marseillan et celle de la Crique de l'Angle sont dominées par des groupes taxonomiques à forts rapport Chl *b* / Chl *a*, donc d'origine lagunaire ou continentale, deuxièmement un gradient croissant lido - continent indique que les taxons associés à ce rapport (Chlorophycées entre autres) sont plus avantagés dans les tables de conchyliculture qu'à l'extérieur. On peut penser que la prédation des coquillages ne se fait donc pas principalement sur ce type d'algues.

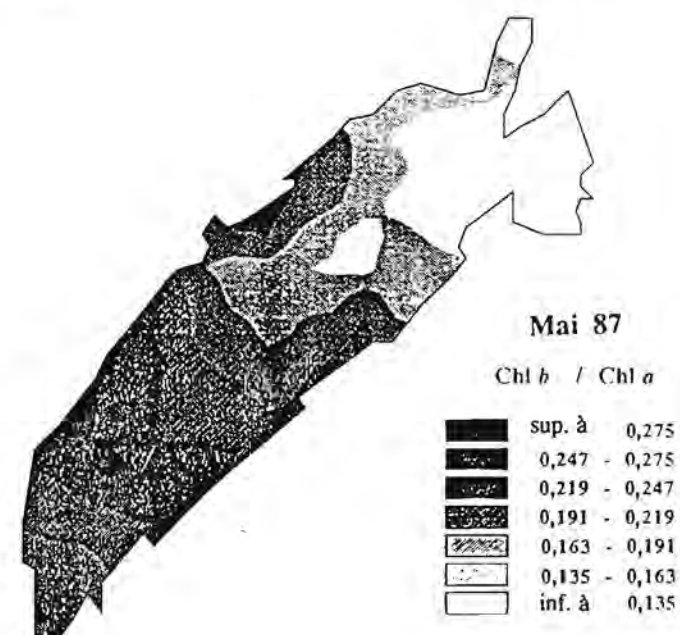
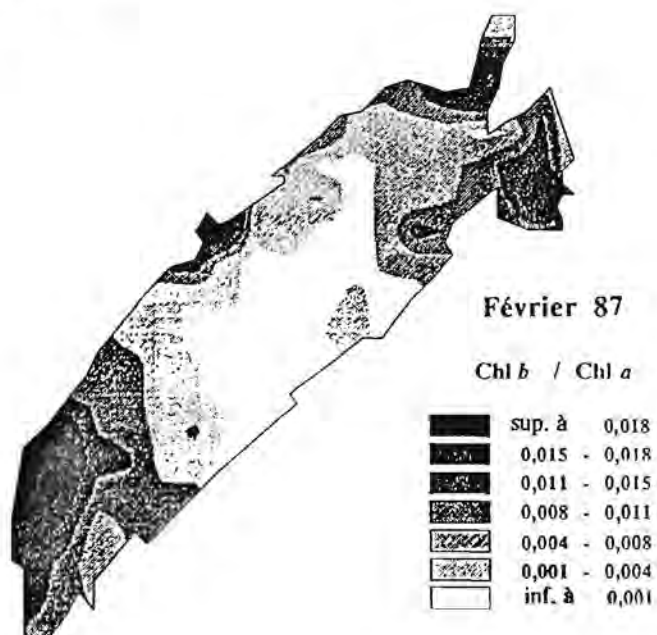
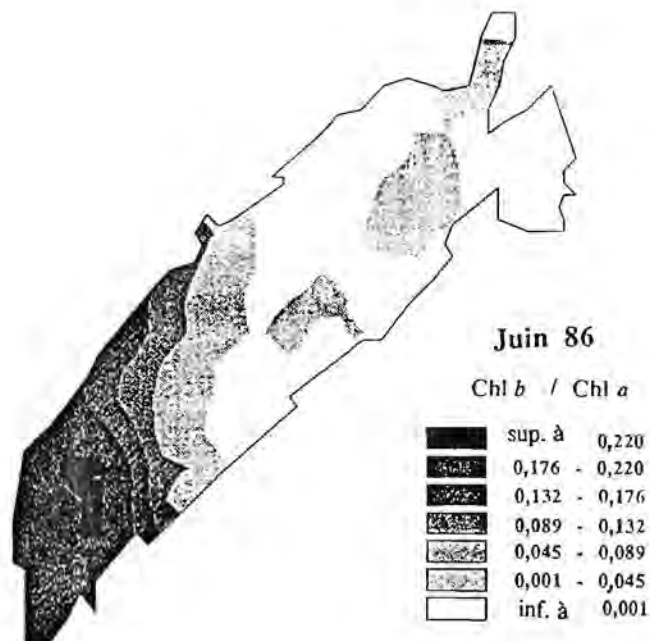
En conclusion de cette description des groupements avec contrainte spatiale, il est possible de mettre en évidence certains aspects du fonctionnement de l'étang: en premier lieu les espèces responsables de la biomasse phytoplanctonique sont des espèces à Chl *c*, probablement des Diatomées pennées ou centriques d'origine marine, deuxièmement, une opposition marquée entre la répartition spatiale des espèces à Chl *c* et des espèces à Chl *b*. Dans ce sens, deux secteurs de l'étang sont particulièrement intéressants: la Crique de l'Angle et la région de Marseillan. Il est évident que ces secteurs sont plus aptes à supporter la croissance d'espèces à Chl *b* car les concentrations plus élevées du rapport Chl *b* / Chl *a* témoignent que les conditions environnementales y sont plus adéquates.

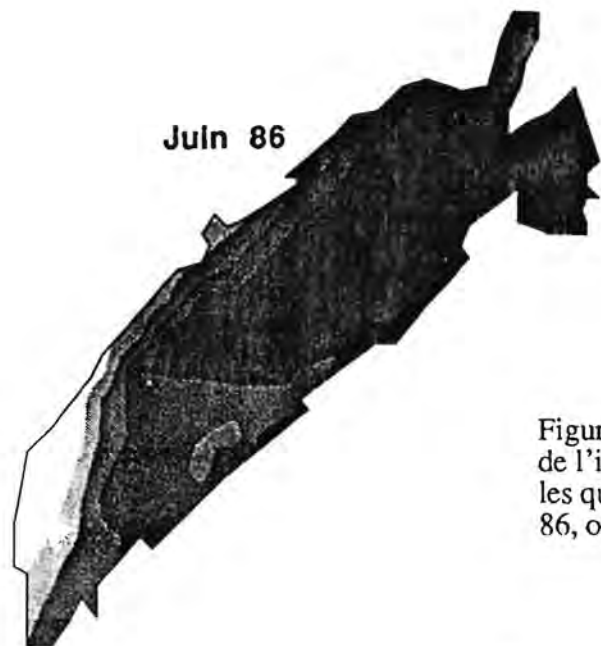
IV 3.2 Comparaison des répartitions spatiales des peuplements phytoplanctoniques et des pigments chlorophylliens

IV 3.2.1 Juin 1986

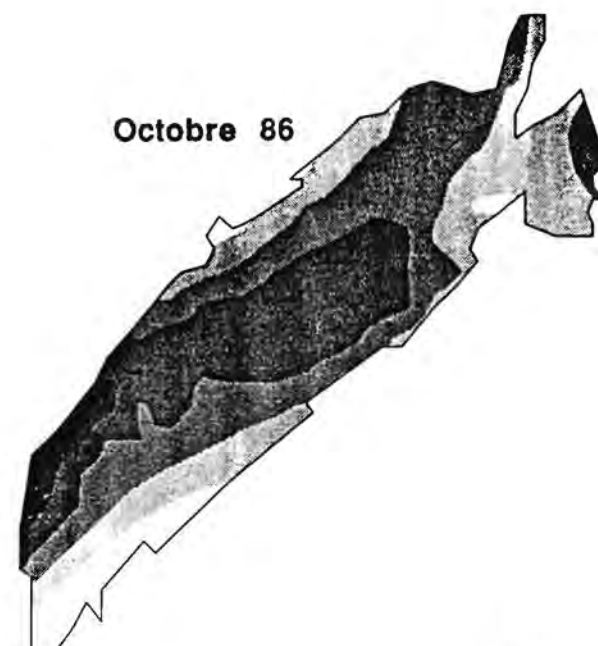
Un gradient bien défini de Marseillan à Sète (de 0,7 à 5,0 mg • m⁻³) est observé pour la Chl *a* (fig. IV.2). Un gradient du même type est observé pour le rapport Chl *c* / Chl *a* (de 0,0 à 0,155) en plus d'un gradient moins fort du lido vers le continent (fig. IV.7). Pour le rapport Chl *b* / Chl *a* (fig. IV.8), on observe au contraire un gradient de Sète vers Marseillan (0,0 à 0,23).

Figure IV.8. Cartographie (par interpolation) du rapport $Chl\ b / Chl\ a$ pour les quatre campagnes d'échantillonnage (juin 86, octobre 86, février 87 et mai 87).



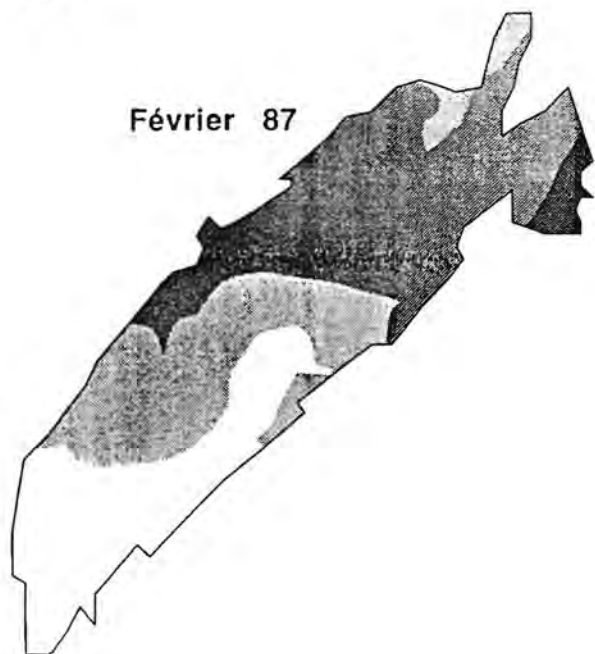
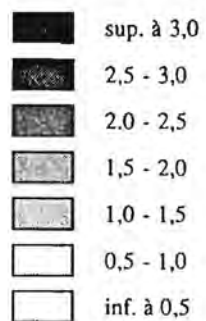


Jun 86

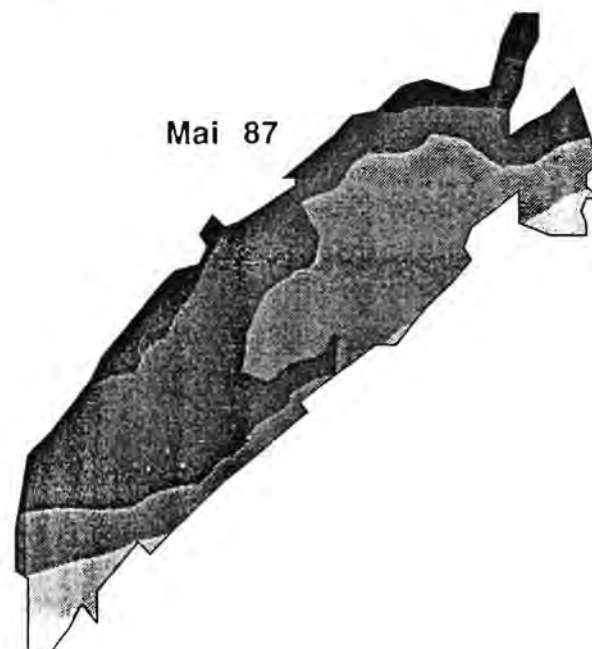


Octobre 86

Figure IV.9. Cartographie (par interpolation) de l'indice de diversité de Shannon (IS) pour les quatre campagnes d'échantillonnage (juin 86, octobre 86, février 87 et mai 87).



Février 87



Mai 87

Malgré une diversité spécifique élevée (fig. IV.9), deux taxons sont particulièrement abondants: la Diatomée *Chaetoceros lacinosus* qui peut représenter jusqu'à 48% du peuplement à certaines stations dans la région de Sète et le groupe des Cryptophycées qui représente jusqu'à 56% des abondances cellulaires dans la région de Marseillan.

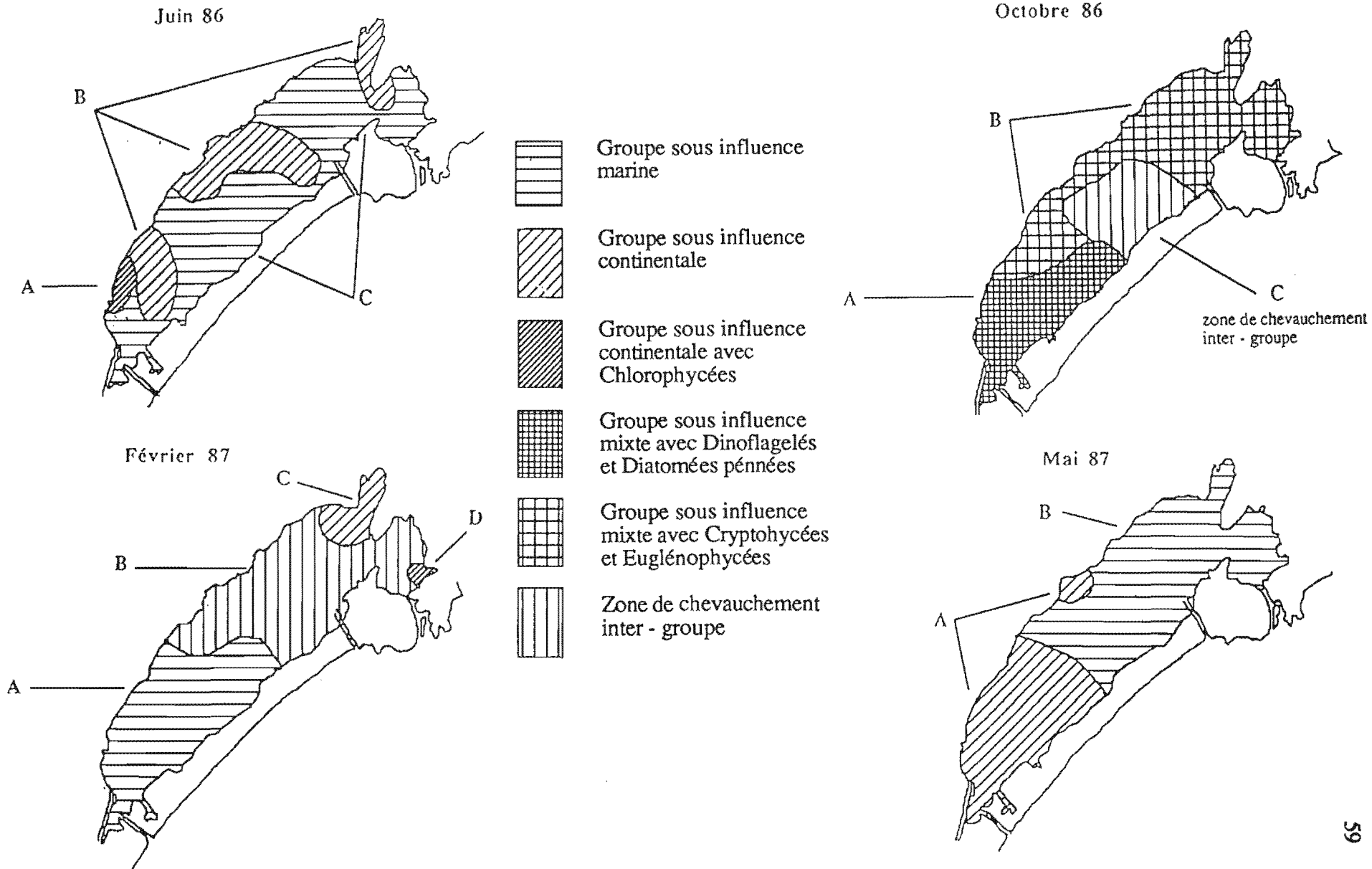
La cartographie des peuplements phytoplanctoniques, obtenue par la méthode de groupement par agglomération hiérarchique à liens intermédiaires, permet de définir trois zones (fig. IV.10). L'étude des corrélations entre la position des stations dans l'espace des coordonnées principales et le dénombrement des espèces pour chacune des stations permet de conclure que la zone A est caractérisée principalement par la présence de Chlorophycées. Ce résultat témoigne d'une influence marquée, mais limitée dans l'espace, des apports continentaux à cette station qui se situe en aval immédiat d'un apport d'eau douce (les Fontanilles). Ceci est confirmé, par ailleurs, par une forte valeur du rapport $\text{Chl } b / \text{Chl } a$.

La zone B correspond en premier lieu à la présence de Cryptophycées. Une série d'espèce flagellées telles que *Peridinium quinquecorne* (un Dinoflagellé présent en eau douce et en eau saumâtre), des représentants du genre *Gymnodinium* (genre ubiquiste dont l'origine taxonomique ne peut être définie mais qui est courant en milieu lagunaire) et l'Euglénophycée *Eutrepsiella sp.* sont également associés à cette zone, de même que les Cyanophycées *Anabaena spp.* L'ensemble de ces espèces indique une influence continentale marquée.

La zone C est influencée premièrement par *Chaetoceros lacinosus*, une Diatomée centrique, ainsi que par *Nitzschia pungens*, *Nitzschia delicatissima* et *Thalassionema nitzschoïdes*, Diatomées pennées qui, comme *Chaetoceros lacinosus*, sont des espèces courantes des eaux marines côtières.

Il apparaît donc que l'étang est partagé en deux zones pratiquement égales avec d'un côté des flagellés, certains d'origine clairement continentale (zones A et B), et d'autre part des Diatomées centriques et pennées d'origine marine (zone C où les Chlorophycées et les Cryptophycées sont peu abondantes). La comparaison avec la répartition spatiale de la $\text{Chl } a$ indique que les maximums de biomasse correspondent à une flore marine, sauf pour la station 6 sous influence de Chlorophycées (zone A). Mise à part cette station, nous pouvons

Figure IV.10. Cartographie (groupements par agglomération hiérarchique) des peuplements phytoplanctoniques de l'étang de Thau pour chacune des quatre campagnes d'échantillonnage (juin 86, octobre 86, février 87 et mai 87).



dire que les peuplements marins contribuent le plus à la biomasse, et bien que l'abondance des Euglénophycées et des Chlorophycées ne soit pas négligeable, leur biomasse en terme de chlorophylle reste limitée, en raison d'un potentiel de croissance plus faible dans l'ensemble de l'étang. Bien qu'il soit difficile de faire des comparaisons de moyennes des rapports Chl *c* / Chl *a* et Chl *b* / Chl *a* entre les différentes zones, on peut noter que les rapports Chl *c* / Chl *a* sont un peu plus élevés dans la zone C, où les espèces d'origine marine sont dominantes par rapport, aux zones A et B où les espèces d'origine continentale ou lagunaire sont dominantes.

IV 3.2.2. Octobre 1986

La Chl *a* (fig. IV.2) présente deux gradients croisés: de Marseillan à Sète et du continent au lido, variant dans des concentrations beaucoup plus faibles qu'en juin 1986 (0,5 à 3,7 mg • m⁻³). La répartition du rapport Chl *c* / Chl *a* est de type agrégative avec des valeurs faibles (0,07 à 0,15) ne variant que très peu (fig. IV.7). Le rapport Chl *b* / Chl *a* (fig. IV.8) est relativement homogène avec un maximum dans la région du port de Mèze. La gamme est encore plus faible que pour juin 1986 (0,01 à 0,15). La diversité spécifique moyenne (fig. IV.9) est plus faible qu'en juin et suit un gradient de Marseillan à Sète (l'indice de Shannon (IS) variant de 0,5 à 2,39). Au total, toutes stations confondues, 52 taxons ont été identifiés (sept à 18 taxons par station); le peuplement est donc moins riche et légèrement moins diversifié qu'en juin (IS ≤ 2,39). Le gradient de diversité est moins marqué et de sens inverse, le maximum étant observé dans la région de Marseillan. L'essentiel du peuplement est représenté par des nanoflagellés, Chlorophycées ou des Cryptophycées.

Suivant la même méthode qu'utilisé pour la campagne précédente, nous pouvons reconnaître deux groupes principaux (fig. IV.10) et décrire leurs espèces caractéristiques. La zone A vers Marseillan est marquée par *Gymnodinium*, accompagné par les espèces suivantes: *Navicula sp.*, *Thalassionema nitzsdoïdes* et *Grammatophora marina* (Diatomées pennées d'origine marine pour les deux derniers et indéterminée pour le premier) et *Amphidinium sp.* (un Dinoflagellé très courant en milieu lagunaire). Ceci correspond à un peuplement mixte de Dinoflagellés et de Diatomées pennées d'origine d'eau douce ou marine, ou encore benthiques et périphtiques pour la partie la moins profonde de ce secteur.

La zone B, dans la partie est de l'étang, est plutôt caractérisée par une Cryptophycée associée à des Euglénophycées, tous deux d'origine continentale, ainsi qu'une Diatomée centrique, *Coscinodiscus granii*, d'origine marine. Comme pour la zone A de cette campagne, la zone B est caractérisée par des espèces d'origine continentale et marine. L'étude multivariable nous permet de partager l'étang en deux zones différentes du point de vue taxonomique; dans les deux cas, les algues y sont d'origine mixte. Ces deux groupes sont séparés par un groupe intermédiaire (groupe C, fig. IV.10). Il est à noter que les deux espèces les plus caractéristiques des deux groupes sont des flagellés nanoplanctoniques (les Chlorophycées et les Cryptophycées représentent entre 60 et 100% du peuplement) qui seront avantagées par un hydrodynamisme plus lent de l'étang favorisant la sédimentation d'autres groupes non flagellés tel que les Diatomées. La présence de flagellés en automne a déjà été observée dans l'étang de Thau par Tournier et Pichot (1984), qui considèrent ce type de peuplement comme caractéristique de la saison.

Par ailleurs, la comparaison pigmentaire de ces deux zones nous montre une certaine similitude autant pour les valeurs de Chl *a* que pour les rapports Chl *b* / Chl *a* et Chl *c* / Chl *a*. La présence de ce peuplement mixte semble pouvoir expliquer l'homogénéité des répartitions des différents pigments.

IV 3.2.3. Février 1987

La Chl *a* (fig. IV.2) présente les plus fortes concentrations moyennes (1,7 à 4,7 mg • m⁻³) sur un gradient de Marseillan à Sète. Un gradient Marseillan - Sète est également observé pour le rapport Chl *c* / Chl *a* (fig. IV.7) mais présentant une gamme de variation faible (0,011 à 0,150). Le rapport Chl *b* / Chl *a* (fig. IV.8) est très faible sans véritable gradient, n'ayant des valeurs palpables que dans les zones d'apport continental: Marseillan, Mèze, Crique de l'Angle et canal du Rhône à Sète. La diversité (fig. IV.9) est très faible et relativement homogène sur tout l'étang (IS 0,04 à 1,60). Au total, 36 taxons ont été identifiés dans l'ensemble des stations et on compte de quatre à 18 taxons par station. C'est de loin le peuplement le plus pauvre observé lors des quatre campagnes d'échantillonnage. Quatre zones sont définies par l'analyse multivariable (fig. IV.10). Les zones A et B caractérisées principalement par la présence de *Skeletonema costatum* témoignent d'une floraison typiquement hivernale (Hénard, 1978; Tournier et Pichot 1984) de cette espèce d'origine

marine mais se développant souvent en milieu lagunaire ou dans des conditions de dessalure (25 ‰), à l'embouchure des fleuves au moment des crues (ex. panache du Rhône). La floraison est particulièrement importante vers Marseillan où elle est accompagnée par *Surirella sp.* et *Coscinodiscus granii*. *S. costatum* est accompagnée dans le reste de l'étang par quelques autres espèces d'origine marine ou continentale mais de façon beaucoup plus marginale. Il s'agit de *Peridinium trochoideum* (Dinoflagellé fréquent en lagune), de Chlorophycées et de Diatomées pennées, *Grammatophora marina* et *Navicula sp.* Contrairement aux zones A et B, la zone C de la Crique de l'Angle, est dominée par des Cryptophycées, probablement favorisées par l'influence continentale, et par un Dinoflagellé fréquent en milieu lagunaire. Finalement, bien que la station 51 (canal du Rhône à Sète) appartienne à la zone A, l'analyse des corrélations entre les coordonnées principales et les abondances d'espèces nous la montre caractérisée par une forte influence des Chlorophycées, ce qui confirme l'observation du fort rapport de Chl *b* / Chl *a* dans ce secteur (fig. IV.6 et IV.8), de *Navicula sp.* et de *Nitzschia closterium*, espèces très fréquentes en milieu lagunaire (Frisoni, 1984). La comparaison pigmentaire de ces différentes zones ne permet pas d'observer une ressemblance entre la Chl *a* et le rapport Chl *c* / Chl *a*, cependant le rapport Chl *b* / Chl *a* semble être un bon indicateur d'une présence de taxons se développant dans la Crique de l'Angle et près du canal du Rhône à Sète

IV 3.2.4. Mai 1987

La Chl *a* (fig. IV.2) présente un faible gradient de Marseillan à Sète avec une concentration moyenne un peu plus faible que lors des trois autres campagnes (0,9 à 2,9 mg • m⁻³). Le rapport Chl *c* / Chl *a* présente (fig. IV.7) un gradient de Marseillan à Sète de gamme moyenne (0,078 à 0,150) avec de fortes valeurs dans le centre de l'étang. Le rapport Chl *b* / Chl *a* (fig. IV.8) présente les plus forts rapports observés (0,0 à 0,375) le long d'un gradient Sète - Marseillan. La diversité spécifique (fig. IV.9) se situe dans la moyenne des résultats observés (indice de Shannon variant de 0,5 à 3,0) suivant par contre un gradient continent - lido. Un total de 40 taxons toutes stations confondues a été identifié, 5 à 15 taxons différents étant répertoriés par station. Les faibles diversités observées du côté lido et au centre de l'étang correspondent aux forts rapports de Chl *c* / Chl *a*. Par contre, les fortes diversités se rencontrent dans les zones sous influence continentale.

L'analyse taxonomique nous permet de décrire une situation proche de celle de juin 1986, quoique "spatialement" moins morcelée (fig. IV.10). Deux groupes sont définis par l'analyse multivariable: la zone A dans la région de Marseillan est caractérisée par un Dinoflagellé, *Peridinium quinquecorne*, typique des eaux douces, accompagné de Chlorophycées et d'une Eugène, *Eutrepsiella sp.*, espèces d'origine continentale (fig. IV.10).

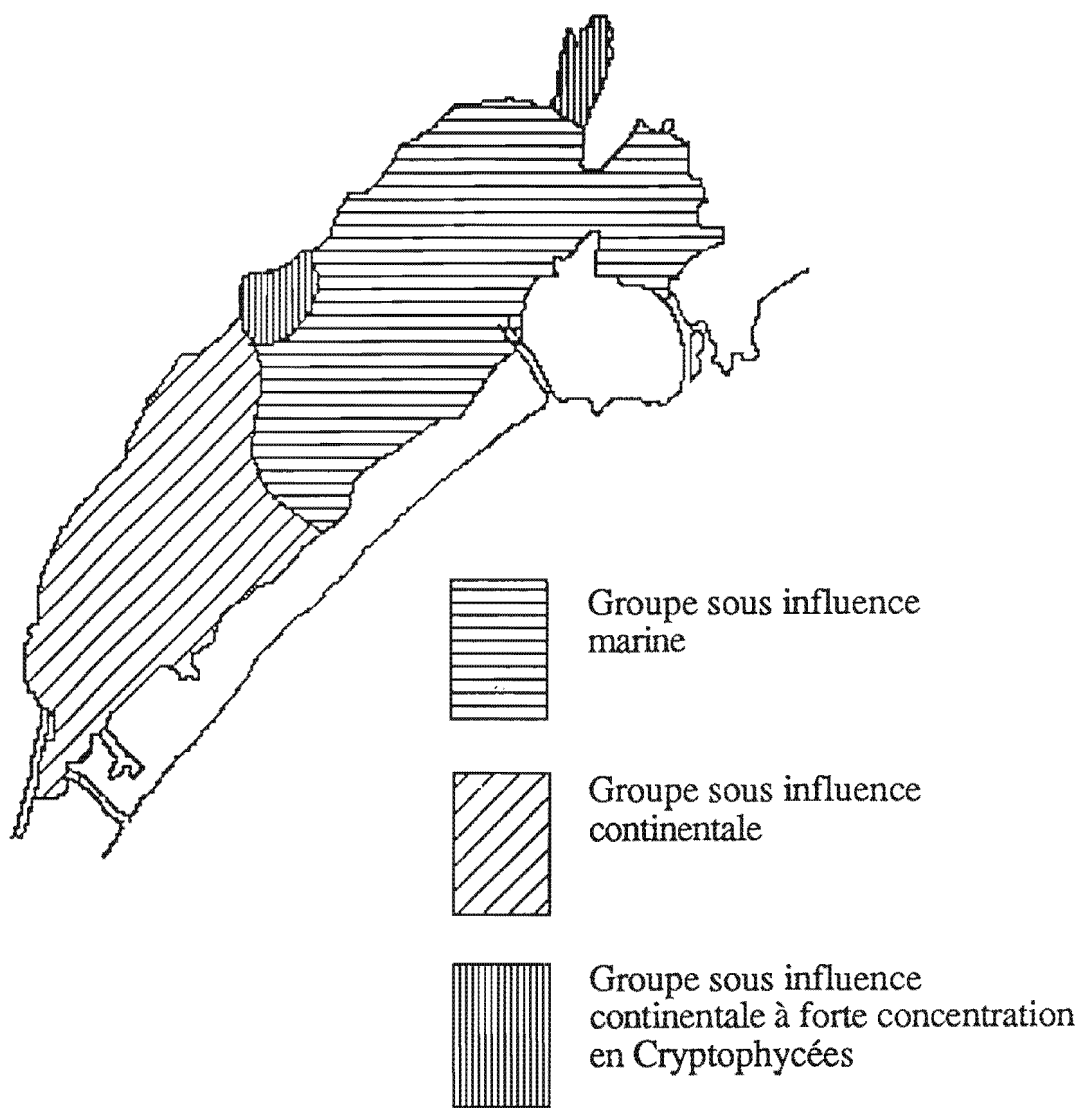
Par opposition, la zone B de la région de Sète est caractérisée par des espèces marines, principalement *Chaetoceros lacinosus* qui peut atteindre jusqu'à 77,7% du peuplement. D'autres espèces déjà observées en juin 1986 accompagnent *C. lacinosus*, telles que *Coscinodiscus granii*, une Diatomée centrique d'origine marine, et *Navicula pungens*, une Diatomée pennée également d'origine marine. L'abondance d'espèces d'origine marine confirme encore une fois l'influence du canal de Sète sur les peuplements phytoplanctoniques.

De même qu'en juin 1986, on remarque que le maximum de Chl *a* et du rapport Chl *c* / Chl *a* correspond aux zones à dominance marine, à une seule exception: la station 35 (fig. II.2a), où l'on observe un fort rapport Chl *b* / Chl *a* caractéristique de l'influence continentale dans l'étang. La comparaison pigmentaire des deux zones nous permet de conclure que les concentrations fortes en Chl *a* sont le résultat de la présence d'espèces d'origine marine, bien que les espèces continentales puissent y avoir une importance ponctuelle en termes de biomasse. D'autre part, les rapports Chl *c* / Chl *a* ne sont pas très différents entre les deux groupes; il en est autrement du rapport Chl *b* / Chl *a* qui semble être un bon indicateur de la présence d'espèces d'origine continentale. Les espèces d'origine marine sont aptes à influencer une grande partie de l'étang de Thau, alors que les espèces d'origine limnique sont parfois abondantes, mais elles sont limitées dans l'espace aux zones soumises à l'influence continentale.

IV 3.2.5. Toutes campagnes confondues

Pour compléter l'analyse descriptive du peuplement phytoplanctonique de l'étang, nous avons répété l'analyse multivariable en utilisant simultanément les résultats des quatre campagnes (16 stations, 96 variables). Les résultats, présentés à la figure IV.11, mettent en opposition deux groupes principaux, l'un dans l'ouest près de Marseillan et le second dans

Figure IV.11. Cartographie (groupement par agglomération hiérarchique) des peuplements phytoplanctoniques de l'étang de Thau pour toutes campagnes d'échantillonnage confondues.



l'est près de Sète; un doublet de stations, l'une en aval du lagunage de Mèze et l'autre dans la Crique de l'Angle, forme le troisième groupe.

La première zone (région de Marseillan) est caractérisée par une diatomée centrique de la campagne de février 1987 (*Rhizosolenia setigera*), une espèce d'origine marine qui a également été observée dans la baie de Chaleur (Québec) dans des conditions environnementales similaires (Brunel, 1970). Les Cryptophycées de février 1987 et mai 1987 sont également associées à ce groupe ainsi que les Euglénophycées de mai 1987 et les Cyanophycées de juin 1986. Nous pouvons donc affirmer que ce secteur de l'étang est principalement influencé par des espèces euryhalines pouvant supporter des conditions de dessalure, et ce, pour trois des quatre campagnes.

La deuxième zone (région de Sète), fortement marquée par l'influence marine, est caractérisée par une Diatomée centrique d'origine marine (*Chaetoceros laciniosus*) de la campagne de mai 1987 et deux Diatomées pennées de la campagne de juin 1987 (*Nitzschia pungens* et *Thalassionema nitzschoïdes*) d'origine marine. Parmi les quatre premières espèces associées à ce groupe fortement caractérisé par le milieu marin, seul un Dinoflagellé (*Gymnodinium sp.*) de la campagne de juin 1986 est présent, dont l'origine nous est inconnue, mais qui n'est pas exclusivement marin.

Enfin la troisième zone, formée par la station en aval du rejet du lagunage de la municipalité de Mèze et la station située dans la Crique de l'Angle, est caractérisée par une abondance des Cryptophycées pour trois des quatre campagnes (juin 1986, février 1987 et octobre 1986). Une Diatomée pennée (*Nitzschia closterium*) caractérise la campagne de juin 1986. Son développement en peuplement monospécifique a déjà été observé à l'embouchure du rejet de la ville de Mèze (Frisoni et Dutrieux, 1990) où elle supporte les conditions physico-chimiques particulières de cette station (profondeur, salinité et température) et profite de la richesse nutritive du rejet. Ce groupe est donc caractérisé par des espèces continentales strictes ou très bien adaptées à ces conditions.

Nous avons donc mis en évidence deux types de peuplements apparemment stables au cours de l'année sinon en termes d'espèces, du moins quant à leur origine. Il s'agit de la

région plus confinée de Marseillan, avec une plus faible biomasse phytoplanctonique, *versus* la région de Sète sous influence marine, où la biomasse est plus grande. L'importance des canaux de Sète semble prépondérante; nous pouvons par contre nous interroger sur le rôle quantitatif du grau de Pisses-Saumes (fig. II.1b) quant aux apports d'espèces d'origine marine. Parallèlement, il semble évident que la région de Marseillan soit isolée des conditions marines ou du moins très peu influencée par celles-ci. Cela explique la présence de communautés phytoplanctoniques lagunaires. Il est intéressant de noter que la zone d'influence de Sète est plus vaste que celle de Marseillan. Finalement, deux stations (35 et 62) semblent directement influencées par des apports continentaux stricts. Ce doublet met bien en évidence l'influence plus ponctuelle des apports continentaux par opposition aux apports marins qui régissent le fonctionnement général de l'étang.

La ressemblance entre l'organisation spatiale des peuplements phytoplanctoniques et les répartitions spatiales des pigments permet enfin de conclure que les rapports Chl *c* / Chl *a* élevés correspondent à une influence de la mer, tandis que les rapports Chl *b* / Chl *a* élevés correspondent à une influence continentale dans l'étang de Thau.

IV 3.3. Interprétation de la répartition spatiale phytoplanctonique

La répartition de la biomasse du phytoplancton dans l'étang résulte des interactions entre les divers facteurs physiques (climatologie, hydrodynamisme, lumière), chimiques (sels nutritifs, polluants) et biologiques (vitesse de croissance des algues, taux de consommation par les herbivores, minéralisation par les bactéries).

IV 3.3.1. Variables physiques

On doit s'attendre, dans un étang de faible profondeur (profondeur moyenne = 3,5 m) et sans apports terrigènes majeurs, à une dominance des processus physiques sur la production et sur l'organisation des écosystèmes. Flottant passivement dans l'eau (sauf les flagellés), apte à répondre à toute stimulation extérieure grâce à son taux de renouvellement élevé, le phytoplancton dépend en effet directement de l'énergie solaire (photosynthèse) et de l'énergie auxiliaire (température, vents, turbulence) qui en dérive. Aussi, Margalef (1985) propose-t-il un modèle de production simplifié de la forme:

$$P_{\text{production}} = I_{\text{entrée (advection)}} + (A_{\text{énergie auxiliaire}} \times C_{\text{covariance dans la distribution des facteurs de production}})$$

C'est pourquoi nous utiliserons la modélisation de la circulation dans l'étang et les échanges avec la mer dans cette étude, ces facteurs dépendant eux-mêmes du régime météorologique: vents, pression barométrique, marée. D'un point de vue climatique, l'année d'observation peut être qualifiée de "normale" avec 41% de vents de secteur NO et 24% de vents de secteur E, valeurs similaires aux moyennes établies sur 24 ans (Millet, 1989). Courants, échanges avec la mer et vents agissent de deux façons sur le phytoplancton:

-soit en jouant directement sur sa répartition spatiale: entrée ou sortie de biomasse par les graus, homogénéisation ou stratification verticales, création de zones d'accumulation ou de faible concentration.

-soit en modulant sa production:

1) par la turbulence qui, outre son action mécanique, modifie l'éclairement moyen reçu par les algues. Cet effet est évidemment moins prononcé qu'en eau profonde mais la turbulence agit aussi par la remise en suspension du sédiment.

2) par la modification des apports nutritifs, soit à partir d'entrées maritimes enrichies par les rejets du port de Sète, soit à partir de la reminéralisation au niveau des sédiments, soit, enfin, à partir des apports du bassin versant en période pluvieuse.

Pour comprendre l'effet des facteurs physiques sur la répartition du phytoplancton, il faut analyser les caractéristiques climatiques et hydrodynamiques des quelques jours précédant les observations: prise en compte de la marée, de la pression atmosphérique et des précipitations à l'échelle de la semaine (tabl. IV.2)

L'essentiel de ces échanges étang - Méditerranée, s'effectue par l'intermédiaire des canaux du port de Sète; cette influence marine est marquée dans la partie NE de l'étang, entre autre, par la dominance des Diatomées centriques. Il y a cependant un pas à franchir avant de faire de ce flux océan - étang un facteur d'enrichissement, car nous ignorons les caractéristiques chimiques et les teneurs en pigments des eaux du port de Sète.

Tableau IV.2. Environnement climatique et hydrodynamique dans les quelques jours précédant chacune des quatre campagnes spatiales

Sortie 1 17 juin 1986

- Pluviométrie nulle
 - Vents de secteur SE modéré jusqu'au 16, tournant au NO avec renforcement le 17
 - Marée conduisant à un remplissage de l'étang du 11 au 16, le bilan net des échanges des deux semaines avant la sortie étant positif: + 12 millions de m³
- Pas de type établi de circulation car le vent est trop fluctuant et (ou) insuffisamment fort*

Sortie 2 21 octobre 1986

- Pluviométrie marquée (150 à 300 mm) s'arrêtant le 20
 - Vent de secteur O puis NO entre le 18 et le 20
 - Entrée importante d'eau de mer du 11 au 14, simultanée à l'apport continental
- Circulation à 3 cellules (Millet 1989).*

Sortie 3 6 février 1987

- Pluviométrie importante du 2 au 4 avec 80% hauteur cumulée sur 1 mois
 - Tramontane (O-NO) forte du 4 au 6
 - Marée conduisant à vidange forte de l'étang à partir du 4
- Circulation à 3 cellules*

Sortie 4 19 mai 1987

- Pluies très faibles le 17 mai
 - Vent modéré de N - NO à partir du 18
 - Remplissage se terminant le 11, sans effet marqué sur les échanges
- Pas de type établi de circulation car le vent est trop fluctuant et (ou) insuffisamment fort*
-

Quand il n'y a pas de régime de vent bien établi, ce qui fût le cas lors des campagnes de juin 1986 et de mai 1987, la circulation a peu d'effet sur la répartition de la Chl *a*. Celle-ci est alors calquée sur la bathymétrie (fig. IV.1). La cartographie diffère, par contre, lors des campagnes d'octobre et de février, précédées par vent de O-NO ayant permis l'établissement de trois cellules de circulation : une dans l'étang des Eaux Blanches, les deux autres tournant en sens inverse (un courant axial NE - SO et deux courants de retour le long des deux rives), partageant le Grand étang suivant son axe principal. En octobre, les isoplèthes de chlorophylle *a* respectent ce schéma de circulation puisqu'elles sont pratiquement parallèles au lido. Observons cependant que le gradient croissant de Marseillan vers Sète n'est pas remis en cause, car il tient à une dynamique permanente de production. La distribution observée en février, dans un contexte hydro-climatique similaire, est moins claire bien qu'elle présente une tendance analogue.

IV 3.3.2. Sels nutritifs

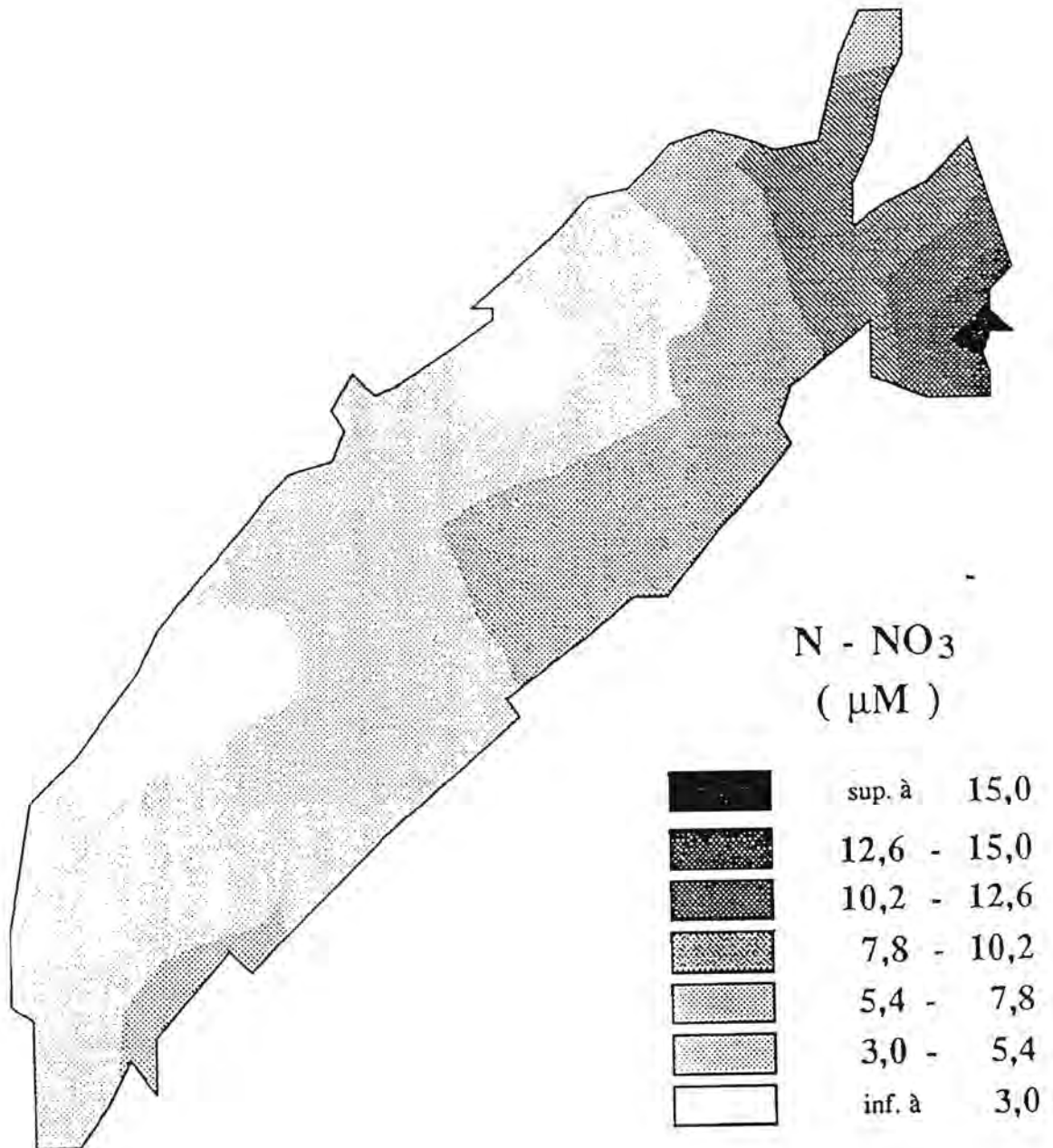
Les teneurs en éléments nutritifs observées lors des quatre campagnes (Picot *et al.*, 1989) sont conformes aux moyennes saisonnières établies précédemment pour Thau (Tournier et Pichot, 1987; Hénard, 1987): maximums en automne et en hiver pour les nitrates, en été et début d'automne pour les phosphates (tabl. IV.3). Globalement, comme les autres lagunes méditerranéennes (Fiala, 1972-73; Vaultot et Frisoni, 1986), et d'autres milieux d'eau saumâtres (Caraco *et al.*, 1987; Caraco, 1988; Webb, 1988) les eaux de l'étang de Thau sont riches en sels minéraux, comparées au domaine marin environnant.

Tableau IV.3. Teneurs moyennes en sels nutritifs pour l'ensemble de l'étang aux quatre campagnes spatiales (d'après Picot *et al.*, en préparation)

	Juin 86	Octobre 86	Février 87	Mai 87	Moyenne générale
Nitrates (μM)	1,97	10,45	15,22	0,16	7,06
Phosphate (μM)	1,82	2,09	0,86	0,42	1,32
Chl <i>a</i> ($\text{mg} \cdot \text{m}^{-3}$)	2,39	1,72	3,34	1,55	2,25

Les concentrations moyennes en phosphates sont de $1,3 \mu\text{M} \cdot \text{l}^{-1}$ et les minimums ne descendent jamais en dessous de $0,2 \mu\text{M} \cdot \text{l}^{-1}$, valeurs équivalentes aux moyennes des eaux de mer. Quelle que soit la campagne, la répartition spatiale des phosphates est relativement homogène, aucune partie de l'étang ne pouvant être individualisée (Casellas *et al.*, 1990). Une seule exception, actuellement inexplicée, en juin 1986, où les teneurs $9 \mu\text{M} \cdot \text{l}^{-1}$ dépassent au nord-est de Mèze. Les variations saisonnières des nitrates sont, par contre, très importantes. En hiver, les concentrations sont 50 à 100 fois plus élevées qu'en été: les valeurs extrêmes furent de $0,05 \mu\text{M} \cdot \text{l}^{-1}$ en mai 1987 et de $70 \mu\text{M} \cdot \text{l}^{-1}$ en février 87. Contrairement aux phosphates, les nitrates présentent, à chaque campagne, un gradient croissant très marqué SO - NE, la zone la plus riche se situant dans la Crique de l'Angle et dans l'étang des Eaux Blanches, avec des concentrations moyennes comprises entre 8 et $15 \mu\text{M} \cdot \text{l}^{-1}$ (fig. IV.12). C'est d'ailleurs au débouché des canaux de Sète que les concentrations maximales de 35 à $70 \mu\text{M} \cdot \text{l}^{-1}$ ont été enregistrées en février 1987. Les nitrates diminuent

Figure IV.12. Répartition spatiale de la moyenne des teneurs en nitrates pour les quatre campagnes. Noter la similitude des gradients croissants SO-NE des nitrates et de la chlorophylle *a* (cf fig. IV.3)



progressivement vers le SO : de 4 à 6 $\mu\text{M} \cdot \text{l}^{-1}$ dans la partie centrale et de 2 à 4 $\mu\text{M} \cdot \text{l}^{-1}$ entre Mèze et Bouzigues. Cette évolution tout à fait similaire à celle des chlorophylles, suggère que les nitrates régulent la production phytoplanctonique alors que les phosphates présentent des concentrations toujours suffisantes pour permettre le développement du phytoplancton. L'étude de la répartition et de l'évolution spatio-temporelles de l'ensemble des sels nutritifs est détaillée par ailleurs, par Casellas *et al.* (sous presse) et Picot *et al.* (en préparation)

IV 3.3.3. Influence des zones de conchyliculture sur la répartition des pigments

La conchyliculture est concentrée dans trois zones de l'étang de Thau, situées le long de la côte nord (fig. II.1b): la zone A entre Mèze et Bouzigues au nord-est de l'étang, les zones B et C entre Mèze et Marseillan dans la partie sud-ouest. Le programme ECOTHAU ayant pour but une description globale de l'étang, le plan d'échantillonnage présente un maillage régulier ne privilégiant aucune région du plan d'eau. Si 26 des 63 stations se situent dans les zones d'influence des parcs, encore doit-on noter que huit seulement sont localisées à l'intérieur de ceux-ci: quatre dans la zone A, deux dans la B et deux dans la C. Pour éviter une disparité des groupes de stations à comparer, nous avons choisi, pour chaque zone, les stations intérieures et les stations limitrophes afin de déterminer l'influence des parcs.

Les concentrations moyennes en chlorophylle à l'intérieur des parcs (tabl. IV.4) sont inférieures de 8 à 31% à celles des stations limitrophes. Globalement, les trois zones conchylicoles présentent également des teneurs inférieures de 13 à 25% au reste du plan d'eau. Des exceptions à cette règle apparaissent:

- en juin 1986, dans la zone A, où l'aire des parcs est plus riche en Chl *a* (+ 21%) que sa bordure: cette particularité se vérifie également si l'on compare la zone A et la partie nord-est de l'étang (+ 17%).

- en février 1987, où les parcs apparaissent comme un "puits" de chlorophylle uniquement par rapport aux stations limitrophes, très riches. Cet effet disparaît si la comparaison est conduite avec l'ensemble de l'étang.

Tableau IV.4. Teneurs moyennes en chlorophylle *a* ($\text{mg} \cdot \text{m}^{-3}$) dans les zones conchylicoles. Ce tableau présente la moyenne de chaque zone pour chaque campagne (colonnes 1 à 4) et toutes campagnes confondues (colonne 5). La zone A se trouve dans la partie NE, les zones B et C dans la partie SO. Rappelons, à titre de référence, que la concentration moyenne en Chl *a* pour tout l'étang varie de $1,55 \text{ mg} \cdot \text{m}^{-3}$ en mai 1987 à $3,34 \text{ mg} \cdot \text{m}^{-3}$ en février 1987, avec une moyenne, pour les quatre campagnes, de $2,25 \text{ mg} \cdot \text{m}^{-3}$. Les valeurs entre parenthèses sont les coefficients de variation en %.

	Juin 86	Octobre 86	Février 87	Mai 87	86-87
<i>Zone conchylicole A</i>					
Parcs	3,87 (38)	0,79 (22)	3,82 (28)	0,85 (31)	2,33 (76)
Limitrophes	3,21 (56)	1,54 (79)	4,09 (30)	1,73 (43)	2,64 (68)
NE étang	2,95 (47)	1,92 (78)	3,91 (23)	1,65 (39)	2,61 (56)
<i>Zone conchylicole B</i>					
Parcs	1,06 (15)	0,34 (5)	1,56 (1)	0,80 (22)	0,94 (49)
Limitrophes	1,62 (23)	0,75 (23)	1,92 (15)	1,21 (11)	1,37 (39)
SO étang	1,56 (64)	1,17 (69)	2,66 (33)	1,23 (67)	1,68 (64)
<i>Zone conchylicole C</i>					
Parcs	0,81 (1)	0,73 (24)	2,12 (13)	0,92 (28)	1,14 (53)
Limitrophes	1,81 (106)	0,67 (36)	2,82 (31)	0,80 (38)	1,57 (89)
SO étang	1,56 (64)	1,17 (69)	2,66 (33)	1,23 (67)	1,68 (64)

Il est intéressant de suivre l'évolution du rapport Chl *b* / Chl *a* à l'intérieur et à l'extérieur des parcs, car il constitue un indicateur des groupes phytoplanctoniques dominants: une élévation de ce rapport indique une contribution croissante des Chlorophycées. Généralement, les stations à l'intérieur des parcs présentent des rapports supérieurs de 15 à 30% à ceux des stations limitrophes; il en est de même pour les zones conchylicoles comparées au reste de l'étang (tabl. IV.5). Il n'y a qu'en février que cet effet ne peut être mis en évidence, car il y a disparition complète de la Chl *b* dans la zone A ainsi d'ailleurs que dans la partie nord-est de l'étang. Dans le reste de l'étang, les valeurs du rapport ne sont d'ailleurs guère plus élevées ($< 0,06$). Par ailleurs, les zones conchylicoles sont caractérisées par un hydrodynamisme plus faible pouvant favoriser les espèces flagellées

(Chlorophycées, dans le cas de l'étang de Thau) du fait de leur plus grande aptitude à lutter contre la sédimentation (Sournia, 1982).

Tableau IV.5. Rapports Chl *b* / Chl *a* à l'intérieur et en dehors des zones de parcs.

	Jun 86	Octobre 86	Février 87	Mai 87	86-87
<i>Zone conchylicole A</i>					
Parcs	0,02	0,08	0,00	0,23	0,09
Limitrophes	0,03	0,08	0,00	0,17	0,07
NE étang	0,04	0,07	0,00	0,19	0,07
<i>Zone conchylicole B</i>					
Parcs	0,08	0,09	0,01	0,31	0,12
Limitrophes	0,08	0,06	0,00	0,23	0,09
SO étang	0,11	0,06	0,01	0,24	0,11
<i>Zone conchylicole C</i>					
Parcs	0,21	0,07	0,03	0,31	0,15
Limitrophes	0,19	0,06	0,01	0,27	0,13
SO étang	0,11	0,06	0,01	0,24	0,11

IV 3.4. Phytoplancton et fonctionnement général de l'étang de Thau

Les rapports pigmentaires, image biochimique de la composition taxinomique, soulignent l'hétérogénéité de la répartition du phytoplancton dans l'étang de Thau. Les Diatomées centriques, révélatrices soit d'un apport direct de sels nutritifs (production nouvelle) soit d'une "importation" marine par les canaux de Sète, dominant toujours dans l'étang des Eaux-Blanches, envahissant plus ou moins profondément le Grand Etang. A l'opposé, dans les parties les moins profondes et les plus continentales, le phytoplancton est dominé par des formes de très petite taille, ce nanoplancton indiquant généralement un recyclage rapide des éléments minéraux.

En simplifiant, à l'extrême, l'étang de Thau apparaît séparé en deux par une ligne de démarcation diagonale:

1) au sud-ouest, une zone peu profonde, à faible énergie auxiliaire, pauvre en biomasse et à rapport Chl *b* / Chl *a* élevé (> 0,15).

2) au nord-est, un bassin profond, à forte énergie turbulente et qui constitue le réservoir essentiel de biomasse végétale, notamment de Diatomées centriques.

Cette hétérogénéité (gradient croissant de biomasse SO-NE en dépit d'une circulation active) qui n'avait rien d'évidente *a priori* reflète bien les différentes gammes d'énergie. Une corrélation positive significative apparaît, pour chacune des quatre campagnes, entre les teneurs en Chl *a* et les valeurs d'énergie (h^2v^2) (Millet, 1989). Ainsi, le tiers NE de l'étang, caractérisé par quatre petites zones, (ce qui traduit une forte variabilité spatio-temporelle) reçoit le maximum d'énergie et contient la plus grande fraction de la biomasse phytoplanctonique. Il s'oppose à la partie SO divisés seulement en trois zones, plus homogènes, plus oligotrophes et recevant moins d'énergie.

Cette répartition retentit directement sur les filtreurs. Aptes à profiter de toute la colonne d'eau, ils bénéficient d'une nourriture environ six fois supérieure dans les aires profondes de la partie nord du Grand Etang qui constitue de plus une zone de contraste hydrologique; c'est là où se situe la zone conchylicole A. Le rôle des parcs sur la biomasse et la production primaire est certainement complexe et mériterait une étude spécifique; rappelons que, dans notre étude, les stations "des parcs" se situent entre les tables supportant les mollusques. Ceci étant, il existe incontestablement un "déficit" en phytoplancton associé à la présence des parcs:

- au centre de ces zones, la teneur en chlorophylle est fréquemment réduite de moitié, la corrélation étant significative entre la croissance de l'huître *Crassostrea gigas* et la biomasse phytoplanctonique (Laffont, 1985);

- la zone conchylicole à l'est du Grand Etang (zone A) est plus riche en biomasse phytoplanctonique que les zones B et C situées plus à l'ouest;

- dans les zones des parcs, les eaux "du large" sont environ deux fois plus riches en chlorophylle que celles situées près des rives.

On peut également avancer l'idée que la filtration des mollusques s'effectue principalement au détriment des Diatomées de taille supérieure à une dizaine de μm , d'où un "excès" relatif de phytoplanctontes de petite taille, notamment de Chlorophycées. Des résultats récents d'une analyse de la répartition des pigments par classes de taille montrent

une dominance générale des algues de plus de 10 μm . Cependant, de petits phytoplanctons (Chlorophycées) passant au travers d'une membrane Nucléopore de 1 μm de porosité représentent parfois plus de 45% de la biomasse totale, particulièrement dans la zone des parcs. L'effet de la prédation des coquillages peut également s'observer sur la biomasse en terme de stabilité (Dajoz, 1974). On remarque d'ailleurs, que les coefficients de variation (tabl. IV.4 et IV.5) sont en général plus faibles à l'intérieur des parcs où la prédation est plus forte, qu'à l'extérieur. Mais la relation mollusque - phytoplancton n'est pas univoque. La richesse en matières en suspension, en éléments minéraux et en matière organique dissoute constatée dans les zones conchylicoles ne tient pas seulement aux caractéristiques d'origine des milieux où elles sont implantées: baies, estuaires, lagunes. L'abondance des bivalves entraîne des modifications physico-chimiques du milieu qui vont constituer rétroactivement un facteur d'enrichissement pour le phytoplancton:

- soit indirectement; les fecès et pseudo-fecès enrichissent en substances dissoutes le sédiment: une fraction minéralisée ou non de ces éléments retourne dans la colonne d'eau.

- soit directement, les bivalves libérant des composés dissous azotés ou phosphorés à différents degrés d'oxydation: bien sur de l'ammoniaque, mais également des molécules organiques plus complexes telle la taurine excrétée à un taux significatif et préférentiellement utilisée par les microflagellés (Vincendeau, 1986).

Encore peu étudiés, ces phénomènes de rehaussement de la production primaire planctonique ou "microphytobenthique" dans des eaux contenant des filtreurs sont maintenant certains (Robert *et al.*, 1982). A partir des mesures d'excrétion d'ammonium conduites sur l'huître *Crassostrea gigas* de Thau (Outin *et al.*, 1990), on peut estimer que la population de 32 000 tonnes excrète en effet chaque année de l'ordre de 10^7 M d'azote ammoniacal. Mais il s'agit là d'un circuit en boucle: consommation du phytoplancton par les filtreurs (excrétion de molécules azotés et phosphorés) supplément de production par le phytoplancton. Le potentiel d'exploitation en biomasse de l'étang est certainement beaucoup mieux indiqué par les sources externes de sels nutritifs notamment des éléments azotés qui constituent l'élément limitant principal.

Dans l'étang de Thau, l'eutrophisation trouve sa source principale dans la partie NE: Crique de l'Angle et surtout dans le port de Sète. On peut raisonnablement penser que les fortes concentrations hivernales et printanières sont le résultat de la dégradation de matière organique d'origine urbaine et portuaire.

IV 4. CONCLUSION

Enfin, comment situer l'étang de Thau par rapport aux différentes lagunes méditerranéennes? Celles-ci présentent une grande diversité de situations, tant à propos de la biomasse chlorophyllienne que de la composition des communautés rencontrées (Frisoni, 1984; Vaulot et Frisoni, 1986). La répartition souvent hétérogène du phytoplancton confirme l'existence de gradients, témoins d'une organisation et d'un fonctionnement typiques du domaine paraliq auquel appartiennent ces systèmes (Guélorget et Perthuisot, 1983). Comparé au domaine marin voisin, les écosystèmes lagunaires présentent souvent une biomasse élevée, dépassant la plupart du temps $1 \text{ mg Chl } a \cdot \text{m}^{-3}$, sauf dans certains milieux telle la lagune de el Biban en Tunisie, que le fort renouvellement d'eaux marines rapproche de l'oligotrophie méditerranéenne. Ce sont généralement les apports du bassin versant en sels nutritifs et en matières organiques qui fertilisent les milieux lagunaires (Dufour, 1984; Frisoni, 1987), assurant un haut niveau de production primaire et donc des ressources exploitables: conchyliculture, aquaculture. Comme dans la plupart des lagunes, s'observe cependant une chute de la richesse et de la diversité spécifique accompagnées d'une augmentation de l'abondance relative des flagellés (Dinoflagellés et, surtout, flagellés nanoplanctoniques) lorsque diminue l'influence marine (Frisoni, 1984).

La comparaison des répartitions spatiales des peuplements phytoplanctoniques avec celle des pigments chlorophylliens permet de mettre en évidence la relation entre l'influence des apports continentaux et marins sur les taxons et les rapports chlorophylliens. Cette relation est suffisamment claire pour utiliser les rapports chlorophylliens comme variables synthétiques significantes lors de la modélisation du fonctionnement de l'étang. Les rapports ($\text{Chl } b / \text{Chl } a$ et $\text{Chl } c / \text{Chl } a$) ont l'avantage de synthétiser de façon simple l'effet des apports continentaux ou marins sur les communautés phytoplanctoniques, ce qui permet de dépasser la simple description pour tenter d'expliquer les répartitions spatiales des principaux groupes phytoplanctoniques.

**Chapitre V. MODELISATION ECOLOGIQUE D'UN PEUPEMENT
PHYTOPLANCTONIQUE DE LAGUNE (ETANG DE THAU, FRANCE)
SOU MIS AUX INFLUENCES MARINE ET CONTINENTALE**

V.1. INTRODUCTION

L'étude du phytoplancton, qui se situe à la base de la chaîne trophique de la plupart des écosystèmes aquatiques, est particulièrement importante dans ces zones d'interface que sont les lagunes marines. Différents processus tels que les crises dystrophiques (*malaïgues* en langue occitane), ou encore l'utilisation des algues par les coquillages d'élevage, y accentuent l'importance du phytoplancton. Par ailleurs, dans les milieux lagunaires exploités par l'homme, il devient encore plus important de bien cerner le rôle de ce premier maillon dans le but d'évaluer correctement les conséquences écologiques et environnementales des modifications d'origine anthropiques sur l'ensemble de la chaîne trophique (Amanieu *et al.*, 1989).

Les objectifs du présent chapitre, réalisé dans l'étang de Thau (Hérault, France) situé à l'interface entre le milieu marin et le milieu continental sont: d'expliquer la répartition spatiale du phytoplancton via la modélisation de la Chl *a* de l'étang et de rechercher si le rapport Chl *c* / Chl *a* est un bon indicateur de l'abondance des taxa d'origine marine tels que les Diatomées pennées et centriques, qui correspondent à la plus grande partie du phytoplancton d'origine marine que l'on trouve dans l'étang, alors que le rapport Chl *b* / Chl *a* représenterais bien le phytoplancton d'origine continentale tel que les Chlorophycées et les Euglénophycées (voir chapitre IV). Utilisant ces nouvelles variables synthétiques comme variable "à expliquer" dans une modélisation de type causal, nous voulons montrer ensuite que les variations d'abondance des taxa d'origine marine et d'origine continentale ne sont pas explicables par les mêmes variables environnementales.

L'étude de la répartition spatiale des biomasses phytoplanctoniques (Chl *a*) ainsi que des rapports pigmentaires (Chl *b* / Chl *a* et Chl *c* / Chl *a*) a été réalisée pour un réseau de 63 stations dans l'étang (chapitre IV). Cette première approche nous a permis (chapitre IV), à l'instar d'autres chercheurs dans le même domaine, de bien visualiser le type de structure spatiale et d'en tirer des conclusions écologiques préliminaires. L'approche explicative fait l'objet de ce chapitre.

Plusieurs facteurs de l'environnement peuvent influencer la répartition spatiale du phytoplancton: les éléments nutritifs (Sanders *et al.*, 1987; Sakshaug et Olsen, 1986; Elrifi et Turpin, 1987; Kokkinakis et Wheeler, 1987; Caraco *et al.*, 1987), la turbidité (Fisher *et al.*, 1988), l'hydrodynamique (Therriault et Platt, 1981; Therriault *et al.*, 1978; Millet, 1989), la prédation (Riemann *et al.*, 1988), la lumière (Fréchette et Legendre, 1987; Pennock, 1985). Il devient donc difficile de favoriser une seule variable pour la compréhension du fonctionnement du sous-système phytoplanctonique. Par ailleurs, on ne peut non plus considérer l'ensemble du phytoplancton comme une variable homogène de l'environnement, *via* par exemple la biomasse phytoplanctonique totale exprimée en termes de Chl *a*. L'étude plus taxonomique par la discrimination pigmentaire est rendue nécessaire pour atteindre une meilleure compréhension de ce compartiment, car il semble évident que les différents groupes taxonomiques ont des besoins nutritifs différents. Par exemple, on peut poser l'hypothèse que les organismes pélagiques stricts tels que les Diatomées auraient face à l'hydrodynamisme un comportement différent des flagellés tels que les Chlorophycées (Sournia, 1982).

L'étape descriptive a été complétée par une comparaison entre les répartitions spatiales des pigments (la Chl *a* et les rapports Chl *b* / Chl *a* et Chl *c* / Chl *a*) et la répartition des peuplements phytoplanctoniques dans l'étang (chapitre IV). Cette étape nous permet de valider l'étude pigmentaire comme approche taxonomique de la structure d'un peuplement phytoplanctonique.

Nous avons modélisé trois variables à expliquer, soit la biomasse totale (sous forme de concentration de Chl *a*) et les rapports Chl *b* / Chl *a* et Chl *c* / Chl *a*, en tant qu'indicateurs des grands groupes taxonomiques du phytoplancton. Nous pourrions accessoirement tester différentes hypothèses de fonctionnement du phytoplancton de l'étang de Thau et, grâce à ces résultats, mieux comprendre le fonctionnement de l'ensemble du peuplement phytoplanctonique.

Plusieurs modèles ont été proposés pour expliquer les variations d'abondance du phytoplancton (Harris, 1980; Dauta et Capblancq, 1985; Zimmerman *et al.*, 1987; Lung et Paerl,

1988; Keller, 1989). On peut classer ces modèles en deux grandes catégories: les modèles régressifs et les modèles mécanistes (Keller, 1989). Les modèles régressifs peuvent relever de l'approche corrélative ou de l'approche explicative (sensu Gold, 1977), selon le soin apporté dans le choix des variables explicatives; nous avons choisi l'analyse des coefficients de direction, qui appartient à l'approche régressive explicative (ou "causale") et qui permet, à terme, d'atteindre les objectifs suivants (Amanieu *et al.*, 1989):

- 1) Discerner quelles sont les variables explicatives qui ont une influence statistiquement significative, directe ou indirecte, sur les variables à expliquer.
- 2) Estimer quantitativement l'intensité des relations entre les variables explicatives et les variables à expliquer.
- 3) Prédire l'évolution des variables à expliquer.

Parmi les hypothèses de fonctionnement énumérées ci-dessus, et à la lumière des études antérieures réalisées sur l'étang, nous avons retenu les variables suivantes comme pouvant être carbone organique dissous, salinité, distance à Sète, rapport N/P, distance aux tables conchyliques, énergie, temps de séjour de la masse d'eau, biomasse zooplanctonique, biomasse algale transportée par les courants de l'étang. Ces choix sont justifiés plus loin. Nous avons utilisé la modélisation pour étudier le rôle de ces variables sur la biomasse phytoplanctonique. Il importait pour nous d'essayer d'inclure un maximum de variables pertinentes à la compréhension du système, sans pour autant verser dans l'excès consistant à utiliser sans discrimination toutes les variables disponibles, ce qui n'aurait eu pour effet que d'augmenter artificiellement la valeur prédictive de nos modèles (coefficient de détermination r^2).

V.2. METHODOLOGIE

V.2.1. Modélisation écologique

Le modèle présenté à la figure V.1 tente de schématiser de façon holiste les variables du milieu pouvant expliquer l'évolution de la biomasse chlorophyllienne de l'étang de Thau. Ce modèle n'a pas la prétention d'être exhaustif; mais prend en compte autant les variables abiotiques que biotiques. On ne peut donc pas vraiment parler de modèle "ascendant" ou "descendant". Ce sont les résultats obtenus pour chacune des quatre campagnes d'échantillonnage qui nous permettront de décider si les variables dites "inférieures" (telles que l'hydrodynamique) ont un rôle explicatif prépondérant par rapport aux variables dites "supérieures" (tels les prédateurs). Nous laisserons donc parler les données, tel que suggéré par Amanieu *et al.* (1989), lors des calculs des coefficients de direction. Les données brutes ont été transformées pour rendre linéaires les relations entre les variables à expliquer et les variables explicatives. Pour des considérations uniquement techniques la station 63 (fig. II.1a) n'a pas été utilisé lors des calculs. Les données transformées sont disponibles en annexe.

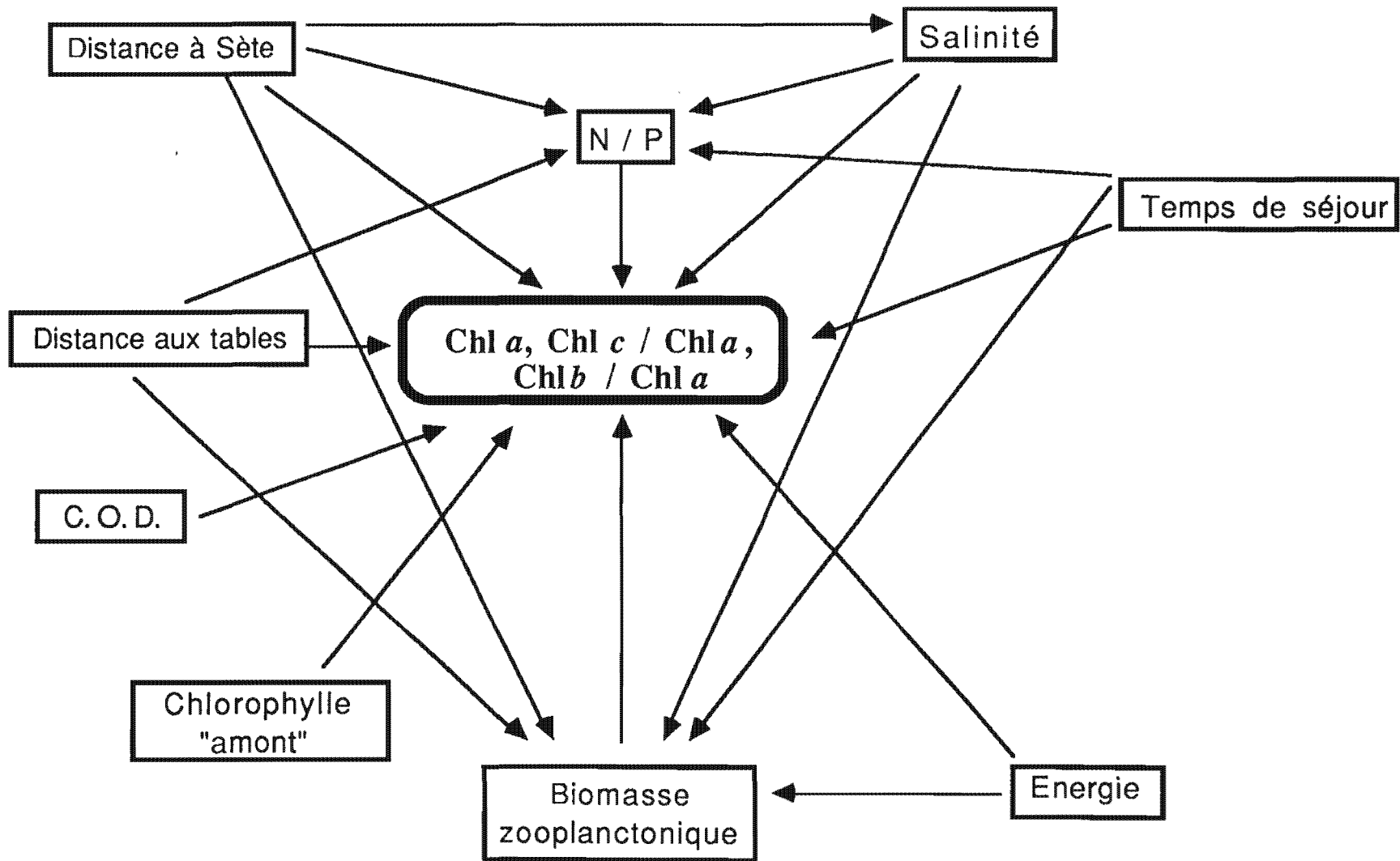
Chacune des variables utilisées dans ce modèle exprime une hypothèse de fonctionnement de l'étang. Dans la description du modèle qui suit, ces hypothèses seront explicitées.

V.2.1.1. Variables à expliquer

Les variables dépendantes des modèles sont la Chl *a*, le rapport Chl *b* / Chl *a* et le rapport Chl *c* / Chl *a* (fig. V.1).

La Chl *a* est considérée comme un bon estimateur de la biomasse phytoplanctonique. Ce sera la principale variable à expliquer dans cette étude. C'est une variable qui exprime la quantité de phytoplancton disponible ou présent dans l'étang sans toutefois donner d'indication quant aux groupes taxonomiques en présence, ni quant à l'origine continentale ou marine des algues. Pour pallier à cette lacune, nous modéliserons les rapports Chl *b* / Chl *a* et Chl *c* / Chl *a*, qui sont marqueurs de groupes taxonomiques de différentes origines. L'étude descriptive des répartitions

Figure V.1. Schéma du modèle explicatif de la biomasse phytoplanctonique de l'étang de Thau. Les résultats obtenus par le calcul des coefficients de direction sont disponible au tableau V.1.



spatiales des peuplements phytoplanctoniques lors de ces quatre campagnes (chapitre IV) nous permet de poser comme hypothèse de fonctionnement de l'étang que les espèces ayant de fortes concentrations de Chl *c* (rapport Chl *c* / Chl *a* élevé) seraient principalement des Diatomées centriques d'origine marine et que c'est ce groupe qui contribue le plus à la biomasse totale de l'étang (Frisoni 1984; Laffont 1985).

V.2.1.2. Variables explicatives

La distance à Sète — La principale communication avec la mer étant les canaux de Sète, nous avons voulu quantifier l'importance de cet apport autant du point de vue de l'apport en biomasse dans l'étang que de celui de l'apport taxonomique, et par conséquent, tester si les espèces marines sont plus aptes à profiter des conditions lagunaires que les espèces continentales. Le choix des canaux de Sète comme indicateur se justifie par le fait que le débit de ces canaux est 10 à 20 fois supérieur à toutes les autres sources d'apport (Masbernat *et al.*, 1987). Cette distance est pondérée par le sens des courants défini par Millet (1989). Ceci nous permet d'affiner la notion de distance en tenant compte de l'hydrodynamisme de l'étang.

Le rapport N/P — Les auteurs ont pris l'habitude depuis plusieurs années d'étudier les éléments nutritifs sous forme de rapport N/P. Le rôle des éléments nutritifs dans la croissance des algues est assez mal compris en eau saumâtre (Caraco *et al.*, 1987, Caraco, 1988; Paasche et Erga, 1988). Nous avons utilisé pour nos calculs le rapport azote minéral total (NO₂, NO₃, NH₄) sur le phosphate (PO₄) tel que proposé par Picot *et al.* (1989). Cette variable permet d'évaluer le rôle des éléments nutritifs sur la croissance des algues.

La salinité — Elle est utilisée pour quantifier et tester l'effet des changements majeurs dans les conditions environnementales globales de l'étang, par exemple la *dessalure*, phénomène au cours duquel la salinité chute à cause d'un apport d'eau continentale. Il s'agit également pour nous d'une façon de quantifier les apports du bassin versant n'ayant pas, comme pour les apports marins, une source privilégiée. En effet, une bonne partie des apports continentaux arrive sous forme de ruissellement ou via une multitude de petits tributaires temporaires pour lesquels nous ne

possédons aucune quantification. Le tributaire permanent le plus important de Thau (La Vène) est situé dans la crique de l'Angle.

Temps de séjour — Cette variable est tirée du modèle hydrodynamique défini par Millet (1989) et correspond à une fonction inverse de la vitesse du courant à l'intérieure des cellules, ou unités cartographiques, utilisées par Millet pour sa modélisation. Le maillage utilisé par Millet n'a pas la même taille que celui adopté pour notre échantillonnage; ainsi une à trois de nos stations peuvent être incluses dans une seule des cellules de Millet (1989). Nous avons donc attribué à chacune des stations appartenant à la même cellule de Millet (1989) la valeur de temps de séjour correspondante de la cellule. Cette variable peut permettre d'estimer le taux de sédimentation à chacune des stations si on assume que lorsque le temps de séjour augmente les algues sont plus sujettes à sédimenter. Nous tenterons donc par cette variable de tester le rôle de la sédimentation sur la concentration de la biomasse. Nous pouvons également poser l'hypothèse que là où le temps de séjour est long, les algues peuvent compléter leur cycle de reproduction et ainsi permettre une accumulation plus grande de biomasse indépendamment des phénomènes de sédimentation.

Énergie mécanique — En plus de prendre en compte du temps de séjour comme variable physique du milieu, nous utiliserons également l'énergie caractéristique de la cellule mesurée par simulation mathématique (Millet, 1989). Cette variable traduit un potentiel global d'échange. Millet (1989) utilise cette variable pour faire ressortir l'organisation spatiale du fonctionnement hydrodynamique du bassin. Dans notre cas, elle sera utilisée comme indice des échanges verticaux surtout à faible vitesse. On peut penser qu'une zone à temps de séjour long (donc à vitesse faible) sera caractérisée par un fort taux de sédimentation; rien ne nous indique, cependant, qu'à faible vitesse la colonne d'eau ne soit pas soumise à des échanges verticaux, ce qui pourrait diminuer le taux de sédimentation. Le temps de séjour et l'énergie potentielle ont donc des effets additifs sur la sédimentation.

Chlorophylle "amont" — Cette variable correspond à la quantité de chlorophylle arrivant à une station. Elle est obtenue en utilisant les débits calculés par Millet (1989) et les concentrations en

chlorophylle pour chacune des cellules voisines. Cette variable nous permet de visualiser l'importance des apports en chlorophylle sur les concentrations mesurées à chacune des stations et de prendre en compte l'effet de l'hydrodynamique sur le transport du phytoplancton dans l'étang.

Carbone organique dissous (C.O.D.) — Bien que le phytoplancton soit principalement autotrophe, certains groupes, tels que les Euglénophycées et les Cryptophycées peuvent changer de mode fonctionnement. Nous voulions savoir, par l'utilisation de cette variable, si des changements taxonomiques dans la communauté phytoplanctonique pourraient se quantifier par une relation significative avec cette ressource du milieu. Cette variable nous permet de tester également l'existence d'un mode hétérotrophe non planctonique dans le phytoplancton de Thau.

Zooplancton — Puisque notre modèle ne se veut de type ni "ascendant" ni "descendant" strict (sensu Gold, 1977), nous y avons inclus les niveaux trophiques supérieurs comme variables explicatives. Nous avons utilisé la biomasse zooplanctonique (Jouffre, 1990) pour tester le rôle de cette variable dans le contrôle des variations d'abondance du phytoplancton, le zooplancton représentant un prédateur privilégié du phytoplancton.

Distance aux tables conchylicoles — Cette variable nous permet de tester l'effet des coquillages d'élevage sur la biomasse phytoplanctonique. Pour chacune des stations, nous avons calculé la distance au centre de la zone conchylicole la plus proche (voir fig. II.1b). Nous assumons par notre méthode de calcul de cette variable que l'effet de la prédation des coquillages diminue avec la distance. La biomasse des coquillages présente au moment de l'échantillonnage n'a pas été retenue dans le calcul de cette variable explicative, car les données disponibles nous semblaient trop imprécises. En ce sens, notre variable "distance aux tables" est biaisée car les zones B et C de la figure II.1b, qui sont moins profondes, sont nécessairement moins chargées en biomasse de coquillages. Nous croyons cependant que l'utilisation de variables où les pondérations et les *a priori* sont réduits au minimum permet en général une interprétation plus sereine des résultats.

L'analyse des coefficients de direction permet d'identifier l'effet indirect d'une variable explicative sur la variable à expliquer, effet qui peut transiter par une ou plusieurs autres variables explicatives. C'est pourquoi le modèle inclut certaines relations indirectes importantes (fig. 3) que nous énumérons ici afin de montrer la logique de la construction du modèle.

Distance à Sète et salinité — La distance à Sète étant un indicateur des apports marins dans l'étang. Il nous semblait primordial de pouvoir quantifier l'influence de la distance à Sète sur la salinité et ses effets indirects.

Distance à Sète et zooplancton; salinité et zooplancton — De la même façon que le phytoplancton peut être influencé par les apports marins et la salinité, le zooplancton peut également répondre à l'influence de ces variables.

Distance à Sète et rapport N/P; salinité et N/P — On sait que la salinité (Caraco, 1987; Weeb, 1988; Caraco, 1988), et par conséquent aussi la distance à Sète, peuvent influencer le rapport N/P.

Distance aux tables et zooplancton — Les coquillages ne sont pas des herbivores stricts (Laffont, 1986); ayant plutôt un régime alimentaire diversifié. Laffont (1985) trouve jusqu'à 12% de zooplancton dans le tube digestif des coquillages. Tous les organismes pélagiques pouvant être filtrés par les coquillages (c'est-à-dire entre 3μ et 50μ de diamètre) sont susceptibles d'être ingérés.

Distance aux tables et rapport N/P — L'utilisation massive du milieu par les coquillages entraîne nécessairement une remise en solution dans l'environnement d'une quantité non négligeable d'azote sous différentes formes (Outin *et al.*, 1990). Il apparaît donc possible *a priori* que le rapport N/P soit différent à l'intérieur des zones conchylicoles de ce qu'il est à l'extérieur et que la distance aux tables mesure principalement un apport nutritif vers le phytoplancton plutôt qu'un phénomène de prédation.

V.3. RESULTATS et DISCUSSION

V.3.1. Modélisation écologique

Les résultats sous forme de schéma, de la modélisation sont également disponibles en annexe.

V.3.1.1. Chlorophylle *a*

Pour cette variable dépendante, les modèles sont significatifs pour les quatre campagnes d'échantillonnage, avec des fractions de la variance expliquée (r^2) variant de 0,508 à 0,713 . Ce premier résultat (tabl. V.1. et annexes 6 et 7) est encourageant pour l'utilisation de la modélisation statistique dans la compréhension des phénomènes écologiques de l'étang.

Parmi les variables explicatives, la distance à Sète a l'effet le plus important car elle est significativement négative pour trois campagnes; en octobre 1986, l'effet de l'influence marine passe par la variable salinité. Ce résultat indique bien le rôle important de l'hydrodynamisme et des apports marins pour la biomasse phytoplanctonique de l'étang.

Les prédateurs font partie d'un deuxième groupe de variables qui influencent significativement la concentration en Chl *a* lors des quatre campagnes d'échantillonnage. Il importe de noter que la distance aux tables ne ressort comme variable explicative importante qu'après le milieu de l'été, alors que les tables deviennent fortement chargées en coquillages. En février par exemple, après les fêtes de fin d'année (période de consommation importante des coquillages), les tables sont nettement moins chargées et semblent jouer un rôle moins important en tant que prédateur.

En octobre 1986, alors que les courants sont beaucoup plus lents (Millet, 1989), l'influence de certaines variables physiques semblent jouer un rôle plus important. Le temps de séjour plus long et les fortes valeurs d'énergie (potentiel d'échange) semblent favoriser la biomasse chlorophyllienne. Le peuplement de cette campagne est caractérisé par de nombreux flagellés (voir

Tableau V.1. Résultats de la modélisation (r^2) des trois variables à expliquer: chlorophylle *a* et des rapports chlorophylle *b* / chlorophylle *a* et chlorophylle *c* / chlorophylle *a*. Uniquement les variables explicatives significatives des modèles (fig. V.1.) lors d'une campagne sont présentées avec le sens de la relation avec la variables à expliquer.

<u>Pour la chl <i>a</i></u>			
Jun 86	Octobre 86	Février 87	Mai 87
$r^2 = 0,508$ ***	$r^2 = 0,713$ ***	$r^2 = 0,542$ ***	$r^2 = 0,577$ ***
Dist. à Sète (-)***		Dist. à Sète (-) **	Dist. à Sète (-) *
	Dist aux tables (+) **		
	Temps de séjour (+) *		
	Salinité (-) *		
	Energie (+) *		
Zooplancton (+) *		C.O.D. (+) ***	
		Zooplancton (+) *	
<u>Pour chl <i>b</i> / chl <i>a</i></u>			
Jun 86	Octobre 86	Février 87	Mai 87
$r^2 = 0,678$ ***	Non significatif	$r^2 = 0,289$ **	$r^2 = 0,370$ **
Dist. à Sète (+) ***			Salinité (-) *
Energie (-) **			
C.O.D. (+) **		C.O.D. (-) **	
		Zooplancton (+)**	
<u>Pour chl <i>c</i> / chl <i>a</i></u>			
Jun 86	Octobre 86	Février 87	Mai 87
$r^2 = 0,461$ ***	Non significatif	$r^2 = 0,488$ ***	$r^2 = 0,519$ ***
Dist. à Sète (-) ***			Dist. à Sète (-) **
		Salinité (+) *	Salinité (+) *
H^2V^2 (+) **			
		Dis. aux tables (-) ***	Dis. aux tables (+)*
Zooplancton (-) *			

(* $p \leq 0,05$; ** $p \leq 0,01$; *** $p \leq 0,001$)

la description des peuplements chapitre IV) qui sont avantagés par ce type de situation car il peuvent mieux combattre un taux de sédimentation élevé. En contrepartie, la relation positive avec l'énergie exprime un autre phénomène, à savoir qu'à faible vitesse de courant, la masse d'eau peut être caractérisée par de forts échanges verticaux et ainsi compenser un taux de sédimentation élevé. On voit donc l'importance de tenir compte de ces deux variables simultanément.

L'apparition en février 1987 du carbone organique dissous (C.O.D.) comme variable significative, lors d'une floraison de *Skeletonema costatum*, est difficile à expliquer. On peut penser à une relation non causale due à un apport massif de matière organique associé à cette floraison.

V.3.1.2. Chlorophylle c / chlorophylle a

Un seul des quatre modèles n'est pas significatif, celui d'octobre (tabl. V.1 et annexes 8 et 9). Ceci s'explique par le fait que les deux groupes en présence (voir description des communautés, fig. IV.10) ne sont pas caractéristiques d'un peuplement marin ou continental. Par conséquent, les zones ne sont pas caractérisées par l'une ou l'autre des chlorophylles utilisées pour cette étude. On voit donc la pertinence de l'utilisation complémentaire de la modélisation statistique à une étude taxonomique, pour la compréhension du fonctionnement du phytoplancton lagunaire. Nous aurions pu changer les variables explicatives pour cette campagne (et pour les rapports en général) afin d'obtenir des valeurs de r^2 plus élevés. Bien que cette approche aurait peut-être permis une meilleure compréhension de cette campagne (ou des rapports), elle aurait exclu toute possibilité de comparer les tests d'hypothèse entre les campagnes et entre les variables à expliquer. Nous avons donc choisi de pouvoir comparer nos différents résultats et ainsi de visualiser les différences de fonctionnement entre les groupes du phytoplancton à différents moments de l'année.

Trois variables sont en relation significatives avec le rapport Chl c / Chl a pour plus d'une campagne: il s'agit de la distance à Sète (pour juin 1986 et mai 1987), de la salinité et de la distance aux tables (pour février 1987 et mai 1987)

La distance à Sète est en relation négative avec le rapport Chl *c* / Chl *a*, ce qui signifie que la concentration en chlorophylle *c* diminue en fonction de la distance au canaux de Sète, apport marin principal de l'étang. Ce résultat confirme notre hypothèse de départ sur l'influence des canaux de Sète sur la biomasse phytoplanctonique et sur le type de phytoplancton responsable de cette biomasse. Il semble bien que la biomasse de l'étang soit sous l'influence d'espèces marines à forte concentration en chlorophylle *c* provenant des canaux de Sète. Par conséquent, et en continuité avec nos hypothèses de départ, la majeure partie de cette biomasse serait d'origine marine puisque que les modèles de la Chl *a* et du rapport Chl *c* / Chl *a* ont la même relation avec la distance à Sète.

La salinité qui apparaît également deux fois dans les modèles du rapport Chl *c* / Chl *a* est de signe positif, démontrant que les taxons associés à ce pigments seraient favorisés par de fortes salinités, ce qui est également conforme à nos hypothèses de départ associant les taxons à chlorophylle *c* à une influence marine.

La dernière variable qui apparaît deux fois dans les modèles est la distance aux tables conchylicoles. Le signe de cette relation n'est cependant pas le même pour la campagne de février 1987 et pour celle de mai 1987. En mai, la distance aux tables a une influence positive. Ceci exprime bien le rôle de prédateur préférentiel des coquillages sur le phytoplancton à forte concentration en chlorophylle *c* car aucune relation avec la distance aux tables conchylicoles n'est observée pour le rapport Chl *b* / Chl *a*. Nous suggérons comme interprétation la taille des organismes mis en opposition dans cette étude. En effet, les espèces à chlorophylle *c* (Diatomées, Dinoflagellés) sont en général plus grosses ou du moins sont bien présentes dans la fourchette de filtration des coquillages, tandis que les groupes à forte concentration en Chlorophylle *b* sont plutôt de petite taille, en particulier les Chlorophycées qui sont inférieures à 3 μm , et sont donc beaucoup moins influencés par ce type de prédation. On trouve également dans ce groupe une proportion importante d'organismes flagellés (par exemple: Chlorophycées et Euglénophycées) qui sont donc théoriquement plus aptes à échapper à la filtration. Cependant cette interprétation est en contradiction avec les résultats obtenues en octobre 1986 pour la Chl *a* où la distance aux tables

joue un rôle important lors d'un peuplement ayant une forte proportion de Dinoflagellés. Il semble donc que le caractère taille est plus important que la présence de flagelle pour la prédation.

Par contre en février la relation est négative, ce qui signifie qu'il y a plus de Chl *c* à l'intérieur et près des tables qu'à l'extérieur. Ce résultat semble à première vue en contradiction avec l'interprétation faite ci-dessus. La campagne de février 1987 est caractérisée par la présence d'une floraison de *Skeletonema costatum*. Bien que les cellules de cette algue aient une taille de 3 à 20µm qui se situe dans la fourchette de filtration des coquillages, *S. costatum* pousse en colonies atteignant des tailles nettement au delà de 50µm, ce qui représente la limite supérieure de filtration des coquillages. De plus, Laffont (1985) observe lors d'une floraison similaire au cours de l'hiver 1985 un faible taux ingestion de *S. costatum* chez les moules et les huîtres. Laffont (1986) propose qu'à forte concentration *S. costatum* colmate le filtre branchial et gêne le mécanisme de filtration de ces coquillages.

V.3.1.2. Chlorophylle *b* / chlorophylle *a*

Pour une seule des quatre campagnes, celle d'octobre 1986 le modèle n'est pas significatif (tabl. V.1 et annexes 10 et 11). La même interprétation faite pour le rapport Chl *c* / Chl *a* peut être suggérée, c'est-à-dire l'absence, en octobre 1986, d'une structuration spatiale des communautés phytoplanctoniques en fonction d'espèces d'origine marine ou continentale.

Le résultat, faible quoique significatif, de février s'explique autrement. Cette campagne est caractérisée par une floraison de *Skeletonema costatum* et par de très faibles concentrations en Chlorophylle *b*. Il est bien évident que si le phytoplancton associé à cette chlorophylle est pratiquement absent, il est difficile d'obtenir un modèle explicatif significatif pour la variable.

Des deux autres campagnes significatives, celle de juin permet de mettre en évidence plus de variables explicatives. En premier lieu, la distance à Sète qui apparaît en relation positive démontre bien que les algues de ce groupe ne sont pas d'origine marine, mais plutôt d'origine lagunaire ou continentale. La concentration en chlorophylle *b* augmente en fonction de la distance

au canaux de Sète et se confine au secteur plus typiquement lagunaire (région de Marseillan) ou sous l'influence directe d'un apport continental (Mèze et crique de l'Angle).

L'énergie potentielle est en relation négative avec le rapport Chl *b* / Chl *a*. Ce résultat n'exprime pas selon nous que les algues associées à ce rapport aient moins besoin d'énergie, mais plutôt que lorsque les échanges verticaux sont plus faibles, celles-ci sont mieux adaptées à combattre la sédimentation et sont donc favorisées par ce type de condition. Nous rappelons que plusieurs espèces flagellées sont associées à ce rapport.

Finalement, la présence du carbone organique dissous (C.O.D.) comme variable explicative significative, en juin 86, concrétise bien la présence d'Euglénophycées aptes en tant qu'hétérotrophes à utiliser cette ressource du milieu.

Il est important de noter que, pour cette même campagne, deux variables expliquent le rapport Chl *c* / Chl *a* ainsi que le rapport Chl *b* / Chl *a*, mais avec des signes opposés. Il s'agit de la distance à Sète et de l'énergie potentielle. Ce résultat statistique démontre clairement la dualité dans la dynamique de fonctionnement des taxons associés à ces deux rapports.

Finalement en mai 1987, une seule variable est significative: la salinité avec un signe négatif. Ceci montre bien que les taxons à chlorophylle *b* peuvent être favorisés par une salinité plus faible et donc des conditions environnementales de type continental.

V.3.1.4. Les variables délaissées par le modèle

Le rapport N/P. Dans aucune des campagnes et pour ni l'une ni l'autre des variables à expliquer, cette variable n'a joué un rôle significatif sur le phytoplancton. La première conclusion que nous pourrions en tirer est que ni l'azote ni le phosphore ne semblent jouer un rôle important dans l'étang. Cependant cette interprétation doit être pondérée par les faits suivants. Même si les éléments nutritifs ne sont pas les seuls facteurs environnementaux permettant d'expliquer les variations de la biomasse algale, les auteurs s'accordent pour dire que les deux éléments les plus

limitants sont l'azote et le phosphore (Schindler, 1977; Vollenweider, 1968). En général, en eau douce, un rapport de 16:1 est nécessaire à la croissance des algues, le phosphore étant généralement le plus limitant des deux (Schindler, 1977; Vollenweider, 1968; Caraco, 1987). En milieu marin, ce rapport tend également à être voisin de 16:1 (Redfield *et al.*, 1963; Thomas, 1966; Valiela, 1984; Caraco *et al.*, 1987) mais l'azote y est généralement limitant (Thomas, 1969, 1970; Rhyther and Dunstan, 1971; Vince et Valelia, 1973). Cette dernière remarque est en partie remise en question pour la Méditerranée par Berland *et al.* (1980) qui suggèrent que le phosphore peut jouer un rôle prépondérant dans certaines régions. En général, le rapport N/P en milieu lagunaire est nettement inférieur au rapport 16:1 observé en mer (Nixon; 1981a et 1981b). Dans le même ordre d'idée, Frisoni et Vaultot (1981) comparent la situation de Thau en éléments nutritifs avec quatre autres lagunes méditerranéennes ainsi qu'avec la mer Méditerranée. Les concentrations en azote dans l'étang de Thau y sont en général inférieures tandis que les concentrations en phosphore sont nettement supérieures. Il en résulte un rapport N/P très faible s'approchant de 1:1. Il semble donc que l'azote serait l'élément le plus limitant pour la croissance des algues. Cette hypothèse est reprise par Pena (1990) qui propose, dans une étude temporelle des éléments nutritifs de l'étang de Thau, que l'azote pourrait mieux que le phosphore contrôler la biomasse algale.

Par ailleurs, selon Caraco *et al.* (1987) ainsi que Caraco (1988), le peu de données disponibles pour les eaux saumâtres ne permettent pas de bien définir leur rôle spécifique ni de mettre en relief le mécanisme permettant à l'un ou l'autre de ces éléments d'être limitant. Cependant, cette affirmation est contredite par Weeb (1988) qui affirme qu'il existe en milieu saumâtre un cycle saisonnier relativement clair où le phosphore est limitant en automne et en hiver tandis que l'azote est plutôt limitant au printemps et en été. Cette interprétation n'est cependant pas acceptée par Caraco (1989), qui observe plutôt une relation entre la salinité et le rapport N/P: P serait limitant à faible salinité, tandis qu'à forte salinité N le deviendrait. Caraco (1988) pousse la discussion jusqu'à proposer la salinité comme un assez bon prédicteur de la valeur du rapport N/P.

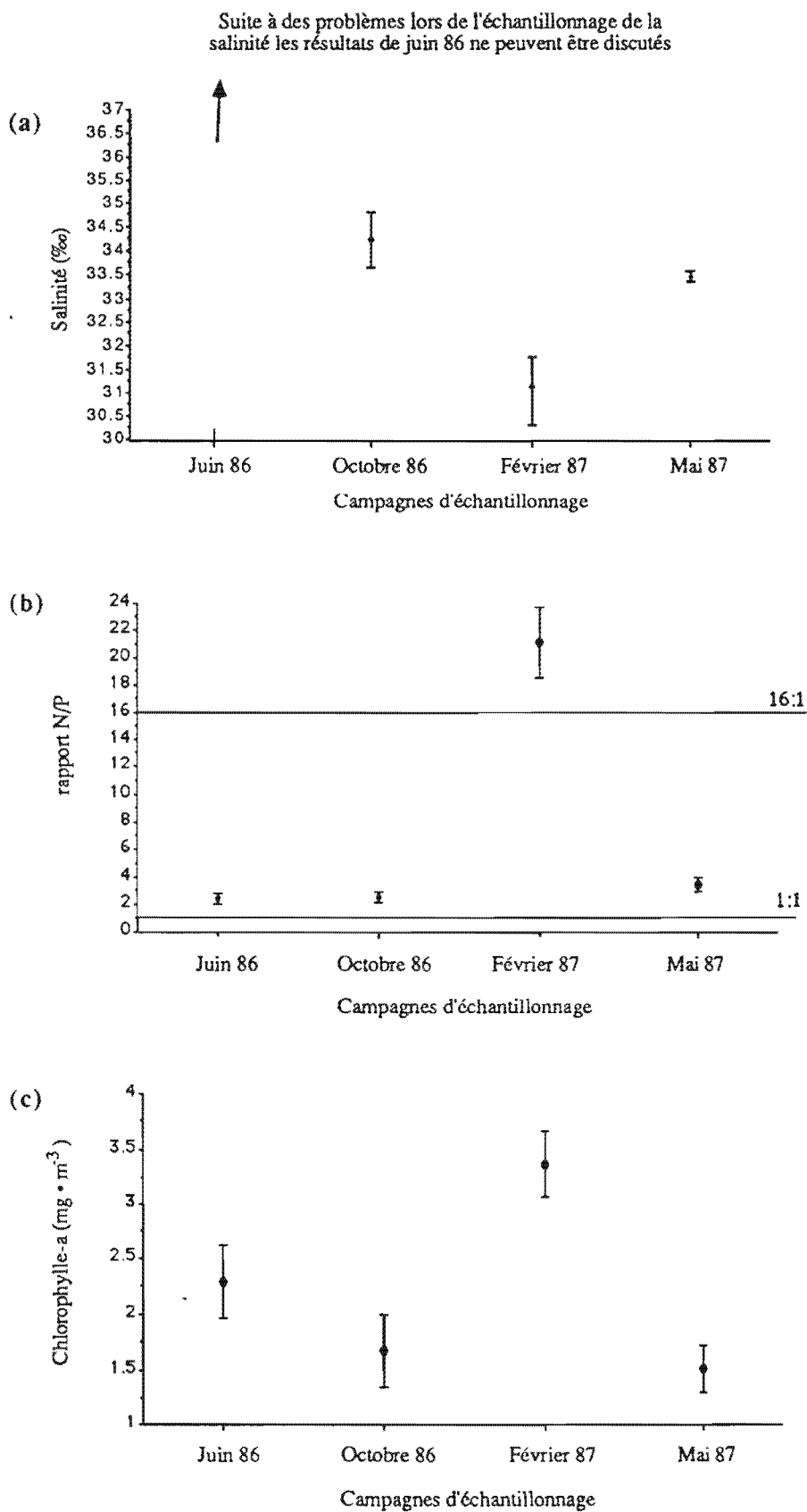
Cette interprétation, si elle est juste, devient particulièrement intéressante en lagune où la salinité subit de fortes variations causées par les variations des apports continentaux et marins. Il

est intéressant de comparer les variations de salinité et du rapport N/P lors de nos quatre campagnes d'échantillonnage aux observations de Caraco (1988). Le rapport N/P moyen le plus élevé est observé lors de la campagne de février 1987 alors que la salinité moyenne est la plus faible. C'est également lors de cette campagne que nous observons la concentration moyenne de Chl *a* la plus forte (fig. V.2). Bien que cela ne constitue pas une preuve statistique, cette observation met bien en évidence la relation qui existe entre ces trois variables.

Quoi qu'il en soit, le rôle exact de ces deux éléments nutritifs n'est pas encore clairement établi en milieu saumâtre et il serait difficile de faire des généralisations sur le rôle limitant du N ou du P dans ce type de milieu (Caraco, 1988). Nous pouvons cependant avancer une autre hypothèse dans le cas particulier de l'étang de Thau, où la biomasse dominante est d'origine marine (chapitre IV) alors que les concentrations de N sont élevées (Picot *et al.*, 1989). Dans ces conditions, l'azote est moins limitant car les organismes d'origine marine se retrouvent dans un milieu saumâtre qui, bien qu'objectivement pauvre, est nettement plus riche que le milieu marin. Nous formulons donc l'hypothèse que le rapport N/P ne contrôle pas les variations spatiales du phytoplancton car 1) la gamme de variation du rapport N/P lors des quatre campagnes est trop faible et 2) pour modéliser, il faudrait des valeurs au-dessus et d'autres en-dessous de 16:1 dans la même campagne (modèle). Or cela ne s'est pas produit dans nos données (fig. V.2b).

Les chlorophylles "amont". Le deuxième groupe de variables qui n'apparaissent jamais comme variables explicatives sont les chlorophylles "amont". L'absence d'effet de la chlorophylle provenant des autres stations semblent démontrer que les quantités de Chl *a* ou les rapports Chl *c* / Chl *a* et Chl *b* / Chl *a* mesurés sont d'origine endogène à la station et non pas une résultante de l'hydrodynamique de l'étang. En d'autres termes, les fortes biomasses ne sont pas liées à un apport extérieur mais plutôt au développement à la station.

Figure V.2. Variation (a) de la salinité, (b) du rapport N/P et (c) de la Chl *a* lors des quatre campagnes d'échantillonnage spatial. Les moyennes ont été calculées à partir des observations faites aux 63 stations de la grille systématique.



V.4. CONCLUSIONS

La comparaison des répartitions spatiales des peuplements phytoplanctoniques avec celles des pigments chlorophylliens permet de mettre en évidence la relation entre l'influence des apports continentaux et marins sur les taxons et les rapports chlorophylliens. Cette relation est suffisamment claire pour utiliser les rapports chlorophylliens comme variables synthétiques significatives lors de la modélisation du fonctionnement de l'étang. Les rapports (*b/a* et *c/a*) ont l'avantage de synthétiser de façon simple l'effet des apports continentaux ou marins sur les communautés phytoplanctoniques, ce qui permet de dépasser la simple description pour tenter d'expliquer les répartitions spatiales des principaux groupes phytoplanctoniques.

Les résultats de la modélisation de la biomasse phytoplanctonique mettent en évidence certaines relations privilégiées entre le phytoplancton et les variables du milieu. Nous avons montré l'importance de variables simples telles que la *distance à Sète* et la *distance aux tables conchylicoles*. En particulier, le rôle prépondérant de l'entrée d'eau marine par les canaux de Sète peut expliquer une grande partie de la variance de la biomasse phytoplanctonique totale de l'étang. Nous avons aussi montré que les variables importantes pour expliquer les variations d'abondance des rapports chlorophylliens *b/a* et *c/a* ne sont pas nécessairement les mêmes; lorsqu'il s'agit des mêmes variables explicatives, leur signe peut être inversé, comme c'est le cas pour les variables *distance à Sète* et *énergie potentielle* en juin 1986. Ces résultats nous aident à mieux comprendre l'écologie de ces deux groupes d'algues.

Nous avons aussi mis en évidence l'absence de signification de certaines variables du milieu. En premier lieu le rapport N/P, qui n'a jamais été une variable significative lors de nos travaux. La répartition spatiale phytoplancton de l'étang de Thau ne semble pas être contrôlée dans l'espace par les éléments nutritifs. Cette affirmation a des conséquences importantes sur la pertinence des aménagements proposés dans certains milieux pour augmenter les sels nutritifs dans l'étang.

Le modèle proposé ici (fig. V.1) doit encore être amélioré, car il est évident que des modèles ayant des r^2 de l'ordre de 0,45 à 0,70 sont encore trop peu efficaces pour permettre une prévision efficace de la répartition spatiale du phytoplancton dans l'étang. Nous proposons donc de nouvelles variables explicatives qui pourraient aider à expliquer les phénomènes écologiques et par conséquent à prévoir leurs variations. L'énergie solaire disponible dans la colonne d'eau, utilisée avec succès par Troussellier *et al.* (1986) lors d'une modélisation des phénomènes écologiques ayant cours dans les bassins de lagunage de la ville de Mèze (fig. II.1a), serait un outil adéquat pour notre modèle; il en est de même pour d'autres variables spécifiquement adaptées à l'écologie du phytoplancton. Puisque nous avons mis en évidence une dualité entre les algues d'origine continentale et marine, un effort particulier devrait être fait pour intégrer à notre modélisation un indice quantitatif des apports continentaux et des différentes substances qui sont entraînées dans l'étang par le ruissellement, données que nous ne possédons pas pour le moment, puisque la majorité des apports continentaux d'eau douce sont la résultante du ruissellement, non quantifié lors de la présente étude.

**Chapitre VI: ESSAI D'OPTIMISATION DE PLANS
D'ECHANTILLONNAGE DANS UN ECOSYSTEME LAGUNAIRE
(ETANG DE THAU) STRATIFIE SPATIALEMENT**

VI.1. INTRODUCTION

La stratégie d'échantillonnage joue de plus en plus un rôle de premier plan en écologie. Cependant le développement des objectifs de l'échantillonnage et la compréhension des problèmes qui en découlent ont reçu peu d'attention au cours des 10 dernières années (Kenkel *et al.*, 1989). On dit même qu'il s'agit d'un des aspects les plus négligés de la biostatistique (Scherrer, 1984). En effet, les chercheurs utilisent souvent les méthodes établies au cours des années 40 et 50 par la statistique classique. Bien que l'on doive reconnaître que ces méthodes ont fait leurs preuves et qu'elles sont en général adéquates, elles peuvent cependant manquer de flexibilité pour aborder un domaine aussi complexe que l'écologie, en particulier en ce qui concerne l'utilisation abusive du principe de l'échantillonnage aléatoire, trop souvent inabordable sur le terrain en écologie principalement parce que l'inventaire de l'ensemble de la population est difficile et parfois même impossible à réaliser (Scherrer, 1982). Il est clair que peu de chercheurs ont "osé" proposer de nouvelles approches en stratégie d'échantillonnage en écologie. Pourquoi ce manque d'innovation? Un peu parce que les méthodes déjà proposées sont d'une telle efficacité que l'on a pensé trop longtemps que la question était réglée. Malheureusement, l'évolution de la recherche en écologie n'a pas été suivie par une évolution de la recherche en stratégie d'échantillonnage. Il en résulte que certaines méthodes définies dans les années 40 ne sont pas adéquates pour aborder certaines des situations concrètes de l'écologie des années 90.

L'organisation spatiale des phénomènes écologiques a été tardivement abordée en statistique et, par conséquent, en stratégie d'échantillonnage. Citons Bigwood et Inouye (1988), Kenkel *et al.* (1989), Legendre *et al.* (1989) et Fortin *et al.* (1989) qui traitent de ce sujet. En effet, il existe une dualité entre, d'une part, les méthodes statistiques classiques qui tentent de définir une stratégie d'échantillonnage qui est représentative d'une *distribution statistique* et, d'autre part, de nouvelles approches qui tentent de définir une stratégie d'échantillonnage représentative d'une *répartition spatiale*.

C'est dans ce contexte que nous avons abordé notre réflexion, dans le cadre d'un cas concret de proposition de plan d'échantillonnage permettant de prendre en compte la répartition spatiale d'un phénomène écologique.

VI.1.1. **But**

Mettre au point une méthodologie de rechange et simple, lorsqu'il est impossible d'appliquer les méthodes classiques de stratégie d'échantillonnage, permettant de mettre en place de façon objective un plan d'échantillonnage stratifié qui rende compte de l'organisation spatiale des phénomènes écologiques; en particulier, là où l'effort d'échantillonnage accordé est insuffisant pour appliquer un plan aléatoire efficace à l'ensemble d'un écosystème. La méthode doit permettre de proposer un plan d'échantillonnage comportant le minimum de stations tout en maximisant le nombre de strates spatialement définies. A la limite ceci implique de sélectionner une seule station par strate pour le plus grand nombre possible de strates, ce nombre de strates étant défini par l'effort que l'expérimentateur peut consentir. Pour un effort d'échantillonnage donné, la structure spatiale sera ainsi connue le mieux possible, puisque pour chaque strate on aura également estimé et cartographié la zone représentée par la station choisie.

Evidemment la "solution" que nous présentons ne peut être considérée comme une solution découlant d'une loi universelle. Elle constitue plutôt une base de réflexion sur l'optimisation des plans d'échantillonnage en fonction de deux questions: 1) comment définir les strates? 2) comment choisir une station à l'intérieur d'une strate? Les réponses à ces questions dépendent du type de problématique, du type de milieu, des variables à l'étude. Nous proposons quelques éléments de réflexion plus adaptés à l'écologie aquatique. La méthode proposée permettra de définir une stratégie d'échantillonnage pertinente malgré les contraintes tout en respectant la spatialisation de la (ou des) variables étudiées.

VI.1.2. **Pourquoi et comment définir les strates?**

C'est probablement l'aspect le plus délicat en écologie aquatique où il est trop souvent impossible de baser la division en strates sur des critères visibles et prépondérants, tels que la

géomorphologie du territoire ou la pédologie en écologie végétale. En effet, en écologie aquatique, il est assez rare de disposer de ce type de stratificateur sauf lorsqu'il existe une stratification physique (par exemple dans un estuaire); sur un plan d'eau relativement homogène, tel un lac ou un étang, il peut être difficile, voire impossible, d'établir une telle stratification. C'est pourquoi on effectue de plus en plus, en écologie aquatique, un pré-échantillonnage systématique avec un nombre maximal de stations pour identifier les structures des variables les plus importantes (par exemple: Jarry *et al.* 1985).

La stratification de l'écosystème est à la base de notre démarche. En effet, chaque strate représente un état de l'écosystème différent, que l'on doit échantillonner si on veut bien le décrire et le comprendre. La stratification représente plus concrètement un ensemble de régions homogènes du plan d'eau, toutes potentiellement différentes les unes des autres. Des stations semblables mais distantes seront considérées comme faisant partie de strates différentes, si elles sont séparées par une ou plusieurs zones différentes, puisqu'il n'y a pas de raison de croire *a priori* que les processus ayant mené à cette similarité apparente sont les mêmes; seule une modélisation permettra de confirmer ou d'infirmer *a posteriori* cette hypothèse de similarité des processus.

Pour définir les strates, nous avons utilisé des méthodes de groupement (avec ou sans contrainte spatiale), qui créent des sous-ensembles homogènes (ou strates) composés de stations. Cette approche permet d'établir une stratification objective du plan d'eau en fonction de la ressemblance entre les stations en regard d'un certain nombre variables.

Par ailleurs, la méthode de régression multiple utilisée pour l'objectif de modélisation écologique (chapitre V) et qui servira ici de critère de comparaison (voir plus loin, section VI.2.2.) nous impose de distribuer les valeurs des variables dépendantes le plus largement possible dans leur plage de variation. La stratification de l'écosystème en zones homogènes mutuellement exclusives et collectivement exhaustives (Scherrer p.54, 1984), nous permet d'atteindre cet objectif, si l'on maintient égal le nombre de stations par strate. Dans le chapitre III nous avons fixé

le nombre de stations à 20 pour des raisons logistiques et statistiques. Pour maximiser la précision de la stratification, nous avons opté de ne choisir qu'une seule station par strate, ce qui permet de maximiser le nombre de strates à 20.

VI.1.3. Comment sélectionner une seule station par strate?

Nous avons choisi d'échantillonner une seule station par strate pour minimiser le nombre de stations nécessaires pour l'étude de l'écosystème tout en maximisant le nombre de strates prises en compte. Plusieurs auteurs définissent quelques règles pour trouver le nombre de stations qu'il faut échantillonner à l'intérieur d'une strate (Hansen *et al.*, 1953; Raj, 1968; Cochran, 1977; Green, 1979) mais plus rarement de leur position. En général les auteurs préconisent d'effectuer un échantillonnage aléatoire à l'intérieur de chacune des strates. C'est évidemment la situation idéale mais rarement réalisable en pratique. Pour optimiser l'échantillonnage, plusieurs méthodes basées sur le calcul de la variance permettent de fixer le nombre de stations nécessaires pour chacune des strates en fonction de la précision à obtenir. On peut également affiner ces méthodes de calcul en prenant en compte le coût de l'échantillonnage, ou la taille des strates (ou d'autres critères logistiques). Plusieurs auteurs (par exemple: Green, 1979; Bigwood et Inouye, 1988; Kenkel *et al.*, 1989) proposent de minimiser la taille de l'échantillon (ou de la strate) en maximisant le nombre. Cependant, toutes ces méthodes ne sont pas des outils efficaces pour choisir **une seule** station à l'intérieur d'une strate. Evidemment, se trouvant dans l'obligation de choisir une seule station dans un ensemble, l'expérimentateur voudra sélectionner la station la plus représentative du groupe. Malheureusement le concept d'échantillon représentatif est l'un des plus mal défini dans la littérature écologique (Frontier, 1982). Hansen *et al.* (1953) suggèrent que le biais fait lors d'une sélection déterministe d'un échantillon pour décrire un très grand ensemble (par exemple: une circonscription dans un pays) est probablement plus faible que l'erreur aléatoire faite en utilisant un seul échantillon sélectionné au hasard. Hansen *et al.* (1953) pour illustrer ce concept utilisent l'exemple où un expérimentateur, lors d'un sondage, ne peut sélectionner qu'une seule circonscription pour étudier les Etats-Unis d'Amérique. Il semble important dans ce cas précis de s'assurer que la circonscription choisie corresponde aux tendances moyennes (pourcentage d'agriculteurs, d'immigrants, revenu moyen, etc) de l'ensemble du pays, plutôt que

de choisir une circonscription marginale du nord de l'Alaska. Par contre, il est faux de penser qu'il suffit de placer les échantillons aux endroits considérés les plus représentatifs, pour obtenir des échantillons représentatifs. Cette approche est trop subjective et ne permet que d'obtenir des échantillons représentant la conception que se fait l'expérimentateur de l'écosystème étudié (Scherrer, 1984). Il importe donc d'utiliser une méthodologie possédant un maximum d'objectivité pour choisir une station représentative. C'est ce que nous appellerons un choix raisonné de station.

La méthode proposée ici est basé sur un pré-échantillonnage systématique plus particulièrement efficace pour prendre en compte des phénomènes autocorrélés (Cochran, 1977). Elle permet, dans un ensemble plus grand, de choisir de façon objective et raisonnée un nombre restreint de station, dont la position est connue dans l'espace. Nous avons utilisée différentes variables du milieu pour définir une stratification d'un écosystème lagunaire (étang de Thau). De cette stratification nous avons pu établir différents plans d'échantillonnage raisonnés. Les résultats obtenus avec les plans raisonnés seront comparés en fonction de leur capacité de restituer une bonne prédiction de la biomasse phytoplanctonique dans une masse d'eau lagunaire.

VI.2. METHODOLOGIE

VI.2.1. Le choix des variables pour la stratification spatiale

Le choix des variables utilisées lors des calculs des groupes va modifier la stratification obtenue, qui va elle même par la suite influencer le choix des stations sélectionnées. Nous présentons les résultats obtenus pour quatre bases de données différentes.

La première base de données (type A) contient les dix principales variables cibles du programme ECOTHAU lors des quatre campagnes de pré-échantillonnage, variables que nous avons étudiées au chapitre III (62 stations et 40 variables). La seconde (type B) est constituée des variables "à expliquer" et "explicatives" utilisées pour les modélisations (chapitre V) lors des quatre campagnes (62 stations et 51 variables). La troisième (type C) ne comprend que les trois variables à expliquer suivantes: Chl *a*, rapports Chl *b* / Chl *a* et Chl *c* / Chl *a*, et ce pour les quatre

campagnes (62 stations et 12 variables). Finalement, le type D est formé de trois bases de données constituée chacune d'une seule des même trois variables à expliquer; il s'agit donc de trois matrices de 62 stations et 4 variables chacune comprenant une des trois variables à expliquer pour les quatre campagnes d'échantillonnage.

Avec les matrices de type A et B, nous avons effectué uniquement du groupement avec contrainte de contiguïté spatiale. Pour les matrices de type C et D qui ne comprennent que les variables à expliquer de nos modèles, nous avons effectué du groupement avec et sans contrainte spatiale. Pour ces deux matrices de données (types C et D), nous avons comparé les plans en fonction des deux types de groupement. Il est à noter que ces quatre types de matrice n'ont servi qu'à calculer la stratification spatiale et n'ont pas à effectuer la modélisation.

VI.2.2. Stratification de l'écosystème

Pour établir une stratification de l'étang de Thau, nous avons d'abord calculé une matrice de similarité de Gower (1971) entre les stations. Le groupement agglomératif à liaison proportionnelle (avec 50% de connexité) sous contrainte de contiguïté spatiale a permis de définir des zones homogènes contiguës dans l'espace (Legendre, 1987). Par la suite, les zones sont affinées à l'aide d'un groupement non-hiérarchique minimisant la variance intra-groupe, selon un algorithme de type "K-Means" (MacQueen, 1967; Anderberg, 1973) calculé sur les données centrées réduites. On reconnaîtra comme différentes deux zones similaires mais dont les stations sont trop éloignées pour être dans la même zone. Cette démarche permettra de calculer des zones homogènes ayant une réalité géographique (Legendre *et al.*, 1989).

Nous avons également réalisé une stratification de l'étang de Thau en utilisant un groupement agglomératif à liaison proportionnelle (avec 50% de connexité) sans contrainte de contiguïté spatiale. De la même façon que décrit plus haut, nous utilisons un groupement non-hiérarchique de type "K-Means" pour affiner les groupes. Les zones homogènes seront définies uniquement en fonction de leur ressemblance sans prendre l'espace en compte.

VI.2.3. Sélection des stations

Pour choisir une station "représentative" à l'intérieur de chaque strate, nous avons opté pour la méthode suivante qui évite d'utiliser des considérations subjectives. A partir de la stratification obtenue par les méthodes de groupement, le critère de sélection consiste à choisir la station la plus "centrale" de chacun des 20 groupes retenus tel que défini au chapitre III. Pour les groupes comportant trois stations et plus, on réalise une ordination en espace réduit par analyse en coordonnées principales (Gower, 1966) et on sélectionne la station la plus centrale du groupe. Pour les groupes comportant une seule station, on retient celle-ci. Pour les groupes de deux stations, on réalise un tirage aléatoire de la station. Une description plus détaillée de cette méthode est fournie au chapitre III.

VI.2.4. Critère de comparaison

Que doit-on optimiser lors de l'élaboration d'un plan d'échantillonnage? La réponse à cette question dépend fondamentalement du but de l'étude et des outils qui seront utilisés. Au chapitre III, nous proposons deux critères de sélection; le premier consistait en une mesure de ressemblance entre les cartes interpolées du plan systématique initial (62 stations) et les cartes interpolées avec les plans raisonnés (20 stations). La second maximisait la somme des carrés des écarts à la moyenne (SCE), sommée pour l'ensemble des variables utilisées (total: SCET) lors des groupements. Le SCET de chacun des plans raisonnés fut par ailleurs comparé à un choix aléatoire de stations. Nous proposons ici un troisième critère basé sur une étude comparative des valeurs de pourcentage de variance expliqué (r^2) lors d'une modélisation régressive linéaire multivariable de la biomasse phytoplanctonique de l'étang de Thau (chapitre V) avec les mêmes variables explicatives. Nous comparons les plans proposés quant au pourcentage qu'ils permettent d'expliquer.

Pour quantifier la "qualité" de ces plans d'échantillonnage, nous avons comparé les résultats de la modélisation (r^2) entre ces différents plans raisonnés (20 stations) et le plan systématique de départ (62 stations) avec les mêmes matrices qu'au chapitre V. Nous avons réalisé au chapitre V une modélisation régressive du phytoplancton de l'étang de Thau en utilisant

l'ensemble des stations échantillonnées lors d'un pré-échantillonnage systématique (figure II.2). Le schéma de la figure V.1 présente les relations que nous avons testées. Les résultats de cette modélisation sont présentés aux tableaux V.1 et VI.1 et permettent de constater que le modèle explique en général 50% de la variance pour les trois variables utilisées (Chl *a*, Chl *b* / Chl *a* et Chl *c* / Chl *a*) et pour les quatre campagnes. Une discussion approfondie de ces résultats est présentée au chapitre V ainsi que dans Jarry *et al.* (1990b).

VI.3. RESULTATS ET DISCUSSION

Nous avons comparé les valeurs des r^2 obtenues des calculs effectués avec les 62 stations du plan systématique de départ et ceux obtenus en utilisant les stations sélectionnées par les différents plans raisonnés. Les résultats sont présentés aux tableaux VI.1 et VI.2. Pour synthétiser l'information contenue dans ces tableaux, le tableau VI.3 et la figure VI.1 présentent le nombre de r^2 significatifs obtenus par chacun des plans raisonnés.

VI.3.1. Effet des variables lors de la stratification

Les résultats présentés dans ce chapitre tentent d'utiliser au maximum l'information récoltée lors d'un pré-échantillonnage dans le but d'effectuer une modélisation régressive. Dans ce contexte et compte tenu des résultats obtenus, la variabilité des variables "à expliquer" est un aspect primordial. En effet nos résultats les plus performants ont été obtenus après avoir stratifié l'écosystème en fonction des matrices C et D, qui sont composées uniquement des variables à expliquer considérées dans la présente étude. Les valeurs des r^2 (fig. VI.1 et tabl. VI.1) ainsi que les probabilités associées sont améliorées par rapport à une stratification calculée pour l'ensemble des variables explicatives et à expliquer (matrice B). Ceci montre qu'une stratégie d'échantillonnage doit d'abord prendre en considération la variabilité de la (ou des) variable(s) à expliquer.

Tableau VI.1. Résultats en r^2 des modélisations de la Chl *a* et des rapports Chl *b* / Chl *a* et Chl *c* / Chl *a* obtenues avec les 62 stations de départ et les différents plans d'échantillonnage de 20 stations (aléatoires, raisonnés et systématiques) pour les campagnes de juin et d'octobre 1986.

	juin 86 chl-a	R carré	octobre 86 chl-a	R carré
62 stations	plan systématique	0,514 ***	plan systématique	0,729 ***
20 stations	100 choix aléatoires	I. C. à 0,95%	100 choix aléatoires	I. C. à 0,95%
		0,681 à 0,742		0,818 à 0,849
20 stations	AVEC contrainte matrice "A"	[0,571]	AVEC contrainte matrice "A"	0,830 **
20 stations	AVEC contrainte matrice "B"	[0,368]	AVEC contrainte matrice "B"	[0,735 *]
20 stations	AVEC contrainte matrice "C"	0,763 *	AVEC contrainte matrice "C"	[0,787 *]
20 stations	SANS contrainte matrice "C"	0,839 **	SANS contrainte matrice "C"	[0,768 *]
20 stations	AVEC contrainte matrice "D" chl-a	0,759 *	AVEC contrainte matrice "D" chl-a	[0,775 *]
20 stations	SANS contrainte matrice "D" chl-a	0,795 **	SANS contrainte matrice "D" chl-a	[0,813 *]
20 stations	systématique 1	0,82 **	systématique 1	0,946 ***
20 stations	systématique 2	0,878 ***	systématique 2	0,872 **
20 stations	systématique 3	0,865 ***	systématique 3	0,946 ***
20 stations	systématique 4	0,772 *	systématique 4	0,94 ***
20 stations	systématique 5	0,842 **	systématique 5	0,873 **
	juin 86 chl-b/a	R carré	octobre 86 chl-b/a	R carré
62 stations	plan systématique	0,678 ***	plan systématique	0,155
20 stations	100 choix aléatoires	I. C. à 0,95%	100 choix aléatoires	I. C. à 0,95%
		0,762 à 0,799		0,492 à 0,561
20 stations	AVEC contrainte matrice "A"	0,778 **	AVEC contrainte matrice "A"	[0,244]
20 stations	AVEC contrainte matrice "B"	[0,718 *]	AVEC contrainte matrice "B"	[0,22]
20 stations	AVEC contrainte matrice "C"	0,924 ***	AVEC contrainte matrice "C"	[0,404]
20 stations	SANS contrainte matrice "C"	0,817 **	SANS contrainte matrice "C"	[0,346]
20 stations	AVEC contrainte matrice "D" chl-b/a	0,790 **	AVEC contrainte matrice "D" chl-b/a	[0,311]
20 stations	SANS contrainte matrice "D" chl-b/a	[0,715 *]	SANS contrainte matrice "D" chl-b/a	[0,338]
20 stations	systématique 1	0,871 ***	systématique 1	[0,413]
20 stations	systématique 2	[0,713 *]	systématique 2	0,596
20 stations	systématique 3	0,92 ***	systématique 3	0,56
20 stations	systématique 4	0,843 **	systématique 4	[0,363]
20 stations	systématique 5	[0,479]	systématique 5	0,61
	juin 86 chl-c/a	R carré	octobre 86 chl-c/a	R carré
62 stations	plan systématique	0,462 ***	plan systématique	0,068
20 stations	100 choix aléatoires	I. C. à 0,95%	100 choix aléatoires	I. C. à 0,95%
		0,682 à 0,726		0,382 à 0,449
20 stations	AVEC contrainte matrice "A"	0,707 *	AVEC contrainte matrice "A"	0,486
20 stations	AVEC contrainte matrice "B"	0,779 *	AVEC contrainte matrice "B"	0,5
20 stations	AVEC contrainte matrice "C"	0,689 *	AVEC contrainte matrice "C"	[0,297]
20 stations	SANS contrainte matrice "C"	0,762 *	SANS contrainte matrice "C"	[0,326]
20 stations	AVEC contrainte matrice "D" chl-c/a	0,818 **	AVEC contrainte matrice "D" chl-c/a	[0,279]
20 stations	SANS contrainte matrice "D" chl-c/a	0,744 *	SANS contrainte matrice "D" chl-c/a	0,496
20 stations	systématique 1	0,75 *	systématique 1	[0,302]
20 stations	systématique 2	[0,658]	systématique 2	0,623
20 stations	systématique 3	0,797 **	systématique 3	[0,188]
20 stations	systématique 4	0,767 *	systématique 4	[0,323]
20 stations	systématique 5	[0,618]	systématique 5	0,623

[0,333] r^2 inférieur à l'intervalle de confiance des plans aléatoires

0,333 r^2 à l'intérieur de l'intervalle de confiance des plans aléatoires

0,333 r^2 supérieur à l'intervalle de confiance des plans aléatoires

* $p \leq 0,05$; ** $p \leq 0,01$; *** $p \leq 0,001$

Tableau VI.2. Résultats en r^2 des modélisations de la Chl *a* et des rapports Chl *b* / Chl *a* et Chl *c* / Chl *a* obtenues avec les 62 stations de départ et les différents plans d'échantillonnage de 20 stations (aléatoires, raisonnés et systématiques) pour les campagnes de février et de mai 87.

	février 87 chl-a	R carré	mai 87 chl-a	R carré
62 stations	plan systématique	0,558 ***	plan systématique	0,507 ***
20 stations	100 choix aléatoires	I. C. à 0,95% 0,647 à 0,700	100 choix aléatoires	I. C. à 0,95% 0,683 à 0,731
20 stations	AVEC contrainte matrice "A"	[0,593]	AVEC contrainte matrice "A"	[0,571]
20 stations	AVEC contrainte matrice "B"	[0,258]	AVEC contrainte matrice "B"	[0,406]
20 stations	AVEC contrainte matrice "C"	0,754 **	AVEC contrainte matrice "C"	[0,487]
20 stations	SANS contrainte matrice "C"	[0,579]	SANS contrainte matrice "C"	0,696
20 stations	AVEC contrainte matrice "D" chl-a	0,741 **	AVEC contrainte matrice "D" chl-a	[0,531]
20 stations	SANS contrainte matrice "D" chl-a	0,667 *	SANS contrainte matrice "D" chl-a	[0,601]
20 stations	systématique 1	[0,475]	systématique 1	0,922 ***
20 stations	systématique 2	0,735 **	systématique 2	[0,485]
20 stations	systématique 3	0,66 *	systématique 3	0,778 *
20 stations	systématique 4	[0,606]	systématique 4	0,931 ***
20 stations	systématique 5	0,693 *	systématique 5	[0,501]
	février 87 chl-b/a	R carré	mai 87 chl-b/a	R carré
62 stations	plan systématique	0,283	plan systématique	0,535 ***
20 stations	100 choix aléatoires	I. C. à 0,95% 0,235 à 0,321	100 choix aléatoires	I. C. à 0,95% 0,630 à 0,686
20 stations	AVEC contrainte matrice "A"	0,454	AVEC contrainte matrice "A"	[0,438]
20 stations	AVEC contrainte matrice "B"	0,672 *	AVEC contrainte matrice "B"	[0,473]
20 stations	AVEC contrainte matrice "C"	0,608	AVEC contrainte matrice "C"	[0,466]
20 stations	SANS contrainte matrice "C"	0,475	SANS contrainte matrice "C"	0,65
20 stations	AVEC contrainte matrice "D" chl-b/a	0,549	AVEC contrainte matrice "D" chl-b/a	0,808 *
20 stations	SANS contrainte matrice "D" chl-b/a	0,662 *	SANS contrainte matrice "D" chl-b/a	0,747 *
20 stations	systématique 1	0,332	systématique 1	[0,473]
20 stations	systématique 2	0,602	systématique 2	0,78 *
20 stations	systématique 3	0,656 *	systématique 3	0,798 *
20 stations	systématique 4	0,407	systématique 4	[0,554]
20 stations	systématique 5	0,617	systématique 5	0,822 *
	février 87 chl-c/a	R carré	mai 87 chl-c/a	R carré
62 stations	plan systématique	0,489 ***	plan systématique	0,565 ***
20 stations	100 choix aléatoires	I. C. à 0,95% 0,665 à 0,713	100 choix aléatoires	I. C. à 0,95% 0,733 à 0,774
20 stations	AVEC contrainte matrice "A"	0,769 **	AVEC contrainte matrice "A"	[0,559]
20 stations	AVEC contrainte matrice "B"	[0,596]	AVEC contrainte matrice "B"	[0,715]
20 stations	AVEC contrainte matrice "C"	[0,599]	AVEC contrainte matrice "C"	[0,638]
20 stations	SANS contrainte matrice "C"	[0,535]	SANS contrainte matrice "C"	0,899 ***
20 stations	AVEC contrainte matrice "D" chl-c/a	[0,567]	AVEC contrainte matrice "D" chl-c/a	[0,707]
20 stations	SANS contrainte matrice "D" chl-c/a	0,731 **	SANS contrainte matrice "D" chl-c/a	0,825 *
20 stations	systématique 1	0,669 *	systématique 1	[0,702]
20 stations	systématique 2	0,695 *	systématique 2	[0,699]
20 stations	systématique 3	0,733 **	systématique 3	0,829 *
20 stations	systématique 4	0,707 *	systématique 4	0,735 *
20 stations	systématique 5	0,759 **	systématique 5	[0,702]

[0,333] r^2 inférieur à l'intervalle de confiance des plans aléatoires

0,333 r^2 à l'intérieur de l'intervalle de confiance des plans aléatoires

0,333 r^2 supérieur à l'intervalle de confiance des plans aléatoires

* $p \leq 0,05$; ** $p \leq 0,01$; *** $p \leq 0,001$

Nos résultats sont également améliorés (tabl. VI.3 et fig. VI.1) lorsque nous ne prenons en compte qu'une seule variable explicative à la fois (matrices de type D). Dans ces cas nous nous assurons que la stratification et également le plan d'échantillonnage qui en découle, bien que différente pour chacune des variables à expliquer, correspondait mieux à la réalité spatiale de chacune des variables. Par conséquent nous respectons mieux la plage de variation des variables à expliquer. L'utilisation d'un trop grand nombre de variables à la fois lors de la stratification diminue la performance potentielle des plans d'échantillonnage. En effet, il peut devenir trop complexe d'adapter un réseau de stations à des variables ayant des comportements spatiaux trop différents les une des autres. Dans ce cas, si l'on doit absolument suivre le même plan d'échantillonnage pour toutes les variables à expliquer, il faudra augmenter le nombre de stations et ainsi s'assurer que toutes les strates importantes de chaque variable seront échantillonnées. Dans notre cas, une façon simple d'obtenir un tel plan serait de sélectionner l'ensemble des stations définies par les trois matrices univariées de type D. Une deuxième solution serait d'augmenter le nombre de strates à échantillonner pour obtenir une modélisation significative pour toutes les situations rencontrées. Evidemment cela aurait entraîné un effort d'échantillonnage accru.

Tableau VI.3. Synthèse des résultats présentés aux tableaux VI.1 et VI.2 (en r^2) portant sur les 62 stations de départ et sur les 20 stations sélectionnées par les six méthodes raisonnées.

Type de plan	nombre de r^2 significatif	Valeur moyenne du r^2 sur 12 cas	nombre de r^2 \geq aux plans aléatoires
62 stations	10	0,462	0
AVEC contrainte matrice "A"	4	0,59	6
AVEC contrainte matrice "B"	4	0,538	3
AVEC contrainte matrice "C"	5	0,62	5
SANS contrainte matrice "C"	5	0,64	7
AVEC contrainte matrice "D"	6	0,638	5
SANS contrainte matrice "D"	9	0,678	8

note: les valeurs moyennes des r^2 ne sont pas significativement différentes

VI.3.2. Effet du groupement avec contrainte spatiale

Pour la matrice de type C (fig. VI.1), les résultats de l'utilisation du groupement sans contrainte spatiale n'ont pas amené de changement majeur dans la performance des plans d'échantillonnage. Il en est autrement pour les matrices de type D (fig. VI.1). Dans ce cas, les résultats sont supérieurs et permettent même de proposer des plans d'échantillonnage efficaces pour chacune des variables lors des quatre campagnes. Le groupement sans contrainte semble donc plus efficace pour définir des strates qui correspondent aux différents états de la variable à expliquer, lorsque la fonction objective à maximiser est uniquement le r^2 .

Ce résultat peut s'expliquer de la façon suivante: la stratification calculée lors du groupement avec contrainte spatiale permet de définir des strates (ou zones) ayant parfois la même valeur "moyenne", mais distantes l'une de l'autre.

Par conséquent, certaines des stations sélectionnées peuvent avoir des valeurs relativement voisines. Ceci ne permet pas d'optimiser par la suite la relation entre la variable à expliquer et les variables explicatives. Par contre, en utilisant un groupement sans contrainte spatiale, cette situation ne peut pas se produire, ce qui permet d'obtenir de meilleures valeurs de r^2 , en particulier pour les matrices de type D.

Figure VI.1 Valeur moyenne du % de variance expliquée des plans raisonnés obtenus à partir des différentes matrices (A, B, C, D) et du groupement avec (GAC) et sans (GSC) contrainte spatiale et des plans systématiques.

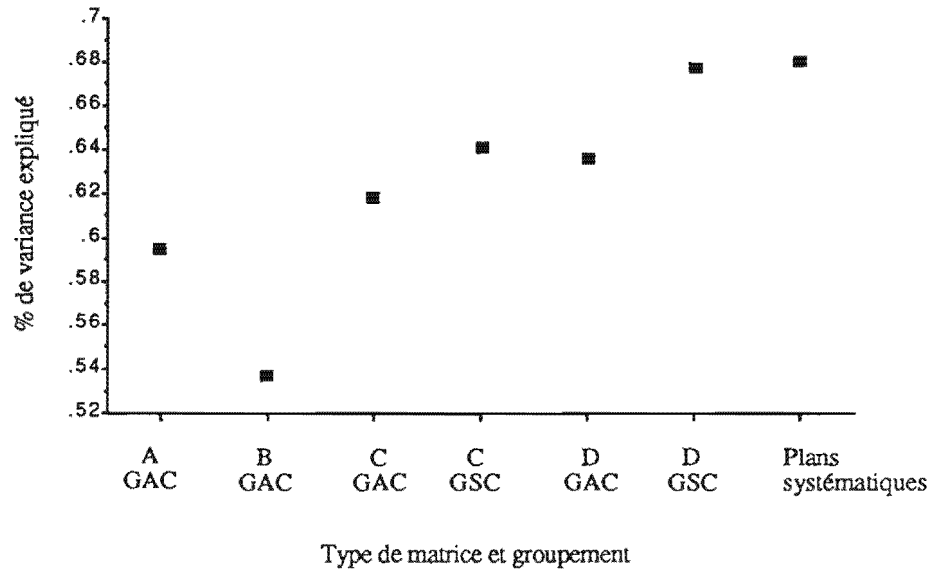
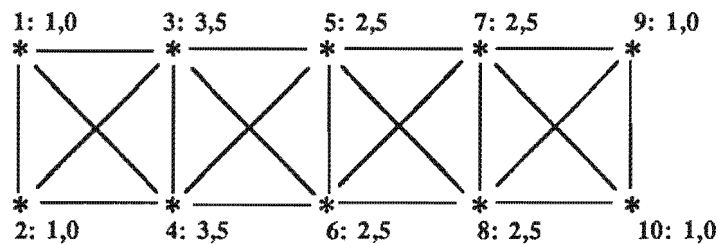


Figure VI.2 Exemple fictif présentant un effet de la contrainte spatiale sur la stratification d'un plan et des valeurs des moyennes pour chacune des zones homogènes.



Stratification sans contrainte spatiale

Station: 1 - 2 - 9 - 10
 moyenne: 1,0
 Station: 3 - 4
 moyenne: 3,5
 Station: 5 - 6 - 7 - 8
 moyenne: 2,5

Stratification avec contrainte spatiale

Station: 1 - 2
 moyenne: 1,0
 Station: 3 - 4 - 5 - 6 - 7 - 8
 moyenne: 2,8
 Station: 9 - 10
 moyenne: 1,0

À la figure VI.2, nous avons illustré cette situation dans un exemple simplifié où dix stations d'échantillonnage (astérisque sur la figure) sont représentées sur un plan rectangulaire. Les deux méthodes de groupement ont été utilisées; chacune défini trois strates. Dans le cas du groupement avec contrainte spatiale, deux de ces strates ont la même valeur moyenne, tandis que la stratification obtenue sans contrainte spatiale défini trois strates ayant chacune une moyenne différente. Cela permet en principe de prendre en compte plus d'états différents de la variable et donc de maximiser la valeur prédictive des modèles (r^2). Cependant, l'utilisation du groupement sans contrainte aura le désavantage de proposer une stratification n'ayant pas nécessairement une réalité spatiale ce qui aurait représenté un inconvénient majeur pour le programme ECOTHAU qui vise justement à produire des modèles rendant compte de la composante spatiale.

Le choix de la méthodologie lors de la stratification dépend en premier lieu des objectifs retenus par l'écologiste. Celui-ci devra prendre en note que de tenir compte de la structuration spatiale peut entraîner une diminution de la variabilité des stations retenues. Pour diminuer les effets négatifs de cette approche sur les prédictions des phénomènes, l'écologiste devra considérer la possibilité d'utiliser un plus grand nombre de strates (donc de stations) pour s'assurer d'un échantillonnage couvrant le maximum de variabilité.

VI.3.3. Sous-échantillonnages systématiques

Nous constatons également que les cinq plans systématiques de 20 stations donnent des résultats équivalant aux plans obtenus avec la matrice D en utilisant un groupement sans contrainte (figure VI.1). On peut expliquer ce résultat par le fait que les répartitions spatiales des pigments chlorophylliens suivent en général un gradient très bien établi dans l'axe principale de l'étang de Thau (voir chapitre IV et Jarry *et al.* 1990a). L'utilisation d'un plan systématique dans une telle situation permet de sélectionner des stations couvrant au maximum la plage de variation de la variable à expliquer. Il faut noter ici que, bien que les résultats avec les plans systématiques de 20 stations soient très satisfaisants, cette approche ne pourrait constituer une méthodologie adéquate pour des variable n'ayant pas une répartition spatiale en gradient. L'approche utilisant la stratification de l'écosystème, quant à elle, peut mieux s'adapter à différents types de répartitions

spatiales.

VI.4. CONCLUSION

Nous ne croyons pas possible d'établir une méthodologie "universelle" pour tous les problèmes écologiques. Par contre, nos résultats montrent bien qu'il n'est pas nécessaire d'effectuer un échantillonnage aléatoire simple à l'intérieur de chaque strate pour obtenir une modélisation régressive efficace: une seule station par strate peut être suffisante. Notre approche constitue également une méthode objective pour sélectionner dans l'espace un ensemble de stations dans un écosystème. Elle nécessite cependant la mise en place d'un pré-échantillonnage permettant la définition des strates importantes de l'écosystème.

La qualité du plan d'échantillonnage est dépendante de la qualité de la définition des strates. Par conséquent, le pré-échantillonnage devra maximiser les connaissances sur les variables à expliquer pour affiner la stratification de l'écosystème. A notre avis, le plan d'échantillonnage doit tenir compte en premier lieu de la répartition spatiale de la variable à expliquer si on veut optimiser son efficacité lors de la modélisation écologique, si cette modélisation vise elle-même à rendre compte de la structuration spatiale de l'écosystème.

Cependant, un nombre minimal de variables explicatives est essentiel lors du pré-échantillonnage pour permettre de calculer des "pré-modèles" et ainsi comparer les résultats correspondant aux différents plans proposés. La qualité d'une stratégie d'échantillonnage issue d'un pré-échantillonnage dépend de la quantité et de la qualité de l'information recueillie lors de la première étape. L'information ainsi récoltée permet de prendre en compte divers critères objectifs et comparer les résultats obtenus. A partir de cette information traitée objectivement, le chercheur pourra prendre une décision éclairée.

Finalement, le nombre de 20 stations, fixé principalement par les contraintes logistiques, est-il adéquat? A la lumière de nos résultats, il semble possible mais très contraignant d'établir un plan d'échantillonnage portant sur 20 stations seulement. Pour y arriver nous avons dû mettre en

place toute une méthodologie sophistiquée. Convenons cependant qu'il aurait été plus facile d'établir un plan d'échantillonnage efficace avec un nombre plus élevé de stations (par exemple: 30 stations). Cela aurait encore correspondu à une baisse de 50% de l'effort de l'échantillonnage. A l'inverse, il semble improbable de réussir à proposer un plan d'échantillonnage efficace portant sur moins de stations. En fait, nous considérons le nombre de 20 comme étant le seuil minimal pour établir un réseau de surveillance de l'évolution spatiale, permettant également de modéliser la variabilité de variables écologiques telles que les pigments chlorophylliens de l'étang de Thau.

Chapitre VII: CONCLUSION GENERALE

Cette dernière section ne constitue pas un retour systématique à l'ensemble des conclusions déjà formulées dans ce travail, mais plutôt un tour d'horizon de ses lignes directrices et une discussion plus prospective sur l'écologie du phytoplancton de Thau et sur les stratégies d'échantillonnage en écologie aquatique.

En premier lieu, nous discuterons du mode de fonctionnement de l'étang de Thau vu au travers de celui du phytoplancton. Nous avons mis en évidence l'efficacité de l'utilisation des pigments chlorophylliens (chlorophylle *a*, chlorophylle *c* et chlorophylle *b*) pour mieux comprendre les changements taxonomiques du phytoplancton. L'utilisation de ces pigments comme indicateurs biochimiques est performante, rapide tout en permettant de quantifier des phénomènes écologiques.

La comparaison entre la répartition spatiale des taxons et celle des pigments chlorophylliens nous a permis d'identifier une similitude d'une part entre les peuplements phytoplanctoniques sous influence continentale et le rapport $\text{Chl } b / \text{Chl } a$ et, d'autre part, entre les peuplements phytoplanctoniques sous influence marine et le rapport $\text{Chl } c / \text{Chl } a$. Cette similitude nous a paru suffisamment importante pour suggérer d'utiliser ces deux rapports chlorophylliens comme des marqueurs des apports continentaux et marins dans l'étang de Thau.

Pour faire suite à cette étude descriptive approfondie, essentielle à tout travail en écologie aquatique, nous avons utilisé la $\text{Chl } a$ et les rapports $\text{Chl } b / \text{Chl } a$ et $\text{Chl } c / \text{Chl } a$ dans une modélisation statistique.

Grâce à cette approche, nous avons mis en évidence le rôle prépondérant des canaux de Sète dans l'apport plus ou moins massif d'eau et de taxons marins dans l'étang. Par contre, il est plus difficile de bien cerner le rôle des apports continentaux dans l'étang. Ceci peut s'expliquer, en partie, par le fait que ces apports sont principalement sous forme de ruissellement venant de l'ensemble du bassin versant. Il a donc été impossible d'identifier un tributaire en particulier responsable de l'entrée d'eau douce dans l'étang. De plus, les apports sous forme de ruissellement

sont assurément plus ponctuels et donc encore plus difficiles à quantifier. Cet aspect du fonctionnement de l'étang de Thau et ses conséquences pour l'ensemble de la vie aquatique, et en particulier pour le phytoplancton, reste encore très méconnu. Il serait donc pertinent d'accroître nos connaissances, tant d'un point vu quantitatif que qualitatif, sur les apports continentaux afin de mieux comprendre leur rôle exact dans le fonctionnement de cet écosystème lagunaire.

Il suffit avoir eu l'opportunité de naviguer sur l'étang de Thau pour se convaincre de l'importance de la conchyliculture sur le fonctionnement de l'étang; 20% de sa surface est occupée par les parcs à huîtres. C'est là le second aspect influençant probablement le plus l'écologie de l'étang de Thau. Bien que notre plan d'échantillonnage n'ait pas été conçu spécifiquement pour étudier l'effet des tables conchylicoles sur le phytoplancton, nous avons tout de même réussi à mettre en évidence l'utilisation préférentielle de certains groupes taxonomiques (associés à la Chl *c*) par les coquillages (effet de "puits"). Voilà une conclusion qui peut certainement s'appliquer à tout écosystème subissant une exploitation conchylicole. Par contre, l'effet exact de ces structures métalliques sur le fonctionnement général de l'étang reste encore mal connu. Par exemple, on ne connaît pas le rôle précis de ces tables sur l'hydrodynamisme. Cette lacune pourrait expliquer les résultats non significatifs obtenus avec les différentes variables associées à l'hydrodynamisme, lors de la modélisation. En effet, le modèle hydrodynamique qui a permis d'intégrer des variables physiques dans le modèle du compartiment phytoplanctonique, ne tient pas compte de la présence des tables conchylicoles. C'est également un axe de recherche devant être étudié par les physiciens pour parfaire nos connaissances dans ce domaine.

Les résultats obtenus avec les sels nutritifs méritent également d'être commentés. Nos résultats montrent que les rapports N/P ne semblent pas expliquer la répartition spatiale du phytoplancton. Loin de nous l'intention d'affirmer que les sels nutritifs n'ont pas d'influence sur la biomasse algale; trop de travaux de recherche ont prouvé le contraire. Bien que les rapports N/P soient inférieurs dans l'étang de Thau à ce qu'ils sont dans la mer, il est probable que l'azote reste le facteur nutritif limitant la croissance des algues (Frisoni et Vaultot, 1981; Nixon, 1981). Cependant, la gamme de variation du rapport N/P, à chacune des campagnes, fait que le rapport

N/P est toujours inférieur ou supérieur au seuil critique de 16:1, après lequel le phosphore devient clairement limitant. C'est à notre avis la raison principale qui explique que nous n'observons pas un effet marquant des sels nutritifs. Il faut quand même noter que c'est à la campagne de février 87 où les rapports N/P sont les plus élevés (19:1), que nous observons les valeurs de Chl *a* les plus élevées. Ici on peut s'interroger sur le type d'échelle d'observation que l'on aurait dû utiliser pour bien mesurer le rôle des sels nutritifs sur le fonctionnement de l'étang. Dans ce sens, une approche temporelle serait peut-être plus pertinente.

Nous aborderons maintenant le problème de l'efficacité de la modélisation écologique du phytoplancton. Tout d'abord, nous sommes plutôt satisfaits de cette première tentative, qui a permis de constater que des variables relativement simples à échantillonner (distance à Sète, distance aux tables conchylicoles) sont très efficaces pour expliquer l'évolution du phytoplancton. Pour la Chl *a*, le modèle a permis d'obtenir des r^2 significatifs pour chacune des quatre campagnes d'échantillonnage. Ces résultats sont favorables à une application à grande échelle et à long terme d'un programme de surveillance de l'évolution spatiale de la biomasse phytoplanctonique de l'étang de Thau.

Par ailleurs, pour les rapports chlorophylliens (Chl *b* / Chl *a* et Chl *c* / Chl *a*), la situation est un peu différente, et en particulier pour la campagne d'octobre 86 où les modèles pour les deux rapports ne sont pas significatifs. Cette "absence" de résultat est l'aspect le plus enthousiasmant de cet effort de modélisation. En octobre 86, la cartographie des peuplements phytoplanctoniques n'avait pas permis (contrairement aux autres campagnes) de diviser l'étang en peuplements sous influence continentale ou marine. Ces peuplements mixtes observés en octobre 86, probablement à cause de la présence de forts courants dans l'étang, ont fait que les pigments associés aux influences continentales ou marines n'étaient pas répartis selon un patron typique et donc n'étaient pas contrôlés par les mêmes variables.

Notre modèle, bien qu'adapté pour expliquer la répartition spatiale des peuplements phytoplanctoniques lorsque ceux-ci sont sous influence marine ou continentale, ne l'est plus lorsque les peuplements résultent d'influences mixtes (continent - mer). Ce résultat entraîne une nouvelle question: comment modifier le présent modèle pour le rendre efficace en présence de peuplements phytoplanctoniques créés par des influences mixtes? Nous croyons que toute réponse à cette question reposera sur une amélioration de nos connaissances de l'hydrodynamisme de l'étang. Dans ce cas précis, le gain d'information sur les mélanges dans l'étang précédant la campagne d'échantillonnage, et la possibilité de quantifier cette information pour les besoins de notre modélisation, nous auraient permis de mieux comprendre les effets de ce phénomène.

Dans le domaine paraliq, constamment influencé par la dualité continent - mer, le mélange des apports continentaux et marins a évidemment des répercussions sur l'ensemble de l'écosystème. Le phytoplancton serait un bon indicateur biologique des mélanges eaux continentales - eaux marines, et pourrait devenir un indicateur pratique pour l'étude plus approfondie de ce phénomène.

Finalement, d'autres modifications pourraient être apportées à notre modélisation écologique. En premier lieu, l'ajout de mesures de l'énergie solaire disponible dans la masse d'eau comme variable explicative serait d'une très grande utilité, la lumière étant sans nul doute la plus importante source d'énergie pour le phytoplancton. Par ailleurs, les variables à expliquer pourraient être affinées par l'utilisation du fractionnement du phytoplancton en classes de taille. Une connaissance plus approfondie des classes de taille possédant chacun des trois pigments utilisés permettrait d'affiner notre compréhension de l'importance relative des différents groupes taxonomiques.

A partir de notre travail sur la stratégie d'échantillonnage, il convient d'élaborer certaines recommandations pertinentes à la mise en place d'un plan d'échantillonnage. Nous avons montré qu'il était très délicat de faire un choix judicieux lors de la sélection de sites d'échantillonnage. Cette sélection de stations doit être faite en fonction d'un certain nombre de critères. La

stratification, spatiale dans le cas qui nous concerne, est à la base de notre démarche méthodologique. Stratifier un écosystème, c'est identifier des sous-ensembles homogènes de fonctionnement. Combien y-a-t-il de sous-ensembles de fonctionnement dans un écosystème donné? C'est une question à laquelle il n'y a pas de réponse précise, justifiée et définitive. Ce nombre dépend de la perception même que l'écologiste se fait du milieu, de l'échelle d'observation (à la limite l'échelle moléculaire peut être une strate de fonctionnement pertinente), de la saison à laquelle on s'intéresse, etc. A vrai dire on devrait plutôt s'attarder à répondre à la question suivante: combien de sous-ensembles sommes-nous capables d'étudier? Ce nombre peut varier en fonction des objectifs de l'étude, de l'effort pouvant être consenti, des contraintes logistiques de laboratoire et de terrain et de la méthode statistique choisie pour l'analyse des données.

Bien qu'il soit impossible de fixer à l'avance un "nombre magique" de sous-ensembles, on peut penser intuitivement qu'il doit tendre vers un maximum, pour une échelle d'observation donnée. En effet, plus grand sera le nombre de sous-ensembles (ou de stations), plus d'information sera accumulée. Cependant, il arrive un seuil où l'information recueillie devient redondante: l'augmentation du nombre de stations est alors moins informative. Cette frontière entre un nombre insuffisant et excessif de sous-ensembles est très mince; c'est pourquoi nous croyons qu'il sera toujours préférable de pécher par le second que par le premier. Cette recommandation, peu inspirée par la statistique, devrait tout de même se trouver en tête des préoccupations des chercheurs appelés à établir une stratégie d'échantillonnage.

Le principe d'utiliser les sous-ensembles de fonctionnement pour établir un plan d'échantillonnage étant maintenant énoncé, comment établir cette stratification? Dans certains cas elle sera évidente et devra être basée soit sur la physique, soit sur la géomorphologique (par exemple: l'élargissement d'une rivière). Dans ce travail nous avons proposé une série de méthodes, basées sur le groupement agglomératif avec contrainte spatiale, pour établir une stratification d'un écosystème lorsqu'aucune structure n'est apparente. Cette approche multivariable permet de décrire un écosystème dans l'espace en fonction d'un ensemble de variables; elle est objective et permet une définition impartiale des sous-ensembles de fonctionnement de l'écosystème. Notre deuxième

recommandation est donc d'employer des critères objectifs lors de l'élaboration d'un plan d'échantillonnage. Trop souvent l'échantillonnage en écologie a été établi en se basant sur des conceptions subjectives de l'écosystème, qui produisent une image souvent éloignée de la réalité.

La sélection des sites d'échantillonnage à l'intérieur de chaque strate (c'est-à-dire les stations) devrait également faire l'objet d'une étude objective. Nous avons montré qu'il était possible de sélectionner une seule station représentative par sous-ensemble. Pour augmenter la précision de notre plan d'échantillonnage, l'augmentation du nombre de stations pour chaque sous-ensemble pourrait être un atout. Cependant, dans la mesure où l'on a défini des zones homogènes, toutes les stations appartenant à chaque sous-ensemble devraient être relativement semblables et donc l'utilisation de plusieurs stations provenant du même sous-ensemble n'accroît pas nécessairement l'information. Ainsi l'effort effectué à la création des zones homogènes permet de minimiser celui consenti lors de la sélection des stations. En fait, il serait préférable de consacrer plus d'effort à augmenter le nombre de strates qu'à augmenter le nombre de stations par strate.

Cette approche nécessite la connaissance préalable de l'écosystème. Cette connaissance doit être acquise par une (ou des) campagne(s) de "pré-échantillonnage" aussi exhaustive(s) que possible. L'effort d'échantillonnage peut être réduit par la suite, alors qu'à l'inverse il serait plus difficile d'acquérir plus tard l'information qui n'aurait pas été recueillie dès le départ. L'utilité de campagnes de pré-échantillonnage s'est confirmée lors de la réalisation du programme ECOTHAU. En effet, il aurait été impossible de proposer un plan d'échantillonnage rationnel sans cette première étape. Le pré-échantillonnage doit être la pierre angulaire sur laquelle doit se baser la conception d'une stratégie d'échantillonnage, quelle que soit la taille de l'écosystème. L'accumulation d'information permettant de dégager les échelles des variations spatio-temporelles les plus pertinentes permet de mettre en place une stratégie d'échantillonnage plus efficace pour tester des hypothèses écologiques. Par exemple, le pré-échantillonnage permettra de cerner l'échelle de variation adéquate pour l'étude de la variable à expliquer, et lors de l'échantillonnage l'accent pourra être mis sur les variables explicatives.

Lors de la réalisation de cette recherche, nous avons remarqué que le groupement avec contrainte de contiguïté spatiale a tendance à définir un plus grand nombre de strates, pour le même nombre de stations, lorsque nous prenons en compte un plus grand nombre de variable. Ceci n'est pas un artifice de la méthode, elle correspond à une réalité écologique. Chaque variable que l'on considère lors de la stratification écologique doit posséder un comportement spatio-temporel différent, sinon elle n'est pas d'un grand intérêt. Par conséquent, dans une étude multidisciplinaire où un grand nombre de variables sont étudiées, la stratification est souvent très complexe. De cette stratification plus complexe, résultera un plan d'échantillonnage plus lourd, mais permettant de prendre en compte l'échelle de variation de chacun des compartiments écologique. Cet échantillonnage plus lourd est le prix à payer pour une telle approche; cependant ce prix, ou plutôt cet investissement, sera largement rentabilisé par une connaissance simultanée des différents compartiments écologiques.

Cette connaissance "pluri-compartimentale" permettra une plus vaste compréhension de l'écosystème. C'est là notre dernière recommandation: aborder la réalisation d'un programme d'échantillonnage dans une optique permettant une utilisation simultanée de plusieurs compartiments. L'étude du phytoplancton est, en soi, intéressante mais pouvoir relier les résultats de ce compartiments avec les compartiments (ex: sels nutritifs, zooplancton, etc.) optimise une information recueillie à grand frais.

BIBLIOGRAPHIE

- Addicott, J. F., Aho, J. M., Antolin, M. F., Padilla, D.K., Richardson, J. S. and Soluk, D. A., 1987. Ecological neighborhoods: scaling environmental patterns. *Oikos* 49: 340-346.
- Amanieu, M., Legendre, P., Troussellier, M. et Frisoni, G.-F., 1989. Le programme ÉCOTHAU: théorie écologique et base de la modélisation. *Océanologica Acta* 12: 189-199.
- Aminot, A. et Chaussepied, M., 1983. Manuel des analyses chimiques en milieu marin. Centre National pour l'Exploitation des Océans, Paris.
- Anderberg, M. R., 1973. Cluster analysis for applications. Academic Press, New- York.
- Bach, C.E., 1984. Plant spatial pattern and herbivore population dynamics: plant factors affecting the movement patterns of a tropical cucurbit specialist (*Acalymma innubum*). *Ecology* 65: 175-180.
- Berland, B. R., Bonin, D. J., et Maestrini, S. Y., 1980. Azote ou phosphore? Considérations sur le paradoxe nutritionnel de la mer Méditerranée. *Oceanologica Acta* 3: 135-142.
- Bigwood, D. W. et Inouye, D. W., 1988. Spatial pattern analysis of seed banks: an improved method and optimized sampling. *Ecology*. 69: 497-507.
- Brunel, J., 1970. Le phytoplancton de la baie des Chaleurs, 2^e édition. Les Presses de l'Université de Montréal, Montréal. 365 p.
- Burkhart, H. E., Stuck, R. D., Leuschner, W. A. and Reynolds, M. R., 1978. Allocating inventory resources for multiple-use planning. *Canadian journal of forestry research*. 8: 100-110.
- Caraco, N, Tamse, A., Boutros, O., Valiela, I., 1987. Nutrients limitation of phytoplankton growth in brackish coastal ponds. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 44: 473-476.
- Caraco, N., 1988. What is the mechanism behind the seasonal switch between N and P limitation in estuaries? *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 45: 381-383.
- Casellas, C., Pena, G., Picot, B., Illes, S., Bontoux, J., 1989. Structure spatiale des sels nutritifs au sein d'un écosystème lagunaire: l'Etang de Thau. *Water Res.*, soumis.

- Cauwet, G., 1984. Automatic determination of dissolved organic carbon in sea water in the sub-parts per million range. *Marine Chemistry*. 14: 297-306.
- Cicéri, M.-F., Marchand, B. et Rimbart, S., 1977. Introduction à l'analyse de l'espace. Collection de géographie applicable. Masson, Paris.
- Cliff, A. D. et Ord, J. K., 1981. *Spatial processes: models and applications*. Pion Limited, London.
- Cochran, F., 1977. *Sampling techniques*. 3rd. edition. John Wiley & Sons, New-York, 413p.
- Dajoz, R., 1974. *Dynamique des populations*. Masson, Paris, 301p.
- Dauta, A. et Capblancq, J., 1985. Simulation numérique de la dynamique du phytoplancton dans une succession de réservoirs à faible temps de rétention sur la rivière Lot. *Annals Limnol.* 21: 203-212.
- David, A., 1971. Relation trophique entre le plancton, les huîtres d'élevage et les ciones épibiontes (étang de Thau). *Bull. Inst. Scient. Tech. Pêches marit.*, 201, 15p.
- David, M., 1977. Geostatistical ore reserve estimation. *Developments in Geomathematics*, 2. Elsevier Scientific Publ. Co., Amsterdam.
- Dufour, P., 1984. Production primaire d'une lagune tropicale (Ebrié, Côte d'Ivoire). Facteurs naturels et anthropiques. Thèse Doct. Etat, Univ. Paris VI : 164 p.
- ECOTHAU, 1986. Programme de recherches intégrées sur l'étang de Thau. Laboratoire d'Hydrobiologie Marine et Continentale, U.S.T.L., Université de Montpellier II, Montpellier, 86p.
- D'Élia, C. F., Sanders, J. G. et Boynton, W. R., 1986. Nutrients enrichment studies in a coastal plain estuary: phytoplankton growth in large-scale, continuous cultures. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 43: 397-406.
- Elrifi, I. R. Turpin, D. H., 1987. Short-term physiological indicators of N deficiency in phytoplankton: a unifying model. *Marine Biology* 96: 425-432.

- Felsenstein, J., 1976. The theoretical population genetics of variable selection and migration. *Annual Review of Genetic*. 10: 253-280.
- Fiala, M., 1972-73. Etudes physico-chimiques des eaux et des sédiments de l'étang de Bages-Sigean (Aude). *Vie Milieu*, 23: 21-50.
- Fisher, T. R., Harding, L. W. jr., Stanley, D. W. et Ward, L. G., 1988. Phytoplankton, nutrients and turbidity in Chesapeake, Delaware and Hudson estuaries. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 27: 61-93.
- Fortin, M.-J., 1985. Analyse spatiale de la répartition des phénomènes écologiques: méthodes d'analyse spatiale, théorie de l'échantillonnage. Mémoire de Maîtrise ès Sciences, Université de Montréal, 154p.
- Fortin, M.-J., Drapeau, P. et Legendre, P., 1989. Spatial autocorrelation and sampling design in plant ecology. *Vegetatio* 83: 209-222.
- Fréchette, M. et Legendre, L., 1982. Phytoplankton photosynthetic response to light in an internal tide dominated environment. *Estuaries* 5: 287-293.
- Frisoni, G.-F., 1984. Contribution à l'étude du phytoplancton dans le domaine paralytique. Thèse doc. Ing. option Ecologie aquatique. Université des Sciences et Techniques du Languedoc, Université de Montpellier II, France. 171 p.
- Frisoni, G.-F., 1987. L'influence du bassin versant sur le fonctionnement des lagunes méditerranéennes, concepts d'eutrophisation et de confinement. Exemple d'application: l'étang de Santa Givlia (Corse). *Bull. Ecol.* 18 (2), 187: 169-175.
- Frisoni, G.-F. et Dutrieux, E., 1990. Etude d'impact des effluents de la station de lagunage de Mèze sur une lagune littorale: étang de Thau. Ministère de l'Environnement (France). Service de la Recherche, des Etudes et du Traitement de l'Information sur l'Environnement, 125p. et annexe.
- Frisoni, G.-F. et Vaultot D., 1981. Primary productivity and nutrients in some Mediterranean lagoons: general processes and empirical relationships. *Proceedings of the International Symposium on Coastal Lagoons, UNESCO, Bordeaux, France, September 1981.*

- Frontier, S., 1982. Choix et contraintes de l'échantillonnage écologique. pp 15-62 *In*. Stratégies d'échantillonnage en écologie. S. Frontier (ed.). Masson, Paris et Les Presses de l'Université de Laval-Québec. Collection d'écologie, numéro 17.
- Gold, H. J., 1977. Mathematical modelling of biological systems: an introductory guidebook. Wiley, New York.
- Gower, J. C., 1966. Some distance properties of latent root and vector methods used in multivariate analysis. *Biometrika* 53:325-338.
- Gower, J. C., 1971. A general coefficient of similarity and some of its properties. *Biometrics* 27: 857-871.
- Gower, J. C., 1966. Some distance properties of latent root and vector methods used in multivariate analysis. *Biometrika* 53: 325-33.
- Green, 1979. Sampling design and statistical methods for environmental biologist. John Wiley & sons. New York. p.257.
- Guélorget, O., Perthuisot, J.-P., 1983. Le domaine paraliq. Expressions géologiques, biologiques et économiques du confinement. *Trav. Lab. Geol. ENS* , 16: 136 p.
- Hansen, M. H., Hurwitz, W. N. et Madow W. G., 1953. Sample survey Methods and theory. Volume II. John Wiley & Sons, Inc New-York, 332p.
- Hassel, M. P. et May, R. M., 1974. Aggregation in predators and insect parasites and its effect on stability. *J. Anim. Ecol.* 43: 567-842.
- Harris, G. P., 1980. Temporal and spatial scales in phytoplankton ecology. Mechanisms, methods, models, and management. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 37: 877-900.
- Hénard, D., 1978. Production primaire d'une lagune méditerranéenne: l'étang de Thau (Hérault), année 1976, Thèse Doct. Ing. , Université de Montpellier. 85 p.
- Huffaker, C. B., 1958. Experimental studies on predation: dispersion factors and predator-prey oscillations. *Hilgardia* 27: 343-383.

- Jarry, V., Ross, P. E., Champoux, L., Sloterdijk, S., Mudroch, A., Couillard, Y. et Lavoie, F., 1985. Répartition spatiale des contaminants dans les sédiments du lac St-Louis (fleuve St-Laurent). *Water Poll. Res. J. of Canada* 20: 75-99.
- Jarry, V., Fiala, M., Frisoni, G.-F., Guy, J., Neveux, J. et Panouse, M., 1990a. A pelagic ecosystem in a Mediterranean lagoon (Étang de Thau). The spatial distribution of phytoplankton. Sous presse dans *Oceanologica Acta*.
- Jarry, V., Frisoni, G.F. et Legendre, P. 1990b. Organisation spatiale et modélisation écologique d'un peuplement de lagune (étang de Thau, France) soumis aux influences marine et continentale. Soumis à *Oceanologica Acta*.
- Jouffre, D., 1990. Étude de l'organisation spatiale du zooplancton dans l'étang de Thau (France) et de l'influence des échanges entre la lagune et la mer. Thèse de doctorat, Université de Montpellier. 243p.
- Journel, A. G. et Hijbregts, C., 1978. *Mining geostatistics*. Academic Press, London.
- Kenkel, N. C., Juhász, P. et Podani, J. 1989. On sampling procedures in population and community ecology. *Vegetation* 83: 195-207.
- Keller, A. A., 1989. Modeling the effects of temperature, light, and nutrients on primary production: An empirical and a mechanistic approach compared. *Limnol. Oceanogr.* 34: 82-95.
- Kokkinakis, S. A. et Wheeler, P. A., 1987. Nitrogen uptake and phytoplankton growth in coastal upwelling regions. *Limnol. Oceanogr.* 32: 1112-1123.
- Laffont, J.-M., 1985. Approche d'une évaluation de l'alimentation des Mollusques en élevage dans l'étang de Thau. DES Univ. Montpellier
- Legendre, P., 1985. The R package for multivariate data analysis. Département de sciences biologiques, Université de Montréal.
- Legendre, P., 1987. Constrained clustering. In: Legendre, P. and Legendre, L. (eds.), *Developments in numerical ecology*. NATO ASI Series, Vol G 14. Springer-Verlag, Berlin: 289-307.

- Legendre, P. et Fortin M.-J., 1989. Spatial pattern and ecological analysis. *Vegetatio* 83: 209-222.
- Legendre, L. et Legendre, P., 1984a. *Écologie numérique*, 2^{ième} éd. Tome 2: La structure des données écologiques. Masson, Paris et les Presses de l'Université du Québec.
- Legendre, P. et Legendre, V., 1984b. Postglacial dispersal of freshwater fishes in the Québec peninsula. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 41: 1781-1802.
- Legendre, P. et Troussellier, M., 1988. Aquatic heterotrophic bacteria: modeling in the presence of spatial autocorrelation. *Limnol. Oceanogr.* 33: 1055-1067.
- Legendre, P., Troussellier, M. et Baleux, B., 1984. Dynamics of pollution-indicator and heterotrophic bacteria in sewage treatment lagoons. *Appl. Environ. Microbiol.* 48: 586-593.
- Legendre, P., Troussellier, M., Jarry, V. et Fortin, M.-J., 1989. Design for simultaneous sampling of ecological variables: from concepts to numerical solutions. *Oikos* 55: 30-42.
- Levin, L. A., 1984. Life history and dispersal patterns in a dense infaunal polychaete assemblage: community structure and response to disturbance. *Ecology* 65: 1185-1200.
- Levin, S. A et Paine, R.T., 1974. Disturbance, patch formation, and community structure. *Proc. Nat. Acad. Sci. U.S.A.* 71: 2744-2747.
- Lung, W.-S. et Paerl, H. S., 1988. Modeling blue-green algal blooms in the lower Neuse river. *Wat. Res.* 22: 895-905.
- MacQueen, J., 1967. Some methods for classification and analysis of multivariate observations. *In* Le Cam, L. M. and Neyman, J. (eds.), *Proceedings of the Fifth Berkeley Symposium on Mathematical Statistics and Probability*, Vol. 1. Univ. of California Press, Berkeley, pp. 281-297.
- Margalef R., 1978. Life-forms of phytoplankton as survival alternatives in an unstable environment. *Oceanol. Acta*, 1: 493-509.

- Margalef R., 1985. From hydrodynamic processes to structure (information) and from information to process, in: *Ecosystem theory for biological oceanography* . Can. Bull. Fish. Aquat. Sci. , 213: 200-220.
- Matheron, G., 1962. *Traité de géostatistique appliquée*. Tome 1. Editions Technip, Paris.
- Matheron, G., 1970. *La théorie des variables régionalisées et ses applications*. Les Cahiers du Centre de Morphologie Mathématique de Fontainebleau, fas. 5, Fontainebleau, 212 p.
- Masbernat, M., 1987. *Etude de l'hydrodynamisme du bassin de Thau par modélisation mathématique*. Service Maritime et de Navigation du Languedoc-Roussillon. Rapport numéro: 322 Eme BCEOM-France, 211p.
- May, R. M., 1974. *Stability and complexity in model ecosystems*, 2nd ed. Princeton Univ. Press, Princeton, New Jersey.
- Millet, B., 1989. *Fonctionnement hydrodynamique du bassin de Thau. Validation écologique d'un modèle numérique de circulation (programme ECOTHAU)*. *Oceanologica Acta* 12: 37-46.
- Moderg, E. G., 1918. *Variation in the horizontal distribution of plankton in Devils Lake, North Dakota*. (Edited by R. T. Young). *Trans. Am. Microsc. Soc.* 37: 239-267.
- Neveux, J. et Panouze, M., 1987. *Spectrofluometric determination of chlorophylls and pheophytins*. *Arch. Hydrobiol.* 109: 567-581.
- Nixon, S. W., 1981b. *Nutrients dynamics, primary production and fisheries yields of lagoons*. *Proceedings of The International Symposium On Coastal Lagoons, UNESCO, Bordeaux, France, september 1981*.
- Nixon, S. W., 1981a. *Remineralization and nutrients cycling in coastal marine ecosystems*. *In* B. J. Neilson and E. Cronim [eds.] *Estuaries and nutrients*, pp. 1111-1138. Humana Press.
- Moran, P. A. P. 1950. *Notes on continuous stochastic phenomena*. *Biometrika* 37:17-23.

- Outin, V., Fiala-Medioni, A. et Colomines, J.-C., 1990. Ecological physiology of oyster *Crassostrea gigas* (Thunberg) in natural conditions of a Mediterranean lagoon. Role in the energy fluxes and impact of populations on the environment. *Soumi à J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*
- Paasche, E. et Erga, S. R., 1987. Phosphorus and nitrogen limitation of phytoplankton in the inner Oslofjord (Norway). *Sarsia* 73: 229-243.
- Pavillard, J., 1905. Recherche sur la flore pélagique de l'étang de Thau. Thèse Doct. Univ., Montpellier
- Pena, G., 1990. Sel nutritifs et micropolluants métalliques dans un écosystème lagunaire: étang de Thau. Thèse de doctorat, Université des Sciences et Techniques du Languedoc, Université de Montpellier II. 143p + annexe.
- Pennock, J. R., 1985. Chlorophyll distributions in the Delaware estuary: regulation by light-limitation. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 21: 711-725.
- Picot, B., Pena, G., Casellas, C., Mancini, P., Bondon, D., Bontoux, J. 1989 Description spatio-temporelle des sels nutritifs au sein d'un écosystème lagunaire : l'Etang de Thau , soumis à *Hydrobiologia*.
- Pielou, E. C., 1977. *Mathematical ecology*, 2nd ed. J. Wiley & Sons, New York.
- Raj, D., 1968. *Sampling theory*. McGraw-Hill book Company, New-York, 302p.
- Redfield, A. C., Ketchum, B. H. et Richards, F. A., 1963. The influence of organisms on the composition of seawater. *In* M. N. Hill [ed.] *The sea*, Vol. 2, pp.26-77. Wiley Interscience, New York.
- Rhyther, J. H. et Dunstan, W. M., 1971. Nitrogen, phosphorus, and eutrophication in coastal marine environments. *Science (Wash. D.C.)* 171: 1008-1013.
- Riemann, B., Nielsen, T. G., Horsted, S. J., Bjørnsen, P. K. et Pock-Steen, J., 1988. Regulation of phytoplankton biomass in estuarine enclosures. *Mar. Ecol. - Prog. Ser.* 48: 205-215.
- Ripley, B.D., 1981. *Spatial statistics*. J. Wiley & Sons, New York.

- Ripley, B.D., 1987. Spatial point pattern analysis in ecology. *In* : Legendre, P. et Legendre, L. (eds.), *Developments in numerical ecology*. NATO ASI Series, Vol. G 14. Springer-Verlag, Berlin, pp. 407-429.
- Robert, J.-M., Maestrini, S. Y., Héral, M., Rincé, Y., Dreno, J.-P., Beker, L., 1982. Enrichissement expérimental d'eaux printanières de claires à huîtres en baie de Bourgneuf (Vendée, France): augmentation de la biomasse et utilisation des éléments nutritifs par les algues unicellulaires. *Hydrobiologia*, 95 : 53-56.
- Sakshaug, E. et Olsen, Y., 1986. Nutrients status of phytoplankton blooms in Norwegian waters and algal strategies for nutrient competition. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 43: 389-396.
- Sanders, J. G., Cibik, S. J., D'Elia C. F. et Boynton, W. R., 1987. Nutrient enrichment studies in a coastal plain estuary: changes in phytoplankton species composition. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 44: 83-90.
- Scherrer, B., 1982. Techniques de sondage en écologie. pp: 63-162. *In*: *Stratégies d'échantillonnage en écologie*. S. Frontier (ed.). Masson, Paris et Les Presses de l'Université de Laval-Québec. Collection d'écologie, 17.
- Scherrer, B., 1984. *Biostatistique*. Gaëtan Morin Editeur, Chicoutimi, Québec, 850p.
- Schindler, D. W., 1977. Evolution of phosphorus limitation in lakes. *Science (Wash. D.C.)* 195: 260-262.
- Sokal, R. R. et Oden, N. L., 1978. Spatial autocorrelation in biology. 1. Methodology. *Biol. J. Linnean Soc.* 10: 199-228.
- Sokal, R. R. et Rohlf, F. J., 1981. Taxonomic congruence in the Leptopodomorpha re-examined. *Syst. Zool.* 30: 309-325.
- Sournia, A., 1982. Form and function in marine phytoplankton. *Biol. Rev.*, 57: 347-394.
- Taylor, P. R. and Littler, M. M., 1982. The role of compensatory mortality, physical disturbance, and substrate retention in the development and organization of a stand-influenced, rocky-intertidal community. *Ecology* 63: 135-146.

- Therriault, J.-C., Lawrence, D. J. et Platt, T., 1978. Spatial variability of phytoplankton turnover in relation to physical processes in a coastal environment. *Limnol. Oceanogr.* 23: 900-911.
- Therriault, J.-C. et Platt, T., 1981. Environmental control of phytoplankton patchiness. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 38: 638-641.
- Thomas, W. H., 1966. Surface nitrogenous nutrients and phytoplankton in the northeastern tropical Pacific Ocean. *Limnol. Oceanogr.* 11: 293-400.
- Thomas, W. H., 1969. Phytoplankton nutrient enrichment experiments off Baja California and the eastern equatorial Pacific Ocean phytoplankton populations. *J. Fish. Res. Board Can.* 26: 1133-1145.
- Thomas, W. H., 1970. Effect of ammonium and nitrate concentration on chlorophyll increase in natural tropical Pacific Ocean. *Limnol. Oceanogr.* 15: 386-394.
- Threlkeld, S. T., 1988. Planktivory and planktivore biomass effects on zooplankton, phytoplankton, and the trophic cascade. *Limnol. Oceanogr.* 33: 1362-1375.
- Tournier, H., Hamon, P.-Y., Landrein, S., 1982. Synthèse des observations réalisées par l'I.S.T.P.M sur les eaux et le plancton de Thau de 1974 à 1980. *Rev. Trav. Inst. Pêches marit.* 45: 283-318.
- Tournier, H. et Pichot, Y., 1987. Répartition de la chlorophylle a dans l'étang de Thau: richesse nutritive pour les mollusques d'élevage. *Rev. Trav. Inst. Pêches marit.* 49: 13-24.
- Tréguer, P., Le Corre, P., 1975. Manuel d'analyses des sels nutritifs dans l'eau de mer. Utilisation de l'Auto-Analyzer II Technicon. U.B.O, 2^oédit.: 110 p.
- Troussellier, M., Baleux, B. et André, P., 1986. Échantillonnage de variables bactériologiques dans les milieux aquatiques. *In GERBAM (éd.), Deuxième colloque international de bactériologie marine. Actes de Colloques no 3, CNRS/IFREMER, Brest, pp. 23-33.*
- Troussellier, M., Legendre, P. et Baleux, B., 1986. Modelling of the evolution of bacterial densities in an eutrophic ecosystem (sewage lagoons). *Microb. Ecol.* 12: 355-379.
- Valiela, I. 1984., *Marine ecological processes.* Springer-Verlag, New York.

- Vaulot D., Frisoni, G.-F., 1986. Phytoplanktonic productivity and nutrients in five Mediterranean lagoons. *Oceanol. Acta*, 9, 57-63.
- Vince, S. et Valiela, I., 1973. The effects of ammonium and phosphate enrichments on chlorophyll *a*, pigment ratios, and species composition of phytoplankton of Vineyard Sound. *Mar. Biol.* 19: 293-400.
- Vincendeau, M.-L., 1986. Impact des produits d'excrétion azotés des huîtres sur la fertilité des eaux des claires ostréicoles. *J. Rech. Océanogr.* 11: 33 - 35.
- Vollenweider, R. A. 1968. Scientific fundamentals of eutrophication of lakes and flowing waters, with particular reference to nitrogen and phosphorus as factors in eutrophication. OECD Tech, Rep. DAS/C51/68.27. Paris. France.
- Webb, K. L. 1988. Comment on "Nutrient limitation of phytoplankton growth in brackish coastal ponds" by Caraco, Tamse, Boutros and Valiela (1987). *Can. J. Fish. Aqua. Sci.* 45:380-381.
- Wilhelm, C., Lemartz-Weiler, I, Wiedmann, I., Wild, A., 1986; The light-harvesting system of a *Micromonas* species (Prasinophyceae): the combination of three different chlorophyll species in one single chlorophyll-protein complex. *Phycologia* , 25 : 304 - 312.
- Zimmerman, R. C., Kremer, J. N. et Dugdale, R. C. 1987. Acceleration of nutrient uptake by phytoplankton in a coastal upwelling ecosystem: A modelling analysis. *Limnol. Oceanogr.* 32: 359-367.

LISTE DES FIGURES

	pages
Figure II.1. (a) Situation générale de l'étang de Thau et de son bassin versant. (b) Les différents secteurs et les tables conchylicoles (zones A, B et C).	8
Figure II.2. Position des 63 stations d'échantillonnage du programme ECOTHAU de 1986-1987.	10
Figure III.1. Chlorophylle <i>a</i> , 17 juin 1986. Carte interpolée par krigeage	21
Figure III.2. Bactérie revévifiable sur milieu nutrient agar Biometrieux™, 6 février 1987.	23
Figure III.3. NO ₃ , 17 juin 1986.	24
Figure III.4. NH ₄ , 17 juin 1986.	26
Figure III.5. Coliformes fécaux, 17 juin 1986.	27
Figure III.6. Position des 20 stations sélectionnées par les quatre méthodes.	29
Figure IV.1. Bathymétrie et répartition spatiale moyenne de la biomasse phytoplanctonique (Chl <i>a</i>) pour les quatre campagnes.	42
Figure IV.2. Cartographie (par interpolation) de chlorophylle <i>a</i> pour les quatre campagnes d'échantillonnage (juin 86, octobre 86, février 87 et mai 87).	44
Figure IV.3. Zonation de l'étang de thau, (a) en fonction de l'énergie tel que définie par Millet 88, (b) en zones homogènes de chlorophylle <i>a</i> moyen par un groupement avec contrainte spatiale.	46
Figure IV.4. Cartographie (groupement avec contrainte spatiale) de la chlorophylle <i>a</i> (mg • m ⁻³) en zones homogènes obtenues pour chacune des quatre campagnes d'échantillonnage (juin 86, octobre 87, février 87 et mai 87).	48
Figure IV.5. Cartographie (groupement avec contrainte spatiale) du rapport Chl <i>c</i> / Chl <i>a</i> en zones homogènes obtenues pour chacune des quatre campagnes d'échantillonnage (juin 86, octobre 87, février 87 et mai 87).	50
Figure IV.6. Cartographie (groupement avec contrainte spatiale) du rapport Chl <i>b</i> / Chl <i>a</i> en zones homogènes obtenues pour chacune des quatre campagnes d'échantillonnage (juin 86, octobre 87, février 87 et mai 87).	52
Figure IV.7. Cartographie (par interpolation) du rapport Chl <i>c</i> / Chl <i>a</i> pour les quatre campagnes d'échantillonnage (juin 86, octobre 86, février 87 et mai 87).	54
Figure IV.8. Cartographie (par interpolation) du rapport Chl <i>b</i> / Chl <i>a</i> pour les quatre campagnes d'échantillonnage (juin 86, octobre 86, février 87 et mai 87).	56

LISTE DES FIGURES (suite)

pages

Figure IV.9. Cartographie (par interpolation) du rapport de l'indice de diversité de Shannon (IS) pour les quatre campagnes d'échantillonnage (juin 86, octobre 86, février 87 et mai 87).	57
Figure IV.10. Cartographie (groupements par agglomération hiérarchique) des peuplements phytoplanctoniques de Thau pour chacune des quatre campagnes d'échantillonnage (juin 86, octobre 86, février 87 et mai 87).	59
Figure IV.11. Cartographie (groupement par agglomération hiérarchique) des peuplements phytoplanctoniques de Thau pour toutes campagnes d'échantillonnage confondues.	64
Figure IV.12. Répartition spatiale des teneurs moyennes en nitrates pour les quatre campagnes.	70
Figure V.1. Schéma du modèle explicatif de la biomasse phytoplanctonique de l'étang de Thau.	82
Figure V.2. Variation (a) de la salinité, (b) du rapport N/P et (c) de la Chl <i>a</i> lors des quatre campagnes d'échantillonnage spatiale.	95
Figure VI.1. Valeur moyenne du % de variance expliquée des plans raisonnés.	111
Figure VI.2. Exemple fictif présentant un effet de la contrainte spatiale sur la stratification et en trois groupes et les valeurs des moyennes pour chacune des zones homogènes.	111

LISTE DES TABLEAUX

	pages
Tableau II.1. Stratégie d'échantillonnage pour les trois échelles temporelles.	9
Tableau II.2. Liste des variables étudiées lors de l'échantillonnage ECOTHAU de 1986-87, N = nombre de bactérie.	12
Tableau III.1. Processus de décision pour la méthode I de sélection.	18
Tableau III.2. Mesure de ressemblance (tau de Kendall) entre les cartes interpolées avec les 63 stations du pré-échantillonnage et les cartes interpolées avec les 20 stations sélectionnées par chacune des quatre méthodes de sélection.	30
Tableau III.3. Comparaison de valeurs de somme des carrés des écarts à la moyenne des variables centrées-réduites.	30
Tableau III.4. Coefficients de variation (en %) des huit variables échantillonnées aux différentes échelles temporelles.	32
Tableau IV.1. Corrélation (taux de Kendall) entre la zonation de l'énergie de Millet (1988) et les valeurs brutes de chlorophylle <i>a</i> pour les quatre campagnes d'échantillonnage.	45
Tableau IV.2. Environnement climatique et hydrodynamique dans les quelques jours précédant chacune des quatre campagnes spatiales.	68
Tableau IV.3. Teneurs moyennes en sels nutritifs pour l'ensemble de l'étang aux quatre campagnes spatiales	69
Tableau IV.4. Teneurs moyennes en chlorophylle <i>a</i> ($\text{mg} \cdot \text{m}^{-3}$) dans les zones conchylicoles.	72
Tableau IV.5. Rapports Chl <i>b</i> / Chl <i>a</i> à l'intérieur et en dehors des zones de parcs.	73
Tableau V.1. Résultats de la modélisation (r^2) des trois variables à expliquer: Chl <i>a</i> , et des rapports Chl <i>b</i> / Chl <i>a</i> et Chl <i>c</i> / Chl <i>a</i> .	88
Tableau VI.1. Résultats en r^2 des modélisations de la Chl <i>a</i> et des rapports Chl <i>b</i> / Chl <i>a</i> et Chl <i>c</i> / Chl <i>a</i> obtenues avec les 62 stations de départ et les différents plans d'échantillonnage de 20 stations pour les campagnes de juin et octobre 1986.	107
Tableau VI.2. Résultats en r^2 des modélisations de la Chl <i>a</i> et des rapports Chl <i>b</i> / Chl <i>a</i> et Chl <i>c</i> / Chl <i>a</i> obtenues avec les 62 stations de départ et les différents plans d'échantillonnage de 20 stations pour les campagnes de juin et octobre 1986.	108
Tableau VI.3. Synthèse des résultats présentés aux tableaux VI.1 et VI.2 (en r^2) portant sur les 62 stations de départ et sur les 20 stations sélectionnées par les six méthodes raisonnées.	109

LISTE DES ANNEXES

pages

Annexe 1. Données en % relatif du phytoplancton pour les quatre campagnes d'échantillonnage (juin 86, octobre 86, février 87 et mai 87) utilisées au chapitre IV.	140
Annexe 2. Données transformées utilisées au chapitre V pour la modélisation de la campagnes de Juin 86.	146
Annexe 3. Données transformées utilisées au chapitre V pour la modélisation de la campagnes d'octobre 86.	148
Annexe 4. Données transformées utilisées au chapitre V pour la modélisation de la campagnes février 87.	150
Annexe 5. Données transformées utilisées au chapitre V pour la modélisation de la campagnes mai 87.	151
Annexe 6. Résultats de la modélisation de la Chl <i>a</i> (chapitre V) pour les campagnes de juin et octobre 86. (* $p \leq 0,05$; ** $p \leq 0,01$; *** $p \leq 0,001$, les signes [- +] indiquent le sens de la relation entre la variable à expliquer et la variable explicative).	153
Annexe 7. Résultats de la modélisation de la Chl <i>a</i> (chapitre V) pour les campagnes de février et mai 87. (* $p \leq 0,05$; ** $p \leq 0,01$; *** $p \leq 0,001$, les signes [- +] indiquent le sens de la relation entre la variable à expliquer et la variable explicative).	154
Annexe 8. Résultats de la modélisation du rapport Chl <i>c</i> / Chl <i>a</i> (chapitre V) pour les campagnes de juin et octobre 86. (* $p \leq 0,05$; ** $p \leq 0,01$; *** $p \leq 0,001$, les signes [- +] indiquent le sens de la relation entre la variable à expliquer et la variable explicative).	155
Annexe 9. Résultats de la modélisation du rapport Chl <i>c</i> / Chl <i>a</i> (chapitre V) pour les campagnes de février et mai 87. (* $p \leq 0,05$; ** $p \leq 0,01$; *** $p \leq 0,001$, les signes [- +] indiquent le sens de la relation entre la variable à expliquer et la variable explicative).	156
Annexe 10. Résultats de la modélisation du rapport Chl <i>b</i> / Chl <i>a</i> (chapitre V) pour les campagnes de juin et octobre 86. (* $p \leq 0,05$; ** $p \leq 0,01$; *** $p \leq 0,001$, les signes [- +] indiquent le sens de la relation entre la variable à expliquer et la variable explicative).	157
Annexe 11. Résultat de la modélisation du rapport Chl <i>b</i> / Chl <i>a</i> (chapitre V) pour les campagnes de février et mai 87. (* $p \leq 0,05$; ** $p \leq 0,01$; *** $p \leq 0,001$, les signes [- +] indiquent le sens de la relation entre la variable à expliquer et la variable explicative).	158
Annexe 12. Stations sélectionnées obtenues par les différentes méthodes proposées dans le chapitre IV.	159
Annexe 13. Position des 20 stations sélectionnées en utilisant le groupement avec contrainte spatiale et la matrice A telle que présentée au chapitre VI.	160
Annexe 14. Position des 20 stations sélectionnées en utilisant le groupement avec contrainte spatiale et la matrice B telle que présentée au chapitre VI.	161

LISTE DES ANNEXES (suite)

	pages
Annexe 15. Position des 20 stations sélectionnées en utilisant le groupement avec contrainte spatiale et la matrice C telle que présentée au chapitre VI.	162
Annexe 16. Position des 20 stations sélectionnées en utilisant le groupement sans contrainte spatiale et la matrice C telle que présentée au chapitre VI.	163
Annexe 17. Position des 20 stations sélectionnées en utilisant le groupement avec contrainte spatiale et la matrice D - Chl <i>a</i> telle que présentée au chapitre VI.	164
Annexe 18. Position des 20 stations sélectionnées en utilisant le groupement sans contrainte spatiale et la matrice D - Chl <i>a</i> telle que présentée au chapitre VI.	165
Annexe 19. Position des 20 stations sélectionnées en utilisant le groupement avec contrainte spatiale et la matrice D - Chl <i>b</i> / Chl <i>a</i> telle que présentée au chapitre VI.	166
Annexe 20. Position des 20 stations sélectionnées en utilisant le groupement sans contrainte spatiale et la matrice D - Chl <i>b</i> / Chl <i>a</i> telle que présentée au chapitre VI.	167
Annexe 21. Position des 20 stations sélectionnées en utilisant le groupement avec contrainte spatiale et la matrice D - Chl <i>c</i> / Chl <i>a</i> telle que présentée au chapitre VI.	168
Annexe 22. Position des 20 stations sélectionnées en utilisant le groupement sans contrainte spatiale et la matrice D - Chl <i>c</i> / Chl <i>a</i> telle que présentée au chapitre VI.	169
Annexe 23. Position des 20 stations sélectionnées en utilisant le plan systématique 1 tel que présenté au chapitre VI.	170
Annexe 24. Position des 20 stations sélectionnées en utilisant le plan systématique 2 tel que présenté au chapitre VI.	171
Annexe 25. Position des 20 stations sélectionnées en utilisant le plan systématique 3 tel que présenté au chapitre VI.	172
Annexe 26. Position des 20 stations sélectionnées en utilisant le plan systématique 4 tel que présenté au chapitre VI.	173
Annexe 27. Position des 20 stations sélectionnées en utilisant le plan systématique 5 tel que présenté au chapitre VI.	174

Campagne et station	<i>Coscinodiscus granii</i>	<i>Chaetoceros decipiens</i>	<i>Cyclotella</i> sp.	<i>Rhizosolenia setigera</i>
Juin 86 station 2	0	0	0	0.73
Juin 86 station 6	0	0	0	0
Juin 86 station 8	0	4.22	0	0.6
Juin 86 station 14	0	69.12	0	1
Juin 86 station 16	0	45.63	0	0.83
Juin 86 station 23	0	38.69	0	3.34
Juin 86 station 25	0	12.09	0	5.01
Juin 86 station 31	0	0.35	0	10.93
Juin 86 station 33	0	7.83	0	6.02
Juin 86 station 35	0	0	0	0
Juin 86 station 42	0	27.31	0	3.84
Juin 86 station 44	0	45.54	0	0.001
Juin 86 station 51	0	45.35	0	7.03
Juin 86 station 53	0	4.15	0	13.46
Juin 86 station 55	0	47.83	0	2.61
Juin 86 station 62	0	1.59	0	2.62
Octobre 86 station 6	0	0	0	0
Octobre 86 station 8	0	0	0	0
Octobre 86 station 14	0.07	0	0	0
Octobre 86 station 16	0	0	0	0
Octobre 86 station 23	0	0	4.24	0
Octobre 86 station 25	0	0	0.001	0
Octobre 86 station 31	0.2	0.001	5.12	0
Octobre 86 station 33	0	0	2.5	0
Octobre 86 station 35	0	0	0	0
Octobre 86 station 42	0.22	0	0	0
Octobre 86 station 44	0.001	0	0	0
Octobre 86 station 51	0.25	0	0	0
Octobre 86 station 53	0.2	0.13	0	0
Octobre 86 station 55	0.001	0.29	0	0.14
Octobre 86 station 62	0.13	0	0	0
Février 87 station 2	0.38	0	0	0
Février 87 station 6	0.25	0	0	0
Février 87 station 8	0.37	0	0	0
Février 87 station 14	0.2	0	0	0
Février 87 station 16	0.48	0	0	0
Février 87 station 23	0.001	0	0	0
Février 87 station 25	0.49	0	0	0
Février 87 station 31	0.001	0	0	0
Février 87 station 33	0.001	0	0	0
Février 87 station 35	0.22	0	0	0
Février 87 station 42	0.001	0	0	0
Février 87 station 44	0.92	0	0	0
Février 87 station 51	13.72	0	0	0
Février 87 station 53	0.001	0	0	0
Février 87 station 55	0.001	0	0	0
Février 87 station 62	0.001	0	0	0
Mai 87 station 2	0	0	0	0
Mai 87 station 6	0	0	0	0
Mai 87 station 8	0	0	0	0
Mai 87 station 14	0	7	0	0
Mai 87 station 16	0	25.4	0	0
Mai 87 station 23	0.001	72.8	0	0
Mai 87 station 25	0	26.2	0	0
Mai 87 station 31	0	57.1	0	0
Mai 87 station 33	0	67.3	0	0
Mai 87 station 35	0	0	0	0
Mai 87 station 42	0.001	77.7	0	0
Mai 87 station 44	0	57	0	0
Mai 87 station 51	0	81.4	0	0
Mai 87 station 53	0	70.7	0	0
Mai 87 station 55	0	68.5	0	0
Mai 87 station 62	0	22.5	0	0

Campagne et station	<i>Skeletonema costatum</i>	<i>Amphora sp.</i>	<i>Navicula sp.</i>	Naviculae Ind.
Juin 86 station 2	0	0	1.09	0
Juin 86 station 6	0	0	0.04	0
Juin 86 station 8	4.68	0.15	0.75	0
Juin 86 station 14	0	0	0	0
Juin 86 station 16	0	0	1.39	-9
Juin 86 station 23	0.001	0	0.24	0
Juin 86 station 25	0	0	1.18	-9
Juin 86 station 31	0	0	0	0
Juin 86 station 33	0	0	0.6	0
Juin 86 station 35	0	0	0.44	-9
Juin 86 station 42	2.49	0	0.1	0
Juin 86 station 44	2.6	0	1.12	0
Juin 86 station 51	6.97	0	0.13	0
Juin 86 station 53	0.001	0	0.17	0
Juin 86 station 55	0	0	6.09	0
Juin 86 station 62	0.001	0	0.23	0
Octobre 86 station 6	0	0	1.15	0.69
Octobre 86 station 8	0	0	0.12	0
Octobre 86 station 14	0	0	0.14	0
Octobre 86 station 16	0	0	0.86	0
Octobre 86 station 23	0	0	0.001	0
Octobre 86 station 25	0	0	6.78	0
Octobre 86 station 31	0	0	0.2	0
Octobre 86 station 33	0	0	0	0
Octobre 86 station 35	0	0	0.13	0
Octobre 86 station 42	0	0	0.22	0
Octobre 86 station 44	0	0	0.001	0
Octobre 86 station 51	0	0	0.17	0
Octobre 86 station 53	0	0	0.13	0
Octobre 86 station 55	0	0	0.29	0
Octobre 86 station 62	0	0	0.26	0
Février 87 station 2	99.62	0	0	0
Février 87 station 6	97.21	0	0	0
Février 87 station 8	94.42	0	0	0
Février 87 station 14	93.84	0	0	0
Février 87 station 16	80.95	0	0.48	0
Février 87 station 23	91.14	0	0	0
Février 87 station 25	69.63	0	0	0
Février 87 station 31	64.32	0	0	0
Février 87 station 33	61.56	0	0.21	0
Février 87 station 35	40.18	0	0	0
Février 87 station 42	59.27	0	0	0
Février 87 station 44	53.82	0	0.61	0
Février 87 station 51	62.35	0	0.16	0.001
Février 87 station 53	43.76	0	0.001	0
Février 87 station 55	15.67	0	0.01	0
Février 87 station 62	17.86	0	1.79	0
Mai 87 station 2	0	0	0	0
Mai 87 station 6	0	7.6	0	0
Mai 87 station 8	0	0	0.001	0
Mai 87 station 14	0	0	0.001	0
Mai 87 station 16	0	0	0	0.001
Mai 87 station 23	0	0	0	0.7
Mai 87 station 25	0	0	0	0.001
Mai 87 station 31	0	0	0	0
Mai 87 station 33	0	0	0	0
Mai 87 station 35	0	0	0.001	0.001
Mai 87 station 42	0	0	0	0
Mai 87 station 44	0	0	0.001	0.001
Mai 87 station 51	0	0	0	0.001
Mai 87 station 53	0	0.001	0	0
Mai 87 station 55	0	0	0	0
Mai 87 station 62	0	0	0	6.5

Campagne et station	<i>Nitzschia pungens</i>	<i>Nitzschia closterium</i>	<i>Nitzschia delicatissima</i>	<i>Grammatophora marina</i>
Jun 86 station 2	0.8	0.36	0	0
Jun 86 station 6	0.08	0.06	0	0
Jun 86 station 8	0.45	0.3	0.6	0
Jun 86 station 14	3.18	0.27	1.36	0
Jun 86 station 16	1.25	0.28	0.97	0
Jun 86 station 23	9.95	0.32	3.26	0
Jun 86 station 25	2.65	3.31	0.29	0
Jun 86 station 31	11.82	0.53	0.35	0
Jun 86 station 33	10.54	1.61	2.31	0
Jun 86 station 35	0	0.99	0	0.55
Jun 86 station 42	5.5	0	9.14	0
Jun 86 station 44	2.7	1.77	8.18	0
Jun 86 station 51	3.1	0	7.96	0
Jun 86 station 53	13.29	6.46	0.66	0
Jun 86 station 55	16.56	5.36	0.001	2.61
Jun 86 station 62	0.23	2.85	0.68	0
Octobre 86 station 6	0	0	0	0.92
Octobre 86 station 8	0	0	0	0
Octobre 86 station 14	0.001	0	0	0
Octobre 86 station 16	0	0	0	0.001
Octobre 86 station 23	1.69	0.001	0	0
Octobre 86 station 25	0	0	0	0.001
Octobre 86 station 31	0.001	0	0	0
Octobre 86 station 33	0	0	0	0
Octobre 86 station 35	0	0	0	0
Octobre 86 station 42	0.44	0	0	0
Octobre 86 station 44	0	0	0	0
Octobre 86 station 51	0.001	0	0	0
Octobre 86 station 53	0	0	0	0
Octobre 86 station 55	0	0	0	0
Octobre 86 station 62	0	0.39	0	0
Février 87 station 2	0	0	0	0
Février 87 station 6	0	0	0	0
Février 87 station 8	0	0	0	0
Février 87 station 14	0	0	0	0
Février 87 station 16	0	0.001	0	0
Février 87 station 23	0	0	0	0
Février 87 station 25	0.001	0.001	0	0
Février 87 station 31	0	0.15	0	0
Février 87 station 33	0	0	0	0
Février 87 station 35	0	0.45	0	0
Février 87 station 42	0.1	0	0	0.001
Février 87 station 44	0.001	0.001	0	0.001
Février 87 station 51	0	0	0	0.001
Février 87 station 53	0	0	0	0.001
Février 87 station 55	0	0	0	0.001
Février 87 station 62	0	0	0	0
Mai 87 station 2	0	0	0	0
Mai 87 station 6	0.001	7.6	0	0
Mai 87 station 8	0	0.001	0	0
Mai 87 station 14	0	0	0	0
Mai 87 station 16	0	0	0	0
Mai 87 station 23	1.9	0	0.001	0
Mai 87 station 25	0.001	8.8	0	0
Mai 87 station 31	0.001	0	0	0
Mai 87 station 33	0	0.001	0	0
Mai 87 station 35	0	0	0	0
Mai 87 station 42	0.001	1	0	0
Mai 87 station 44	0	0	0	14.5
Mai 87 station 51	0.001	0	0	0
Mai 87 station 53	0.001	0.001	0	0
Mai 87 station 55	0	0	0	0
Mai 87 station 62	3.2	0	0	0

Campagne et station	<i>Surirella sp.</i>	<i>Thalassionema nitzschooides</i>	<i>Amphidinium so.</i>	<i>Gymnodinium sp.</i>
Jun 86 station 2	0	0.001	0	2.55
Jun 86 station 6	0	0.06	0	0.1
Jun 86 station 8	0	1.06	0.15	1.36
Jun 86 station 14	0	4.18	0.73	2.18
Jun 86 station 16	0	0.55	0.14	1.11
Jun 86 station 23	0	6.61	0.64	2.23
Jun 86 station 25	0.29	0.29	0	1.8
Jun 86 station 31	0	7.23	0	6.17
Jun 86 station 33	0	6.53	0.3	4.92
Jun 86 station 35	0.22	0	0.11	2.09
Jun 86 station 42	0	3.01	0.1	2.7
Jun 86 station 44	0	1.49	0.37	2.32
Jun 86 station 51	0	2.15	0.25	2.66
Jun 86 station 53	0	4.82	0.66	10.47
Jun 86 station 55	0.001	8.7	0	2.61
Jun 86 station 62	0.11	1.03	0.57	4.56
Octobre 86 station 6	0.46	0	10.8	11.49
Octobre 86 station 8	0.001	0	0.47	2.83
Octobre 86 station 14	0.07	0.14	0.14	3.39
Octobre 86 station 16	0	0	0.86	8.62
Octobre 86 station 23	0	0.42	0	16.1
Octobre 86 station 25	0	0.001	0	13.56
Octobre 86 station 31	0	0.001	0.2	8.46
Octobre 86 station 33	0	0.001	3.93	8.21
Octobre 86 station 35	0	0	0	0.13
Octobre 86 station 42	0.11	0	0.33	3.65
Octobre 86 station 44	0	0	0	3.28
Octobre 86 station 51	0	0	0.001	0.17
Octobre 86 station 53	0	0	0.001	0.85
Octobre 86 station 55	0	0	0	1.72
Octobre 86 station 62	0.14	0	0.001	2.75
Février 87 station 2	0	0	0	0
Février 87 station 6	0.25	0.25	0	0
Février 87 station 8	0	0	0	0.001
Février 87 station 14	0.07	0	0	0
Février 87 station 16	0.24	0.001	0	0
Février 87 station 23	0	0.001	0	0
Février 87 station 25	0	0	0	0.001
Février 87 station 31	0.15	0	0	0
Février 87 station 33	0	0	0	0.001
Février 87 station 35	0	0	0	0
Février 87 station 42	0	0.1	0	0
Février 87 station 44	0	0.001	0	0
Février 87 station 51	0.001	0	0	0
Février 87 station 53	0	0	0	0
Février 87 station 55	0	0	0	0
Février 87 station 62	0	0	0	0
Mai 87 station 2	0	0	0	0.001
Mai 87 station 6	0	0	0	0
Mai 87 station 8	5	0	0	5
Mai 87 station 14	0	0	0.001	2
Mai 87 station 16	0	0	0	0
Mai 87 station 23	0.001	0	0	0.7
Mai 87 station 25	0	0.001	0	0
Mai 87 station 31	0	0	0	1.6
Mai 87 station 33	0	0	0	1.6
Mai 87 station 35	0	0	0	1.1
Mai 87 station 42	0	0	0	0
Mai 87 station 44	0	0	0	0
Mai 87 station 51	0.7	0	0	0.6
Mai 87 station 53	0	0	0	0.001
Mai 87 station 55	0	0	0	0
Mai 87 station 62	0	0	0	0.001

Campagne et station	<i>Gyrodinium sp.</i>	<i>Peridinium quinquecorne</i>	<i>Peridinium trochoideum</i>	<i>Prorocentrum scutellum</i>
Juin 86 station 2	2.55	2.91	1.45	0.36
Juin 86 station 6	0.05	0.001	0	0.07
Juin 86 station 8	0.9	0.3	0.6	0
Juin 86 station 14	0	0	0	0
Juin 86 station 16	0	0.69	0.28	0.001
Juin 86 station 23	0.64	0.08	5.1	0
Juin 86 station 25	0	1.18	0.001	0
Juin 86 station 31	1.23	0.18	1.41	0
Juin 86 station 33	0.1	0	0.4	0
Juin 86 station 35	0.22	0	0	0.22
Juin 86 station 42	0.73	0.001	0.62	0.001
Juin 86 station 44	0	0	0.28	0
Juin 86 station 51	0.76	0	1.14	0.19
Juin 86 station 53	1.5	0.17	2.82	0.17
Juin 86 station 55	0	0.001	0	0.001
Juin 86 station 62	0.8	1.48	1.14	14.53
Octobre 86 station 6	13.1	2.07	0.001	0.69
Octobre 86 station 8	1.89	0	0	0
Octobre 86 station 14	0.34	0.61	0.001	0
Octobre 86 station 16	0.001	2.59	0	0
Octobre 86 station 23	0	0.85	0	0
Octobre 86 station 25	0	0.001	0	0
Octobre 86 station 31	0.59	0.001	0	0
Octobre 86 station 33	1.43	0.001	0	0
Octobre 86 station 35	0.26	1.05	0.001	0
Octobre 86 station 42	0.44	0.11	0.001	0
Octobre 86 station 44	0	0	0	0
Octobre 86 station 51	0.17	0.08	0	0.08
Octobre 86 station 53	0.13	0.07	0	0
Octobre 86 station 55	0.001	0.001	0	0
Octobre 86 station 62	0.92	0.18	0.26	0
Février 87 station 2	0	0	0	0
Février 87 station 6	0	0	0	0
Février 87 station 8	0	0	0	0
Février 87 station 14	0	0	0	0
Février 87 station 16	0	0	0.71	0
Février 87 station 23	0	0	0	0
Février 87 station 25	0	0	0	0
Février 87 station 31	0	0	0	0
Février 87 station 33	0	0	0.21	0
Février 87 station 35	0	0	0	0
Février 87 station 42	0	0	5.35	0
Février 87 station 44	0	0	2.45	0
Février 87 station 51	0	0	0	0
Février 87 station 53	0	0	6.17	0
Février 87 station 55	0	0	5.47	0
Février 87 station 62	0	0	0	0
Mai 87 station 2	0	0.001	0	0
Mai 87 station 6	0.001	0.001	0	0
Mai 87 station 8	0	0.001	0	0
Mai 87 station 14	0	0.001	3.5	0
Mai 87 station 16	0	0.001	0	0
Mai 87 station 23	0	0	0.7	0
Mai 87 station 25	0	0	8.8	0
Mai 87 station 31	0	0	0.001	0
Mai 87 station 33	0	0	0.001	0
Mai 87 station 35	0	22.3	0.4	0
Mai 87 station 42	0	0	0	0
Mai 87 station 44	0	0.001	0.001	0
Mai 87 station 51	0	0	0.6	0
Mai 87 station 53	0	0	1.8	0
Mai 87 station 55	0	0	0.001	0
Mai 87 station 62	0	32.3	0	0

Campagne et station	<i>Eutrepsella sp.</i>	<i>Anaebena sp.</i>	Chlorophycées	Cryptophycées
Jun 86 station 2	33.82	0	0	51.64
Jun 86 station 6	0.03	0.2	98.17	1.38
Jun 86 station 8	4.83	0	6.33	56.41
Jun 86 station 14	0.18	0	2.72	11.26
Jun 86 station 16	0.14	0	10.54	28.57
Jun 86 station 23	3.66	0	5.89	11.31
Jun 86 station 25	0.88	4.71	17.11	41.89
Jun 86 station 31	1.41	0	19.4	28.22
Jun 86 station 33	0.3	0	14.46	38.96
Jun 86 station 35	1.21	11.54	7.84	74
Jun 86 station 42	1.77	0	16.72	14.54
Jun 86 station 44	0.37	0	18.96	10.22
Jun 86 station 51	0.19	0	3.17	6.97
Jun 86 station 53	1.16	0	15.95	11.96
Jun 86 station 55	0	0	0.87	0
Jun 86 station 62	3.19	0	30.75	22.21
Octobre 86 station 6	0.001	0	12.87	45.52
Octobre 86 station 8	0.001	0	19.6	75.09
Octobre 86 station 14	0.2	0	13.43	81.28
Octobre 86 station 16	1.72	0	25.86	58.62
Octobre 86 station 23	0.001	0	26.67	49.15
Octobre 86 station 25	0	0	38.98	40.68
Octobre 86 station 31	0.2	0	23.23	61.22
Octobre 86 station 33	0.36	0	14.64	67.5
Octobre 86 station 35	0.26	0	6.28	91.62
Octobre 86 station 42	0.44	0	30.53	62.17
Octobre 86 station 44	0	0	29.51	67.21
Octobre 86 station 51	0.75	0	27.62	70.55
Octobre 86 station 53	1.05	0	17.16	79.9
Octobre 86 station 55	0.43	0	30.04	66.67
Octobre 86 station 62	0.13	0	14.42	79.42
Février 87 station 2	0	0	0.001	0.001
Février 87 station 6	0	0	0.25	1.02
Février 87 station 8	0	0	0.37	4.83
Février 87 station 14	0	0	0.6	4.97
Février 87 station 16	0	0	0.24	16.43
Février 87 station 23	0	0	0	8.6
Février 87 station 25	0	0	1.48	27.41
Février 87 station 31	0.001	0	1.68	33.69
Février 87 station 33	0	0	2.32	35.48
Février 87 station 35	0	0	4.46	54.46
Février 87 station 42	0	0	0.19	34.61
Février 87 station 44	0.001	0	1.83	40.06
Février 87 station 51	0.31	0	9.35	13.41
Février 87 station 53	0	0	0	49.93
Février 87 station 55	0.25	0	0.5	78.11
Février 87 station 62	0	0	2.68	77.68
Mai 87 station 2	6.2	0	79.2	14.6
Mai 87 station 6	0.001	0	38.5	46.2
Mai 87 station 8	5	0	35	50
Mai 87 station 14	3.5	0	31.8	51.2
Mai 87 station 16	2.7	0	43.2	48.7
Mai 87 station 23	0	0	8.6	13.2
Mai 87 station 25	12.6	0	0.001	43.6
Mai 87 station 31	0.001	0	27	14.3
Mai 87 station 33	0.001	0	14.8	12.3
Mai 87 station 35	45.3	0	11.6	18.5
Mai 87 station 42	2	0	9.2	7.1
Mai 87 station 44	0.001	0	28.5	0
Mai 87 station 51	0	0	3.9	12.2
Mai 87 station 53	0	0	8.2	13.8
Mai 87 station 55	2.6	0	5.2	21.1
Mai 87 station 62	0	0	6.5	25.8

Annexe 2. Données transformées utilisées au chapitre V pour la modélisation de la campagne de juin 86.

Station	ln(1+chl-a)	ln(1+chl-b/a)	ln(1+chl-c/a)	√C.O.D.	ln(1+N/P)	√Distance aux	Distance aux canaux	ln(1+Biomasse du
						tables conchyliques	de Sète	
1	0.747	0.188	0.104	1.755	1.525	10.392	17	8.546
2	0.642	0.199	0.086	1.806	1.379	8.307	16	8.378
3	0.85	0.191	0.113	1.766	2.058	8.307	15	9.112
4	0.588	0.215	0.086	1.836	2.169	6.403	14	8.939
5	0.531	0.186	0.095	1.794	0.872	5.196	15	8.608
6	1.954	0.157	0.077	1.96	1.165	6.708	15	11.855
7	0.815	0.066	0.131	1.746	1.651	8.485	13	9.165
8	0.599	0.199	0.095	1.83	1.083	5.657	14	9.684
9	0.599	0.229	0.104	1.892	1.311	1.414	14	7.55
10	0.742	0.05	0.122	1.738	0.98	9.849	13	9.365
11	0.967	0.047	0.113	1.688	0.832	7.55	13	10.817
12	0.588	0.142	0.104	1.726	1.51	4.243	12	9.766
13	0.663	0.182	0.086	1.78	0.933	5.196	13	10.766
14	1.215	0	0.122	1.658	1.027	9.055	12	9.834
15	0.859	0.055	0.122	1.709	0.537	6.325	11	10.08
16	0.94	0.073	0.122	1.643	0.409	7.211	11	9.308
17	0.88	0.088	0.113	1.783	0.708	6.856	13	8.937
18	1.235	0.023	0.131	1.679	0.971	8.602	11	10.684
19	1.092	0.038	0.122	1.746	1.024	6	10	10.102
20	0.798	0.07	0.122	1.895	1.314	1.414	12	8.894
21	0.688	0.187	0.104	1.749	0.379	5.196	12	9.406
22	1.033	0.023	0.122	1.619	0.79	10.344	10	9.097
23	1.221	0.029	0.113	1.673	0.714	8.185	10	9.888
24	0.815	0.057	0.113	1.658	1.02	5.196	10	8.83
25	0.642	0.084	0.113	1.738	0.699	3.464	13	9.255
26	0.815	0.045	0.122	1.679	1.283	11.705	10	11.129
27	1.255	0.053	0.122	1.691	1.522	10.44	10	10.273
28	1.03	0.043	0.122	1.619	0.924	8.307	9	10.19
29	1.109	0.035	0.122	1.746	0.925	5.196	9	8.501
30	0.9	0.077	0.104	1.718	1.291	5.657	13	9.724
31	1.051	0.034	0.122	1.631	1.386	10.247	9	8.595
32	1.194	0.042	0.122	1.646	1.305	9.055	8	10.243
33	1.03	0.027	0.122	1.612	1.491	9.055	9	9.572
34	0.888	0.048	0.122	1.676	1.327	7.416	10	8.968
35	1.131	0.09	0.113	1.924	0.306	7.211	10	11.222
36	1.67	0.036	0.174	1.694	0.586	11.225	8	10.396
37	1.078	0.022	0.122	1.697	1.369	9.274	8	8.311
38	1.256	0.042	0.113	1.606	1.025	7	8	9.728
39	1.2	0.033	0.113	1.597	0.562	7	8	10.263
40	1.533	0.04	0.104	1.709	0.166	8.485	11	11.075
41	1.445	0.048	0.131	1.709	0.74	9.747	8	10.072
42	1.25	0.063	0.122	1.685	1.163	8.367	7	10.336
43	1.376	0.019	0.131	1.673	1.517	6.164	7	10.071
44	1.261	0.013	0.131	1.658	1.185	3.873	11	9.503
45	1.332	0	0.199	1.637	1.13	12.45	1	7.724
46	1.461	0	0.131	1.616	1.675	11	1	9.112
47	1.539	0.057	0.122	1.697	0.693	7.416	7	9.196
48	1.273	0.046	0.122	1.606	1.084	5.196	6	10.024
49	1.112	0.033	0.113	1.691	1.16	2.236	6	9.48
50	1.812	0	0.131	1.625	1.348	4.69	12	8.385
51	1.726	0.01	0.122	1.685	1.237	12.124	1	10.097
52	1.356	0.018	0.122	1.755	1.548	10.44	2	10.183
53	1.792	0.019	0.14	1.931	1.322	8.426	2	10.113
54	1.332	0.056	0.113	1.67	1.472	5.745	6	9.652
55	1.026	0.044	0.122	1.581	1.119	0	6	8.846
56	1.335	0.013	0.122	2.03	1.075	3	5	9.067
57	1.875	0.015	0.122	1.694	1.521	10.583	3	9.5
58	1.33	0.015	0.131	1.673	1.245	9.11	2	9.838
59	1.792	0.033	0.122	1.703	1.526	7.348	3	9.634
60	1.082	0.035	0.122	1.679	0.394	5.385	3	7.606
61	1.343	0	0.122	1.703	1.94	4.69	4	7.04
62	1.319	0.103	0.077	1.838	0.579	10.392	3	9.715

Station	$\ln(1+\text{Flux entrant de chl-a})$	$\ln(1+\text{Flux entrant de chl-b/a})$	$\ln(1+\text{Flux entrant de chl-c/a})$	Energie	$\ln(1+\text{temps de Séjour})$
1	5.602	3.02	2.398	0	3.414
2	5.263	3.314	2.708	1.643	3.985
3	4.666	3.469	2.639	0	4.368
4	5.318	3.578	3.258	1.817	2.677
5	4.666	3.469	2.639	2.811	4.368
6	4.666	3.469	2.639	2.236	4.368
7	6.172	4.673	4.114	3.162	2.501
8	5.318	3.578	3.258	2.408	2.677
9	5.318	3.578	3.258	2.775	2.677
10	6.172	4.673	3.44	3.464	2.501
11	6.172	4.673	4.114	3.406	2.501
12	6.581	3.942	4.176	2.757	2.862
13	5.589	3.538	3.395	1.761	1.52
14	6.65	3.529	4.336	2.074	2.688
15	6.296	3.332	3.75	3.795	3.077
16	6.296	3.332	3.75	2.881	3.077
17	5.589	3.538	3.395	3.05	1.52
18	7.227	0	4.301	4.45	2.76
19	6.884	2.322	4.043	2.168	3.135
20	6.108	3.493	3.8	2	1.708
21	6.108	3.493	3.8	3.45	1.708
22	6.061	1.686	3.258	3.362	2.879
23	6.884	2.322	4.043	3.332	3.135
24	6.884	2.322	4.043	2.53	3.135
25	6.518	3.314	3.879	4.025	1.735
26	6.061	1.686	3.258	2.757	2.879
27	6.061	2.342	3.258	4.461	2.879
28	5.881	2.197	3.195	3.302	2.997
29	5.93	2.197	3.195	2.387	2.997
30	6.518	3.314	3.879	4.171	1.735
31	5.817	2.079	3.195	2.828	2.901
32	6.359	2.303	3.578	4.231	2.518
33	5.881	2.197	3.195	2.387	2.997
34	6.841	2.442	3.813	4.336	1.703
35	6.841	2.442	3.813	3.962	1.703
36	6.737	2.688	3.472	3.464	4.343
37	6.737	2.688	3.472	2.569	4.343
38	6.359	2.303	3.578	4.074	2.518
39	6.359	2.303	3.578	1.549	2.518
40	7.304	0	3.728	3.647	1.803
41	6.737	2.688	3.472	3.114	4.343
42	7.246	3.016	4.261	2.898	2.526
43	7.246	3.016	4.261	3.162	2.526
44	7.304	0	3.728	3.225	1.803
45	4.181	0.531	1.281	1.844	4.029
46	4.181	0.531	1.281	1.449	4.029
47	6.715	1.775	3.728	2.025	3.588
48	6.775	2.681	3.718	1.549	2.501
49	6.775	2.681	3.718	2.51	2.501
50	6.743	2.534	3.704	2.074	1.936
51	4.181	0.531	1.281	1.14	4.029
52	6.964	2.896	3.581	1.095	3.503
53	6.964	2.896	3.581	2.608	3.503
54	6.775	2.681	3.718	1.924	2.501
55	6.775	2.681	3.718	1.949	2.501
56	5.911	2.128	3.045	3.606	1.902
57	3.381	0.182	0.875	1.304	3.219
58	6.964	2.896	3.581	1.643	3.503
59	6.928	2.001	3.603	1.817	3.174
60	6.928	2.001	3.603	1.612	3.174
61	6.651	1.03	2.955	2.366	1.77
62	6.928	2.001	3.603	0.316	3.174

Annexe 3. Données transformées utilisées au chapitre V pour la modélisation de la campagne d'octobre 86.

station	ln(1+chl-a)	ln(1+chl-b/a)	ln(1+chl-c/a)	Salinite	√C.O.D.	ln(1+N/P)	√Distance aux tables conchylicoles	Distance aux canaux de Sète	ln(1+ Biomasse du zooplancton)
1	0.6152	0.065	0.117	35.313	1.656	1.365	10.392	13	8.306
2	0.6152	0.065	0.117	35.313	1.656	1.377	8.307	13	7.467
3	0.6152	0.065	0.117	35.313	1.656	1.365	8.307	12	5.317
4	0.6152	0.065	0.117	35.313	1.656	1.365	6.403	11	5.739
5	0.3293	0.071	0.12	35.79	1.622	1.805	5.196	12	5.941
6	0.6627	0.047	0.101	34.541	1.741	0.7	6.708	12	7.339
7	1.2442	0.053	0.105	35.313	1.656	1.365	8.485	11	8.235
8	0.6831	0.077	0.11	35.853	1.631	0.829	5.657	11	8.344
9	0.4383	0.076	0.122	35.814	1.658	0.922	1.414	11	5.421
10	1.2892	0.034	0.111	33.484	1.709	0.862	9.849	11	6.884
11	1.026	0.055	0.12	35.525	1.631	1.014	7.55	11	9.189
12	0.6419	0.058	0.114	35.989	1.643	1.381	4.243	10	7.303
13	0.4187	0.052	0.134	35.509	1.682	0.808	5.196	12	6.203
14	1.3164	0.035	0.103	33.536	1.694	1.38	9.055	10	8.095
15	0.9594	0.047	0.129	36.096	1.612	1.512	6.325	9	9.369
16	0.4121	0.04	0.121	35.593	1.622	0.803	7.211	9	7.186
17	0.6152	0.04	0.119	38.253	1.667	0.921	6.856	12	7.144
18	1.3813	0.026	0.105	35.236	1.619	1.172	8.602	9	9.637
19	0.6729	0.055	0.123	36.117	1.606	1.825	6	8	9.58
20	0.2776	0.092	0.114	36.502	1.619	1.054	1.414	10	7.201
21	0.4383	0.055	0.111	36.048	1.643	1.455	5.196	10	6.322
22	1.1086	0.044	0.111	35.718	1.619	1.267	10.344	8	9.552
23	0.5766	0.068	0.114	35.772	1.568	0.563	8.185	8	8.615
24	0.6098	0.07	0.114	36.055	1.72	1.345	5.196	8	8.639
25	0.3001	0.083	0.103	36.585	1.635	0.969	3.464	9	7.618
26	1.7509	0.045	0.116	34.785	1.631	1.657	11.705	8	8.911
27	1.0188	0.058	0.121	35.553	1.594	1.464	10.44	8	9.416
28	0.7701	0.07	0.121	35.79	1.581	1.781	8.307	7	8.486
29	0.5481	0.077	0.116	36.023	1.6	1.247	5.196	7	8.563
30	0.4574	0.047	0.123	36.347	1.619	1.476	5.657	9	7.97
31	1.0152	0.047	0.119	35.536	1.594	1.51	10.247	7	9.317
32	0.8198	0.056	0.125	35.353	1.594	0.631	9.055	6	8.887
33	0.6366	0.084	0.124	35.255	1.594	1.024	9.055	7	9.065
34	0.4762	0.076	0.112	35.418	1.619	1.525	7.416	8	7.906
35	1.1939	0.019	0.12	36.238	1.643	1.343	7.211	8	8.823
36	1.1756	0.076	0.106	32.06	1.778	1.431	11.225	8	9.003
37	1.2238	0.023	0.093	33.746	1.661	1.692	9.274	8	9.092
38	1.1378	0.04	0.119	34.491	1.643	0.989	7	6	8.606
39	0.5068	0.088	0.122	34.921	1.616	0.638	7	6	9.69
40	0.5878	0.156	0.099	35.673	1.612	1.727	8.485	9	9.319
41	1.7884	0.024	0.119	30.193	1.676	0.334	9.747	8	9.338
42	0.8587	0.06	0.065	34.971	1.609	1.099	8.367	5	9.438
43	0.708	0.071	0.128	34.841	1.628	0.366	6.164	5	9.593
44	0.3436	0.131	0.12	34.937	1.622	0.596	3.873	9	8.264
45	1.3788	0.055	0.111	30.39	1.673	1.578	12.45	1	8.123
46	1.4036	0.035	0.119	31.308	1.743	0.951	11	1	10.007
47	1.9199	0.029	0.104	31.653	1.673	1.008	7.416	3	9.286
48	0.6678	0.074	0.116	33.723	1.631	1.292	5.196	4	9.872
49	0.4447	0.096	0.111	33.951	1.631	1.061	2.236	4	7.719
50	0.6259	0.075	0.1	34.507	1.643	0.801	4.69	6	7.324
51	1.679	0.068	0.121	29.812	1.806	1.715	12.124	1	9.629
52	1.3191	0.047	0.123	30.582	1.761	1.719	10.44	2	9.963
53	1.2754	0.081	0.091	29.05	1.732	1.162	8.426	2	9.937
54	1.6332	0.025	0.112	30.25	1.726	1.354	5.745	4	10.315
55	0.6981	0.067	0.122	33.18	1.697	1.506	0	4	8.306
56	0.5306	0.083	0.121	33.963	1.682	0.673	3	7	9.05
57	1.4134	0.038	0.122	30.255	1.723	0.782	10.583	3	9.719
58	0.967	0.052	0.121	31.241	1.715	0.548	9.11	2	9.361
59	1.4702	0.054	0.11	28.836	1.715	1.502	7.348	9	9.548
60	1.2384	0.048	0.118	33.335	1.697	0.882	5.385	9	9.44
61	0.7793	0.01	0.11	34.098	1.692	1.733	4.69	8	8.334
62	0.8502	0.058	0.114	28.867	1.661	0.232	10.392	9	7.8

station	ln(1+Flux entrant de chl-a)	Ln(1+ Flux entrant de chl-b/a)	Ln(1+Flux entrant de chl-c/a)	Energie	ln (1+ Temps de Séjour)
1	3.624	1.435	1.946	0	1.932
2	3.928	1.609	2.128	7.225	2.923
3	3.879	1.705	2.128	0	3.296
4	4.663	2.152	2.754	13.33	2.944
5	3.879	1.705	2.128	13.103	3.296
6	3.879	1.705	2.128	9.203	3.296
7	4.018	0.531	1.163	16.634	4.675
8	4.663	2.152	2.754	19.655	2.944
9	4.663	2.152	2.754	11.996	2.944
10	4.018	0.531	1.163	19.336	4.675
11	4.018	0.531	1.163	13.289	4.675
12	5.471	2.313	3.314	10.545	2.595
13	5.161	2.632	3.231	12.369	1.526
14	4.104	0.405	1.63	11.713	4.879
15	5.652	3.127	3.735	10.257	2.342
16	5.652	3.127	3.735	12.969	2.342
17	5.161	2.632	3.231	9.476	1.526
18	4.06	0.693	1.253	8.66	4.952
19	5.76	3.339	3.795	12.685	2.482
20	5.697	2.839	3.873	9.945	1.686
21	5.697	2.839	3.873	8.295	1.686
22	4.543	2.197	2.265	13.27	3.384
23	5.76	3.339	3.795	9.033	2.485
24	5.76	3.339	3.795	9.006	2.485
25	5.076	3.353	3.782	9.306	1.686
26	4.543	2.197	2.625	12.211	3.384
27	4.543	2.197	2.625	6.782	3.384
28	6.454	3.437	4.129	9.198	2.293
29	6.454	3.437	4.129	9.236	2.293
30	5.076	3.353	3.782	6.348	1.686
31	6.035	2.639	3.367	15.408	2.715
32	6.569	3.846	4.16	12.434	2.14
33	6.454	3.437	4.129	8.927	2.293
34	5.289	3.314	3.871	8.614	1.649
35	5.289	3.314	3.871	6.38	1.649
36	5.961	2.451	3.357	19.336	2.695
37	5.961	2.451	3.357	16.273	2.695
38	6.569	3.846	4.16	10.872	2.14
39	6.569	3.846	4.16	10.252	2.14
40	6.346	3.001	3.892	11.34	1.758
41	5.961	2.451	3.357	18.011	2.695
42	7.108	3.822	4.424	11.082	2.054
43	7.108	3.822	4.424	11.086	2.054
44	6.346	3.001	3.892	8.849	1.758
45	4.832	0.956	1.825	6.663	4.029
46	4.832	0.956	1.825	7.836	4.029
47	6.446	2.38	3.211	17.1	2.543
48	7.54	3.6	4.325	20.05	2.152
49	7.54	3.6	4.325	12.426	2.152
50	6.033	4.126	3.983	13.115	1.758
51	4.832	0.956	1.825	6.535	4.029
52	5.652	1.758	2.485	8.526	3.503
53	5.652	1.758	2.485	8.832	3.503
54	7.54	3.6	4.325	12.751	2.152
55	7.54	3.6	4.325	11.807	2.152
56	5.994	3.608	3.898	13.686	1.825
57	4.541	1.253	1.74	7.556	3.215
58	5.652	1.758	2.285	7.225	3.503
59	5.563	1.163	3.277	8.21	2.342
60	5.563	1.163	3	6.496	2.342
61	5.043	2.991	3.381	10.597	1.099
62	5.563	1.163	3.277	2.775	2.342

Annexe 4. Données transformées utilisées au chapitre V pour la modélisation de la campagne de février 87.

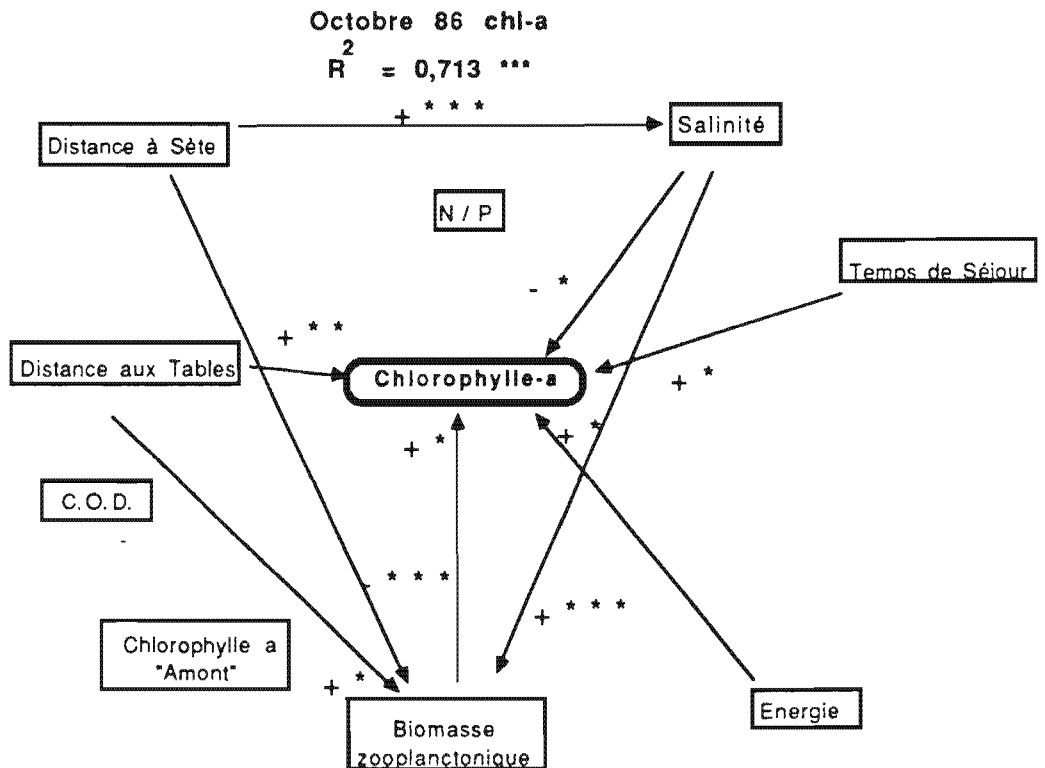
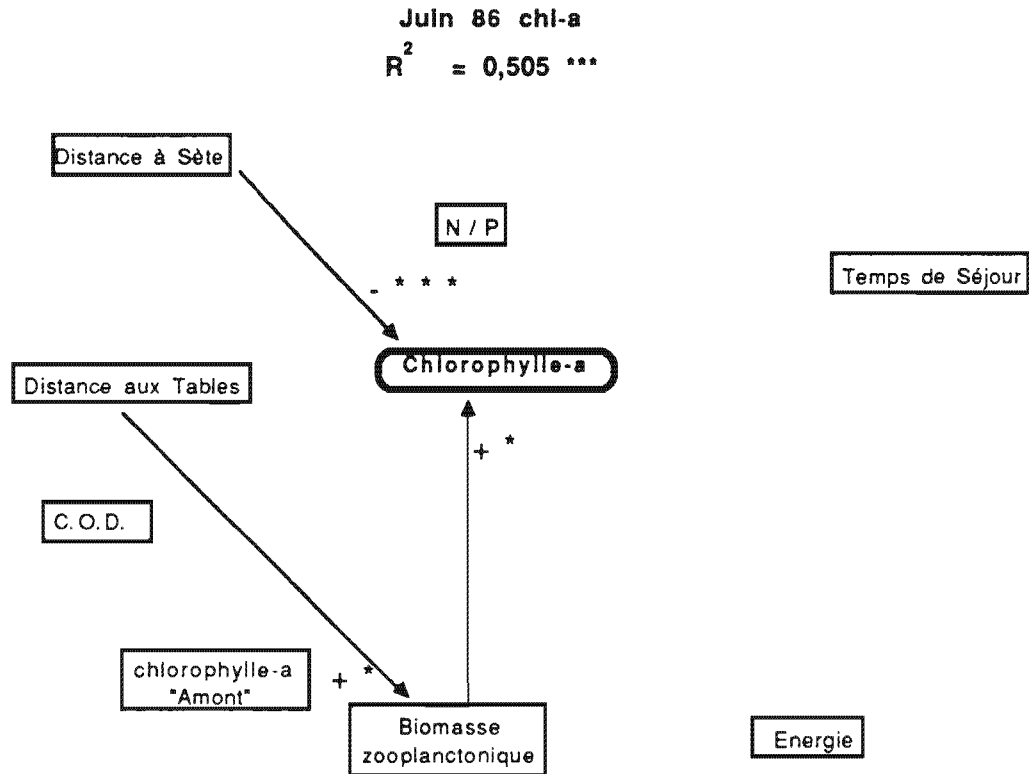
Station	$\ln(1 + chl-a)$	$\ln(1 + chl-b/a)$	$\ln(1 + chl-c/a)$	Salinité	VC.O.D.	$\ln(1 + N/P)$	$\sqrt{\text{Distance aux tables conchylicoles}}$	Distance aux canaux de Sète	$\ln(1 + \text{Biomasse du zooplancton})$	Energie
1	1.449	0	0.124	30.949	1.709	2.735	10.392	13	8.9601	0
2	1.404	0	0.112	26.578	1.794	2.979	8.307	12	7.8082	8.379
3	1.466	0	0.129	32.457	1.72	2.601	8.307	12	8.5495	0
4	1.482	0	0.127	30.934	1.761	2.743	6.403	11	7.4374	14.963
5	1.112	0	0.124	32.733	1.631	2.681	5.196	12	8.3387	9.56
6	1.652	0.06	0.118	33.198	1.649	2.482	6.708	12	9.8298	9.808
7	1.488	0.013	0.121	26.637	1.865	2.758	8.485	9	7.167	14.839
8	1.463	0	0.12	31.683	1.744	2.883	5.657	11	9.4825	12.079
9	1.044	0.039	0.18	33.541	1.587	2.598	1.414	11	9.8418	9.68
10	1.033	0	0.105	28.568	1.752	2.934	9.849	9	8.5332	17.149
11	1.426	0	0.119	27.162	1.755	3.137	7.55	9	6.611	18.116
12	1.221	0.013	0.125	33.655	1.673	2.435	4.243	11	8.1569	14.356
13	1.092	0	0.129	33.774	1.6	2.57	5.196	11	8.8583	9.808
14	1.351	0	0.125	31.905	1.631	2.828	9.055	8	8.4858	16.465
15	1.286	0.011	0.129	33.909	1.637	2.494	6.325	10	7.5434	20.406
16	1.095	0	0.126	34.134	1.625	2.964	7.211	10	7.7595	10.334
17	0.833	0	0.134	34.312	1.732	2.692	6.856	11	7.1413	17.038
18	1.384	0	0.126	30.613	1.685	3.036	8.602	7	7.8361	13.667
19	1.147	0	0.135	34.244	1.766	2.65	6	9	8.2927	12.931
20	0.936	0.013	0.129	34.297	1.562	2.527	1.414	10	7.4035	12.522
21	1.212	0	0.126	34.187	1.8	2.725	5.196	10	8.1554	13.646
22	1.433	0	0.125	28.667	1.755	3.12	10.344	6	7.8519	20.149
23	1.515	0	0.129	29.537	1.772	3.121	8.185	9	8.1344	18.78
24	1.112	0	0.132	34.226	1.625	3.144	5.196	9	7.8098	16.634
25	0.944	0	0.126	33.541	1.685	3.348	3.464	9	7.7365	15.852
26	1.528	0	0.11	29.234	1.72	2.484	11.705	6	6.5994	17.541
27	1.67	0	0.114	29.08	1.783	3.081	10.44	6	8.0572	12.732
28	1.847	0	0.123	32.519	1.8	3.067	8.307	8	7.5689	19.136
29	1.122	0.01	0.134	34.421	1.6	3.482	5.196	8	8.2178	10.881
30	1.085	0	0.133	34.44	1.594	3.334	5.657	9	8.5008	14.886
31	1.502	0	0.114	29.202	1.897	3.18	10.247	5	7.0489	19.47
32	1.571	0	0.117	29.509	1.741	3.243	9.055	6	8.1577	16.006
33	1.605	0	0.127	33.585	1.806	3.352	9.055	8	7.878	14.156
34	1.433	0	0.145	34.404	1.673	2.781	7.416	8	8.3314	16.489
35	1.221	0.058	0.12	34.466	1.64	2.213	7.211	8	9.8742	14.17
36	1.593	0	0.118	29.73	1.783	3.124	11.225	4	7.3265	17.149
37	1.564	0	0.12	30.211	1.778	3.133	9.274	4	7.1173	18.849
38	1.491	0	0.137	33.477	1.709	3.081	7	6	7.5733	21.429
39	1.327	0	0.133	34.239	1.628	2.754	7	6	8.2616	10.188
40	1.463	0	0.138	34.556	1.64	2.88	8.485	7	7.4435	16.404
41	1.67	0	0.127	28.707	1.783	3.347	9.747	4	7.949	21.017
42	1.797	0	0.135	31.409	1.715	3.114	8.367	5	7.1355	13.664
43	1.554	0	0.133	33.042	1.649	2.923	6.164	5	4.5388	13.667
44	1.125	0.021	0.127	32.634	1.661	2.635	3.873	7	10.0669	16.625
45	1.401	0	0.114	25.849	1.646	3.222	12.45	1	5.8759	8.826
46	1.548	0	0.116	27.128	1.688	3.166	11	1	6.8571	8.712
47	1.739	0	0.128	30.841	1.685	3.406	7.416	3	7.4757	12.657
48	1.675	0	0.129	32.021	1.679	3.032	5.196	4	6.5454	14.128
49	1.575	0	0.128	33.208	1.673	2.944	2.236	4	7.9568	9.29
50	1.172	0	0.124	34.133	1.661	3.331	4.69	6	9.2451	12.907
51	2.116	0	0.087	21.604	2.03	4.447	12.124	1	6.1997	7.071
52	1.577	0.044	0.113	27.254	1.655	3.467	10.44	2	6.4545	8.019
53	1.677	0	0.127	28.126	1.682	3.557	8.426	2	7.5735	15.9
54	1.81	0	0.141	30.414	1.673	3.439	5.745	4	7.4632	13.773
55	1.823	0	0.138	30.548	1.697	3.24	0	4	6.24	10.733
56	1.611	0	0.138	31.315	1.673	3.089	3	6	5.2486	11.256
57	1.778	0	0.114	27.969	1.667	3.092	10.583	3	7.5039	5.32
58	1.587	0	0.114	27.073	1.688	3.092	9.11	2	6.3479	8.379
59	1.619	0	0.129	26.294	1.729	3.454	7.348	3	6.6478	4.99
60	1.893	0	0.135	29.764	1.764	3.384	5.385	3	6.0323	8.444
61	1.79	0	0.131	30.077	1.732	3.137	4.69	4	5.3193	8.933
62	0.908	0.057	0.091	27.662	1.5	3.559	10.392	3	6.6359	3.286

Annexe 5. Données transformées utilisées au chapitre V pour la modélisation de la campagne de mai 87.

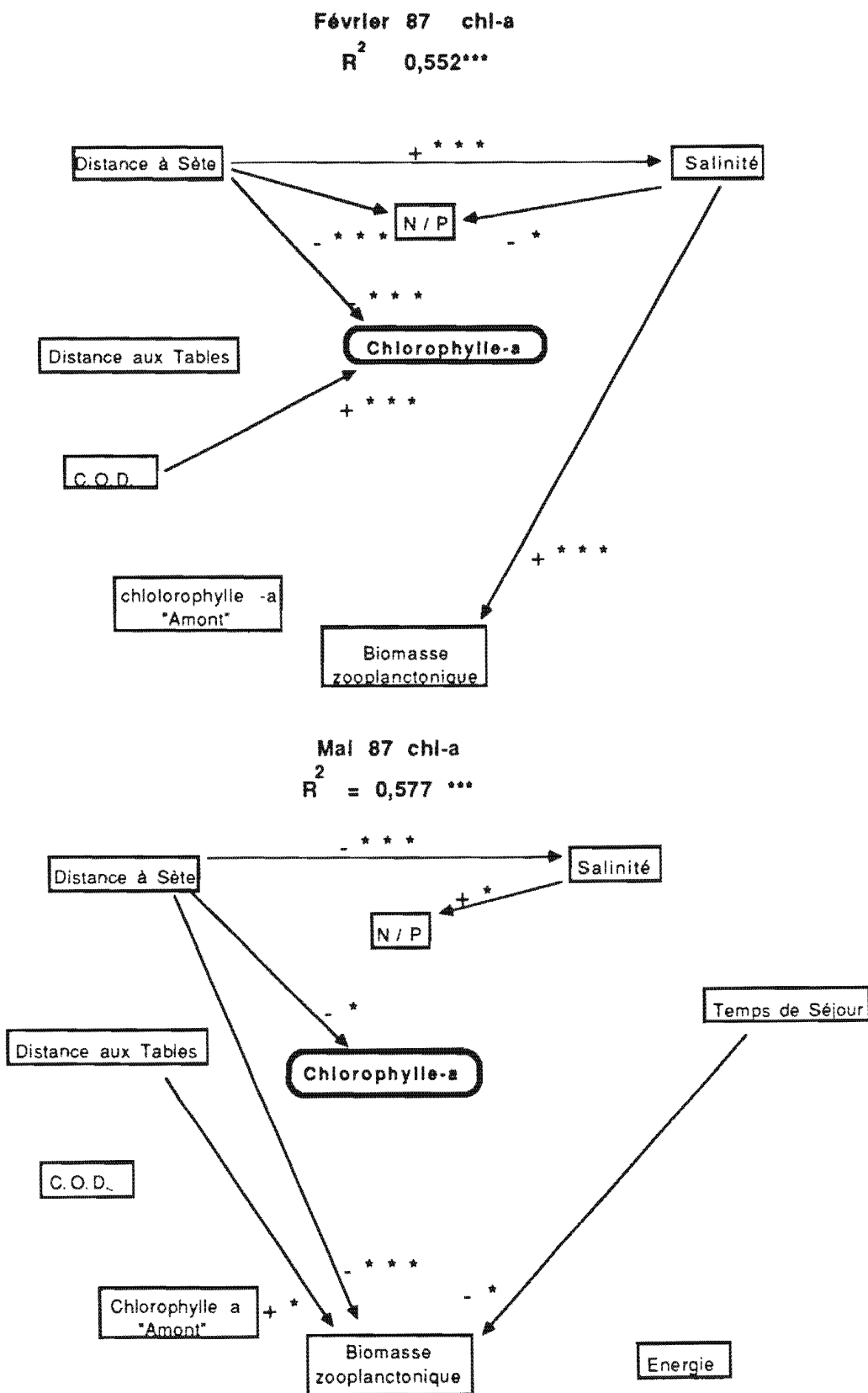
Station	$\ln(1+\text{chl-a})$	$\ln(1+\text{chl-b/a})$	$\ln(1+\text{chl-c/a})$	Salinité	VC.O.D.	$\ln(1+ \text{N/P})$	$\sqrt{\text{Distance aux}}$ tables conchyliques	Distance aux canaux de Sète	$\ln(1+\text{Biomasse du}}$ zooplancton)
1	0.61	0.174	0.122	32.841	1.838	1.001	10.392	13	10.221
2	0.599	0.166	0.098	31.897	1.792	0.871	8.307	13	8.549
3	0.765	0.104	0.126	32.889	1.661	1.062	8.307	12	7.884
4	0.174	0.178	0.106	32.803	1.718	1.069	6.403	11	8.556
5	0.412	0.322	0.076	33.087	1.761	1.02	5.196	12	8.298
6	0.432	0.125	0.099	33.177	1.697	0.827	6.708	12	10.307
7	0.476	0.223	0.093	32.713	1.789	0.891	8.485	11	8.592
8	0.631	0.281	0.083	33.32	1.685	1.562	5.657	11	8.57
9	0.507	0.32	0.076	33.359	1.667	1.093	1.414	11	7.414
10	0.513	0.235	0.093	32.692	1.797	0.765	9.849	11	8.817
11	0.875	0.191	0.125	32.988	1.794	1.772	7.55	11	9.25
12	0.775	0.213	0.099	33.253	1.694	1.54	4.243	10	8.918
13	0.412	0.285	0.076	33.2	1.718	1.099	5.196	12	9.435
14	0.637	0	0.083	33.923	1.889	1.144	9.055	12	8.685
15	1.004	0.17	0.129	33.312	1.797	1.181	6.325	9	8.707
16	0.784	0.228	0.1	33.475	1.712	1.144	7.211	9	8.824
17	0.713	0.252	0.091	33.367	1.685	1.639	6.856	12	9.499
18	1.058	0.186	0.129	33.152	2.062	1.05	8.602	13	9.575
19	0.829	0.197	0.108	33.517	1.682	1.609	6	8	8.688
20	0.482	0.296	0.078	33.472	1.6	1.849	1.414	10	8.623
21	0.779	0.162	0.118	33.418	1.661	1.455	5.196	10	9.542
22	0.967	0.207	0.149	33.347	1.811	0.833	10.344	8	9.858
23	1.026	0.159	0.137	33.456	1.905	0.722	8.185	8	9.798
24	0.718	0.216	0.1	33.542	1.718	1.167	5.196	3	7.648
25	0.678	0.239	0.098	33.507	1.766	1.133	3.464	11	6.116
26	0.723	0.245	0.105	33.21	1.741	1.02	11.705	8	10.823
27	1.04	0.17	0.137	33.601	1.676	0.957	10.44	0	9.987
28	1.047	0.163	0.13	33.695	1.847	0.984	8.307	7	10.359
29	0.806	0.19	0.117	33.57	1.723	1.219	5.196	7	8.664
30	0.888	0.222	0.093	33.535	1.833	0.986	5.657	11	9.799
31	1.221	0.14	0.139	33.707	1.691	1.34	10.247	9	9.593
32	1.125	0.126	0.14	33.726	1.811	2.056	9.055	6	10.393
33	1.099	0.158	0.14	33.718	1.729	1.588	9.055	7	9.918
34	0.871	0.175	0.13	33.64	1.738	1.386	7.416	8	9.877
35	1.795	0.172	0.116	33.1	1.855	1.169	7.211	8	10.436
36	0.765	0.28	0.083	33.353	1.688	1.248	11.225	10	8.946
37	1.212	0.118	0.133	33.746	1.766	1.609	9.274	10	9.624
38	0.761	0.169	0.125	33.762	1.703	1.115	7	6	9.217
39	0.708	0.166	0.122	33.585	1.581	1.892	7	6	8.429
40	0.948	0.287	0.086	33.703	1.735	2.044	8.485	9	9.514
41	1.209	0.107	0.128	33.905	1.655	1.693	9.747	10	9.392
42	1.022	0.134	0.125	33.773	1.637	1.941	8.367	5	9.123
43	0.884	0.15	0.115	33.674	1.676	1.937	6.164	5	9.529
44	0.489	0.244	0.09	33.749	1.712	2.112	3.873	9	8.101
45	0.884	0.105	0.131	34.058	1.685	2.14	12.45	1	9.338
46	1.141	0.12	0.13	33.768	1.661	1.655	11	1	7.295
47	1.224	0.115	0.133	33.74	1.667	1.111	7.416	3	8.824
48	0.928	0.165	0.111	33.803	1.706	1.819	5.196	4	10.133
49	0.513	0.244	0.086	33.855	1.691	1.941	2.236	4	6.912
50	0.438	0.229	0.087	33.866	1.697	1.881	4.69	6	9.544
51	1.379	0.106	0.14	34.057	1.661	1.264	12.124	1	8.376
52	1.247	0.114	0.139	33.872	1.694	1.346	10.44	2	7.925
53	1.238	0.107	0.139	33.882	1.667	1.51	8.426	2	8.663
54	1.338	0.112	0.13	33.861	1.679	0.819	5.745	4	10.605
55	0.829	0.168	0.115	33.944	1.643	1.618	0	4	8.758
56	0.668	0.201	0.109	34.03	1.649	1.98	3	5	7.242
57	1.418	0.099	0.141	33.964	1.673	2.413	10.583	3	9.039
58	1.221	0.152	0.132	34.176	1.646	1.532	9.11	2	9.06
59	1.147	0.126	0.128	33.894	1.732	1.086	7.348	7	8.926
60	1.275	0.137	0.125	34.007	1.679	1.024	5.385	7	9.513
61	1.135	0.121	0.133	34.101	1.741	1.312	4.69	6	9.393
62	0.708	0.177	0.093	33.951	1.873	2.248	10.392	7	8.676

Station	$\ln(1+\text{Flux entrant de chl-a})$	$\ln(1+\text{Flux entrant de chl-b/a})$	$\ln(1+\text{Flux entrant de chl-c/a})$	Energie	$\ln(1+\text{Temps de Séjour})$
1	3.789	2.001	2.603	0	1.775
2	4.071	2.293	2.674	5.84	2.695
3	3.793	2.293	3.086	0	3.144
4	5.355	2.981	3.777	8.349	2.565
5	3.784	2.067	3.086	10.803	3.144
6	3.793	2.067	3.086	7.218	3.144
7	4.875	2.896	3.745	9.534	2.603
8	5.355	2.981	3.777	13.069	2.565
9	5.355	2.981	3.777	7.127	2.565
10	4.878	2.896	3.745	13.038	2.604
11	4.878	2.896	3.745	8.911	2.603
12	5.608	3.19	3.861	7.43	2.595
13	2.976	1.361	2.303	3.768	3.211
14	5.026	2.981	3.74	6.678	2.791
15	6.028	3.627	4.159	5.292	2.425
16	6.028	3.627	4.159	7.868	2.425
17	2.976	1.361	2.303	5.329	3.211
18	5.026	2.747	3.951	4.313	2.862
19	6.2	3.711	4.093	7.483	2.595
20	5.251	2.827	3.384	5.71	2.549
21	5.251	2.827	3.384	5.31	2.549
22	6.157	3.6	3.955	8.006	2.477
23	6.2	3.711	4.093	4.99	2.595
24	6.2	3.711	4.093	5.167	2.595
25	4.771	2.667	3.55	4.764	2.58
26	6.157	3.6	3.955	8.136	2.477
27	6.157	3.6	3	3.507	2.477
28	6.894	4.145	4.327	4.817	2.332
29	6.894	4.145	4.327	5	2.332
30	4.771	2.667	3.55	3.376	2.58
31	5.975	3.622	4.113	10.01	2.715
32	6.563	4.029	4.422	6.083	2.407
33	6.894	4.145	4.327	6.221	2.332
34	5.631	3.17	3.759	4.231	2.272
35	5.631	3.17	3.759	3.507	2.272
36	6.267	3.52	3.526	13.038	2.695
37	6.267	3.52	3	10.95	2.695
38	6.563	4.029	4.422	5.967	2.407
39	6.563	4.029	4	7.308	2.407
40	6.413	3.254	3.614	6.826	2.389
41	6.267	3.52	3.526	11.9	2.695
42	6.462	3.869	4.339	7.155	2.526
43	6.462	3.869	4.339	7.064	2.526
44	6.413	3.254	3.614	5	2.389
45	5.012	2.14	1.856	4.123	3.816
46	5.012	2.14	1.856	5	3.816
47	6.563	3.793	4.02	10.682	2.128
48	6.806	4.024	3.91	13.289	2.573
49	6.806	4.024	3.91	7.707	2.573
50	5.481	3.016	3.775	7.576	2.58
51	5.012	2.14	1.856	3.912	3.816
52	5.829	3.19	3.17	6.395	2.89
53	5.829	3.19	3.17	6.753	2.89
54	6.806	4.024	3.91	8.349	2.573
55	6.806	4.024	3.91	7.483	2.573
56	4.752	2.918	3	8.888	2.61
57	4.591	1.917	1.841	5.84	3.219
58	5.829	3.198	3.17	5.84	2.89
59	5.996	3.332	3.239	6.611	2.468
60	5.996	3.332	3.239	5.167	2.468
61	4.696	3.332	3.77	7.836	1.194
62	5.996	3.332	3.39	2.168	2.468

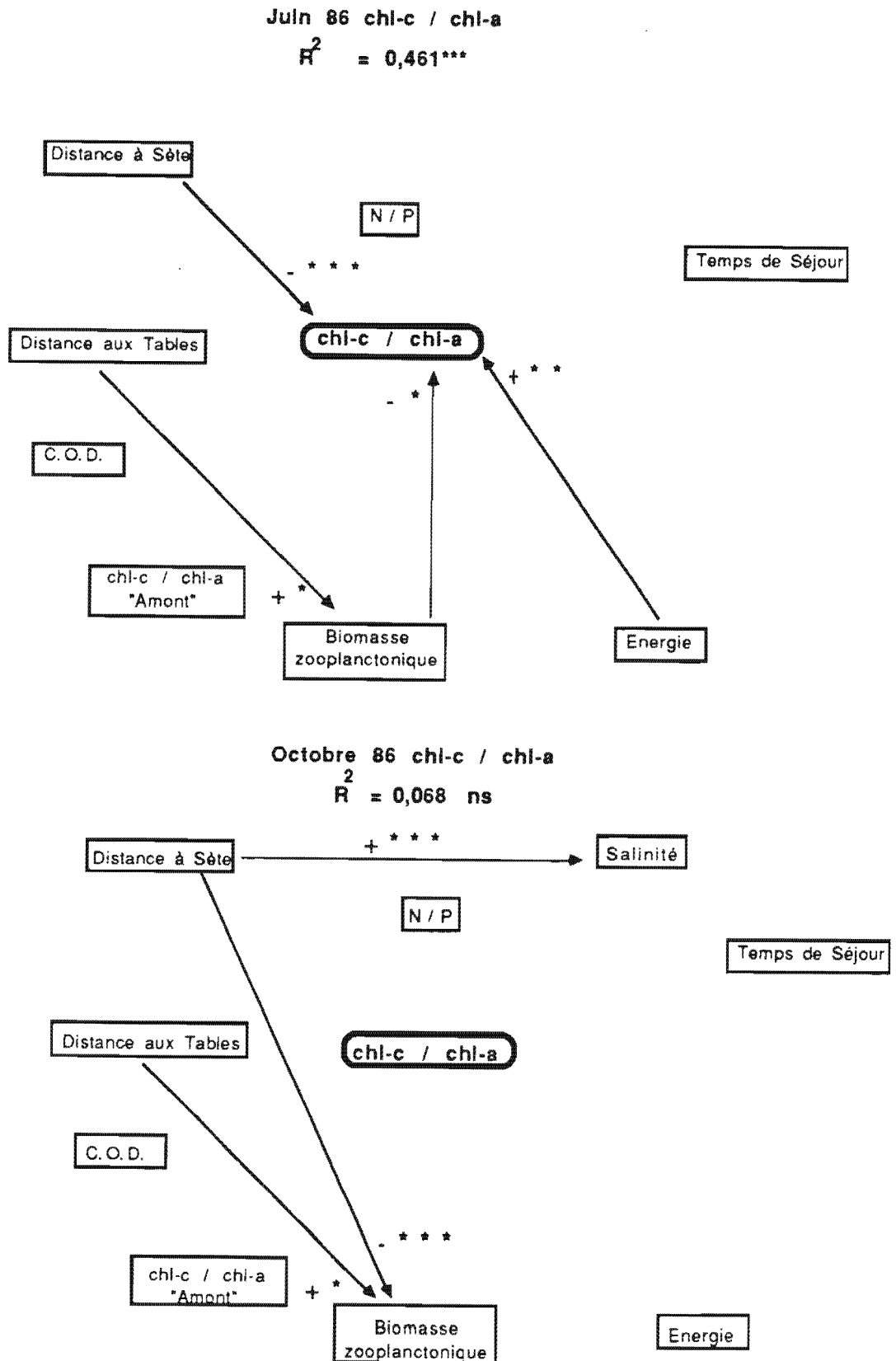
Annexe 6. Résultats de la modélisation de la Chl *a* (chapitre V) pour les campagnes de juin et octobre 86. (* $p \leq 0,05$; ** $p \leq 0,01$; *** $p \leq 0,001$, les sigles [- +] indiquent le sens de la relation entre la variable à expliquer et la variable explicative)



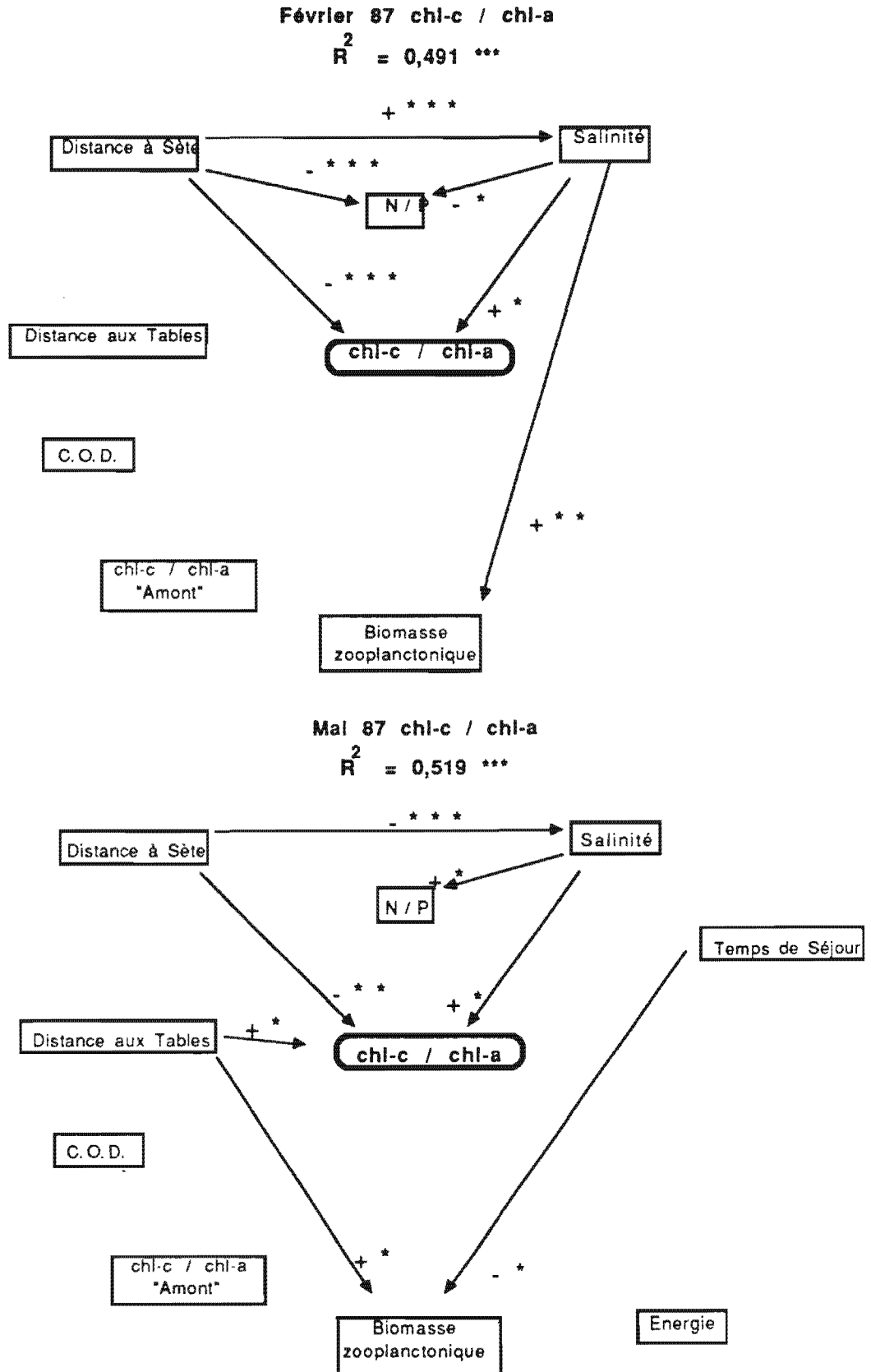
Annexe 7. Résultats de la modélisation de la Chl *a* (chapitre V) pour les campagnes de février et mai 87. (* $p \leq 0,05$; ** $p \leq 0,01$; *** $p \leq 0,001$, les sigles [- +] indiquent le sens de la relation entre la variable à expliquer et la variable explicative)



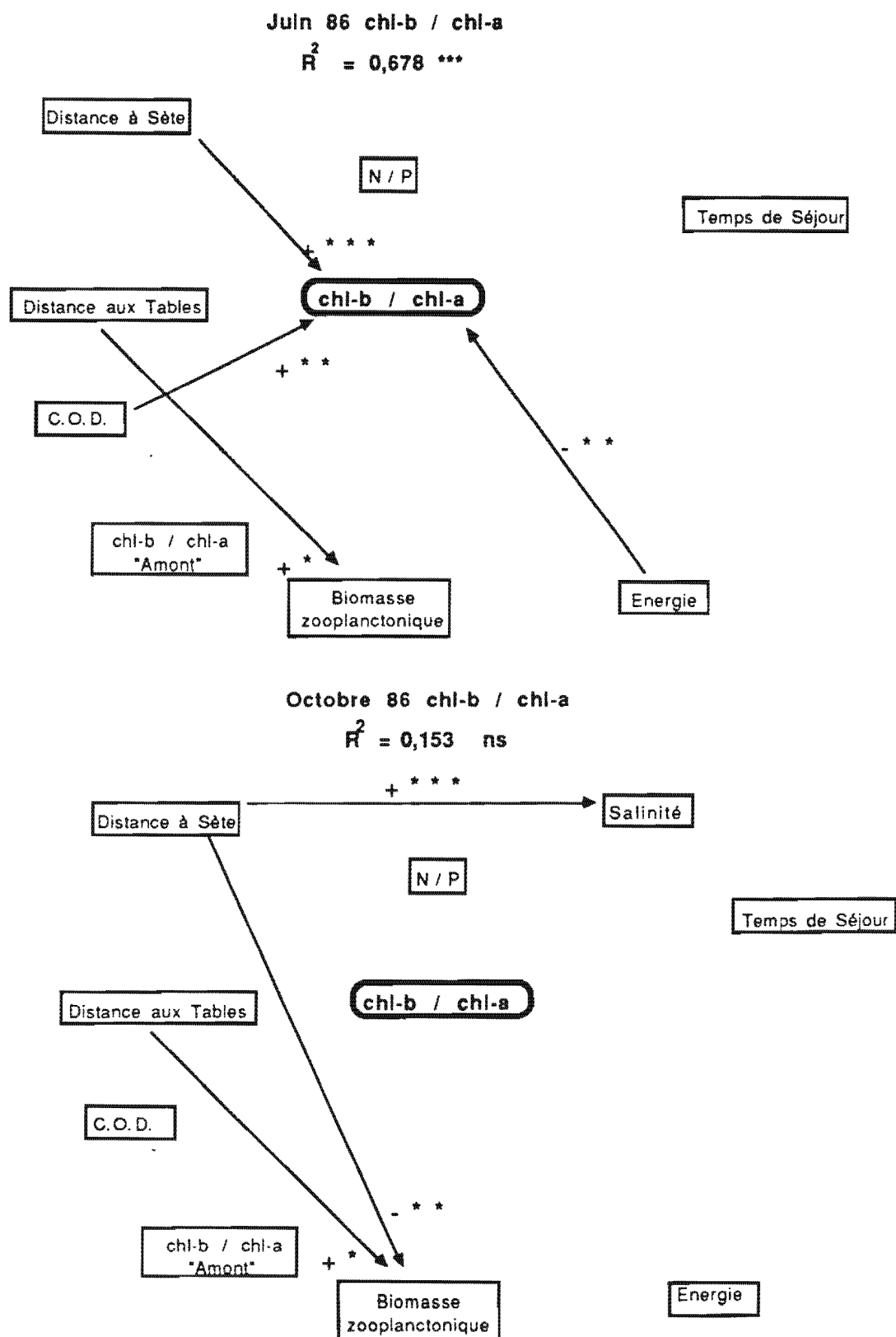
Annexe 8. Résultats de la modélisation du rapport Chl c / Chl a (chapitre V) pour les campagnes de juin et octobre 86. (* $p \leq 0,05$; ** $p \leq 0,01$; *** $p \leq 0,001$, les sigles [- +] indiquent le sens de la relation entre la variable à expliquer et la variable explicative)



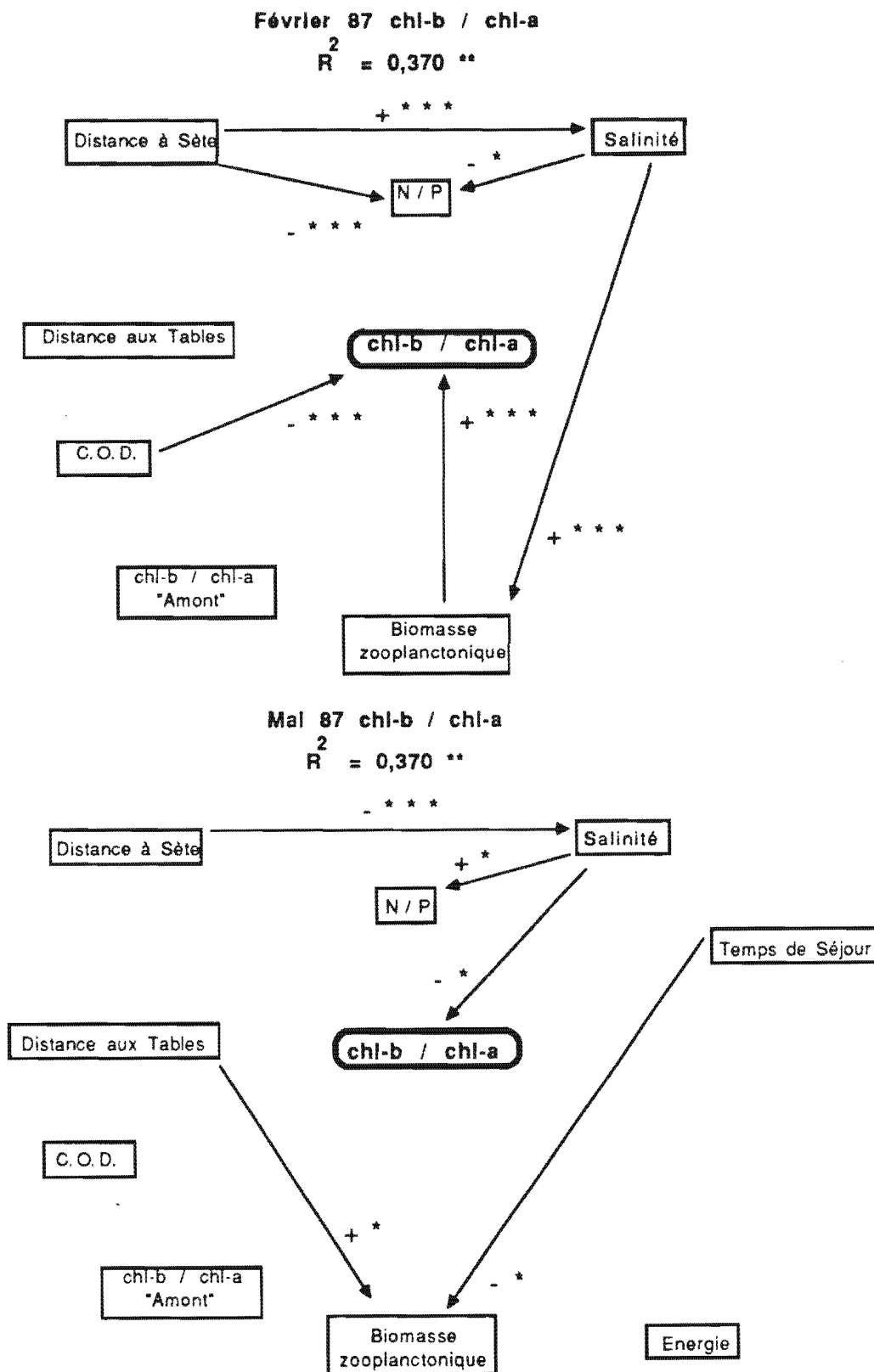
Annexe 9. Résultats de la modélisation du rapport Chl *c* / Chl *a* (chapitre V) pour les campagnes de février et mai 87. (* $p \leq 0,05$; ** $p \leq 0,01$; *** $p \leq 0,001$, les sigles [- +] indiquent le sens de la relation entre la variable à expliquer et la variable explicative)



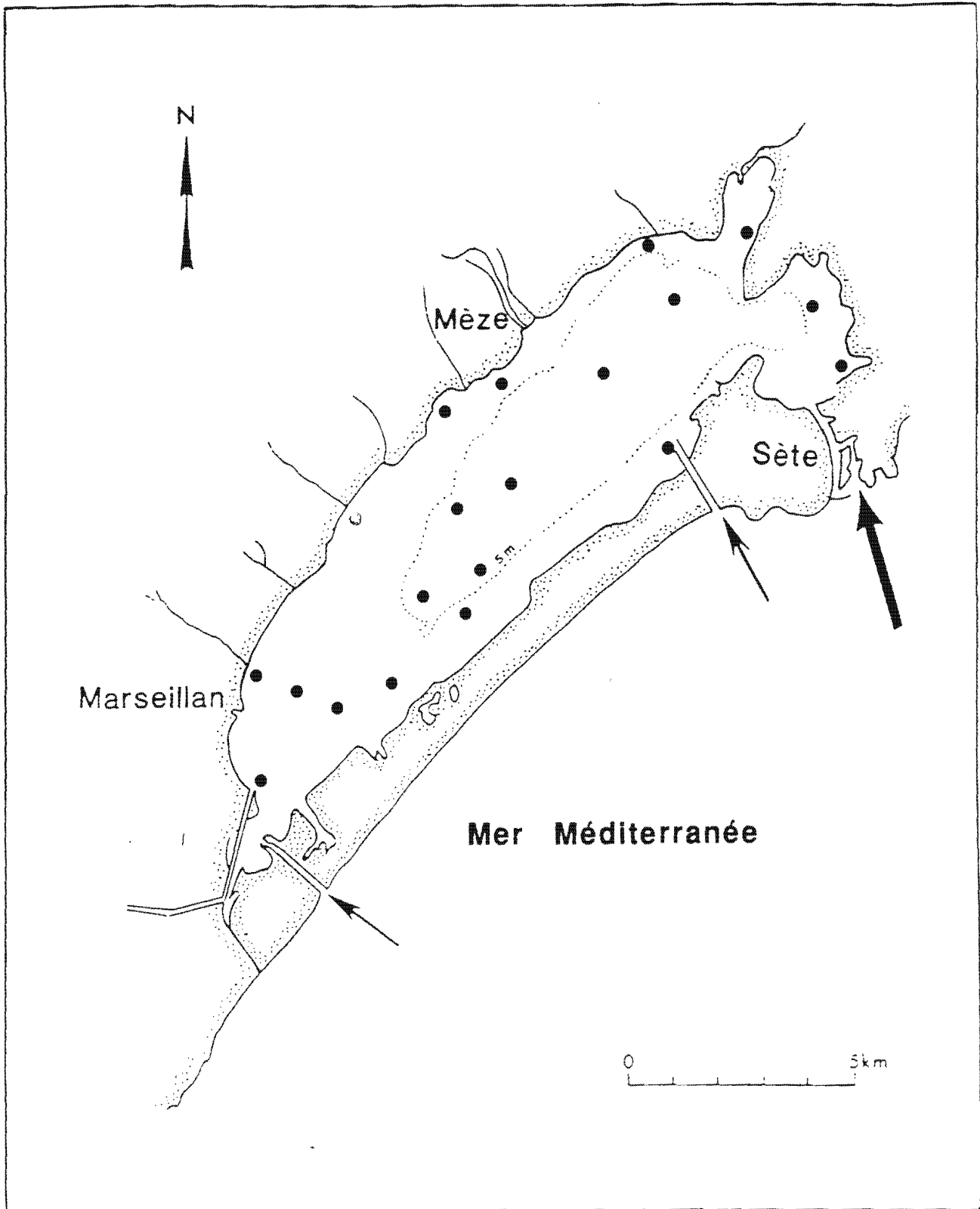
Annexe 10. Résultats de la modélisation du rapport Chl *b* / Chl *a* (chapitre V) pour les campagnes de juin et octobre 86. (* $p \leq 0,05$; ** $p \leq 0,01$; *** $p \leq 0,001$, les sigles [- +] indiquent le sens de la relation entre la variable à expliquer et la variable explicative)



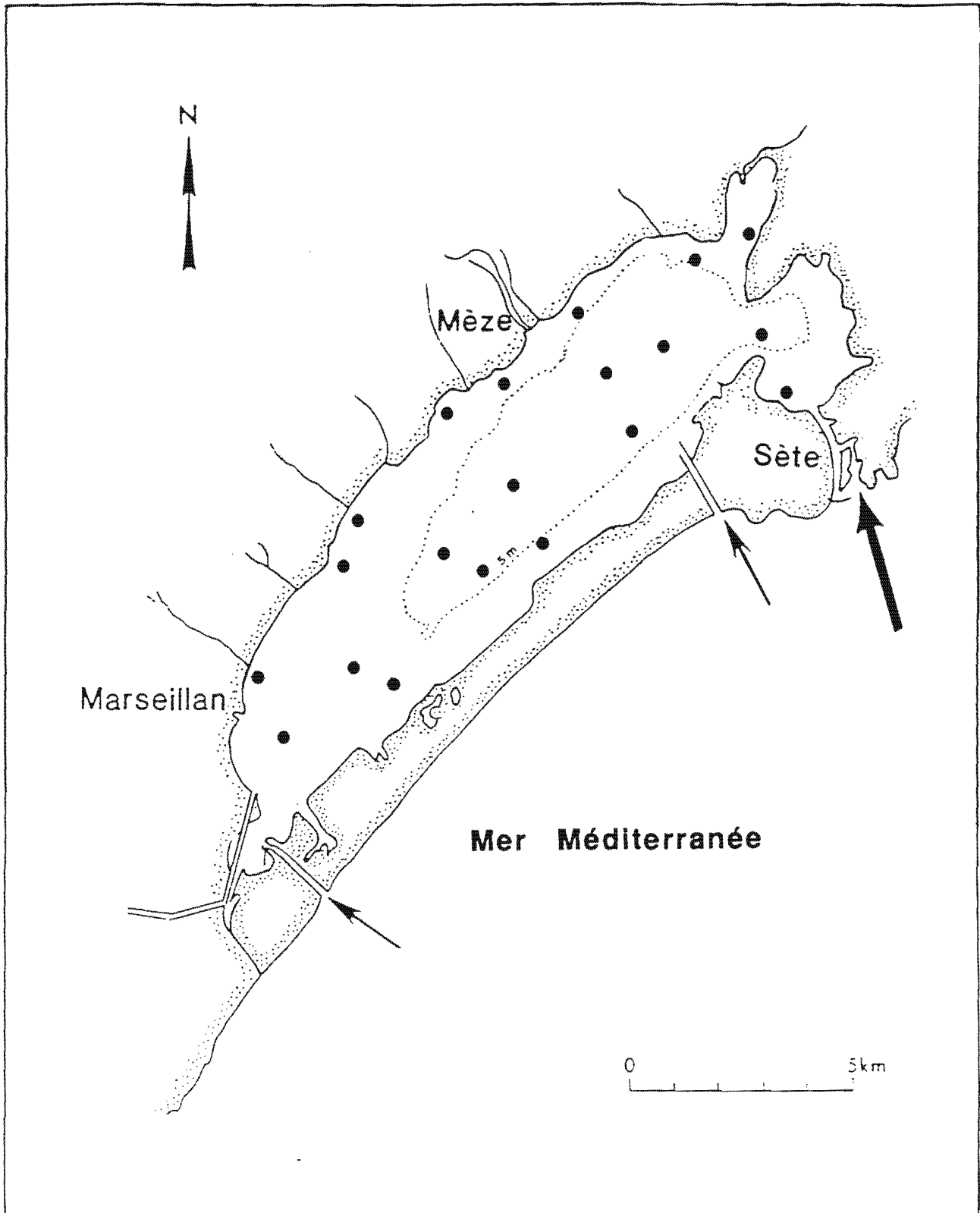
Annexe 11. Résultat de la modélisation du rapport Chl *b* / Chl *a* (chapitre V) pour les campagnes de février et mai 87. (* $p \leq 0,05$; ** $p \leq 0,01$; *** $p \leq 0,001$, les sigles [- +] indiquent le sens de la relation entre la variable à expliquer et la variable explicative)



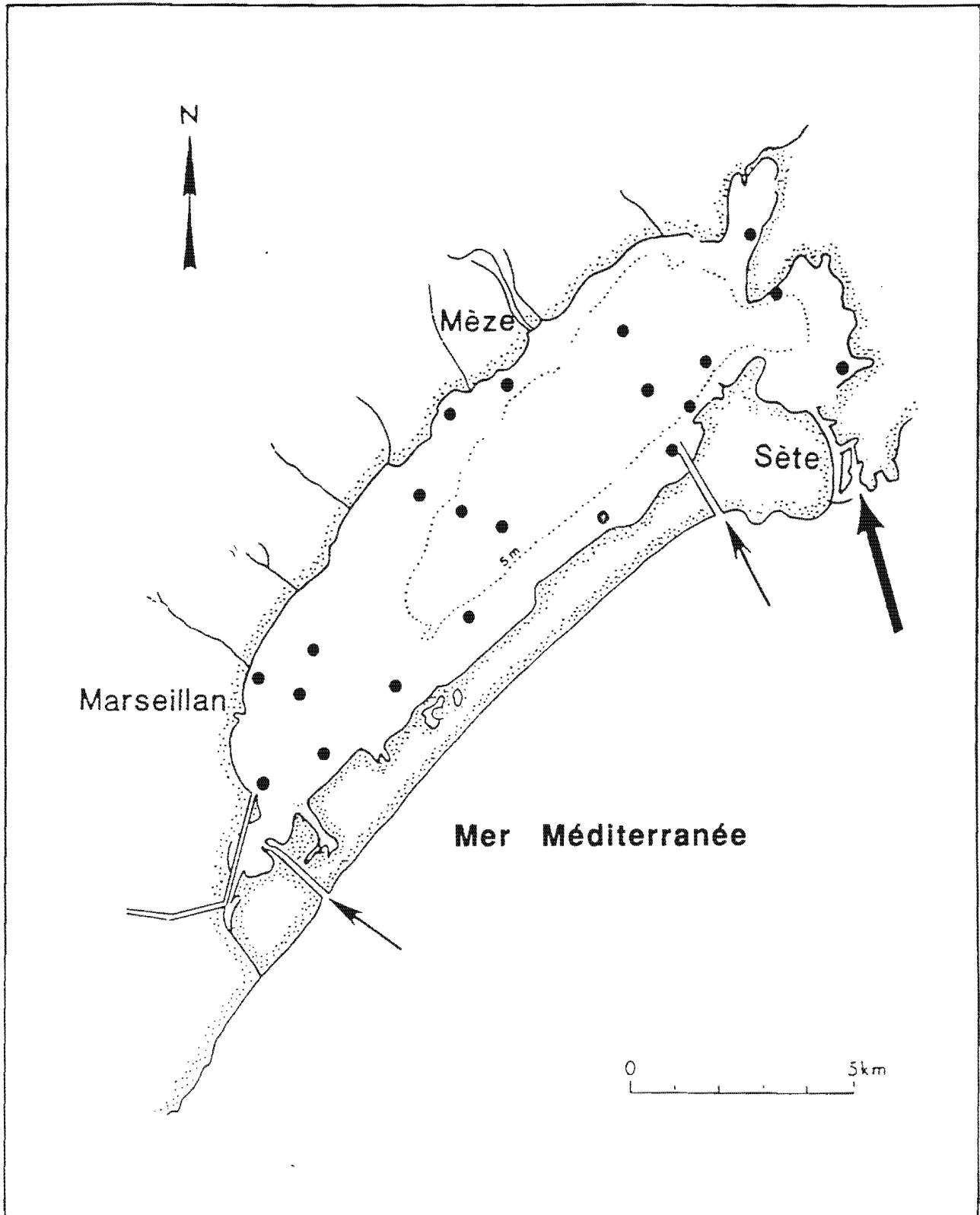
Station	Station	Station	Station	Station	Station
Matrice A	Matrice B	Matrice C	Matrice C	Matrice D "chl-a"	Matrice D "chl-a"
Groupement avec contrainte spatiale	Groupement avec contrainte spatiale	Groupement avec contrainte spatiale	Groupement sans contrainte spatiale	Groupement avec contrainte spatiale	Groupement sans contrainte spatiale
1	3	1	1	1	3
4	6	2	2	6	4
5	7	5	5	7	6
6	8	6	6	9	9
7	17	7	9	11	10
14	18	9	10	20	11
15	19	14	14	26	14
18	21	23	20	29	19
21	22	24	24	32	23
24	28	25	31	35	26
28	35	26	35	36	35
35	37	35	40	40	36
36	40	36	42	41	41
40	43	40	48	44	42
43	46	41	49	48	44
51	48	42	52	51	51
55	50	49	53	52	52
57	53	51	57	53	53
61	60	58	59	60	56
62	62	62	62	62	60
Station	Station	Station	Station		
Matrice D "chl-b/a"	Matrice D "chl-b/a"	Matrice D "chl-c/a"	Matrice D "chl-c/a"		
Groupement avec contrainte spatiale	Groupement sans contrainte spatiale	Groupement avec contrainte spatiale	Groupement sans contrainte spatiale		
1	1	1	3		
5	5	6	6		
6	6	7	9		
7	7	9	10		
9	9	12	12		
14	12	13	13		
15	14	17	14		
20	16	25	17		
21	19	26	28		
24	20	33	31		
25	25	36	34		
33	32	40	36		
35	34	41	40		
36	35	42	42		
40	37	44	45		
44	40	45	51		
52	44	51	53		
59	51	53	55		
61	52	55	59		
62	62	62	62		



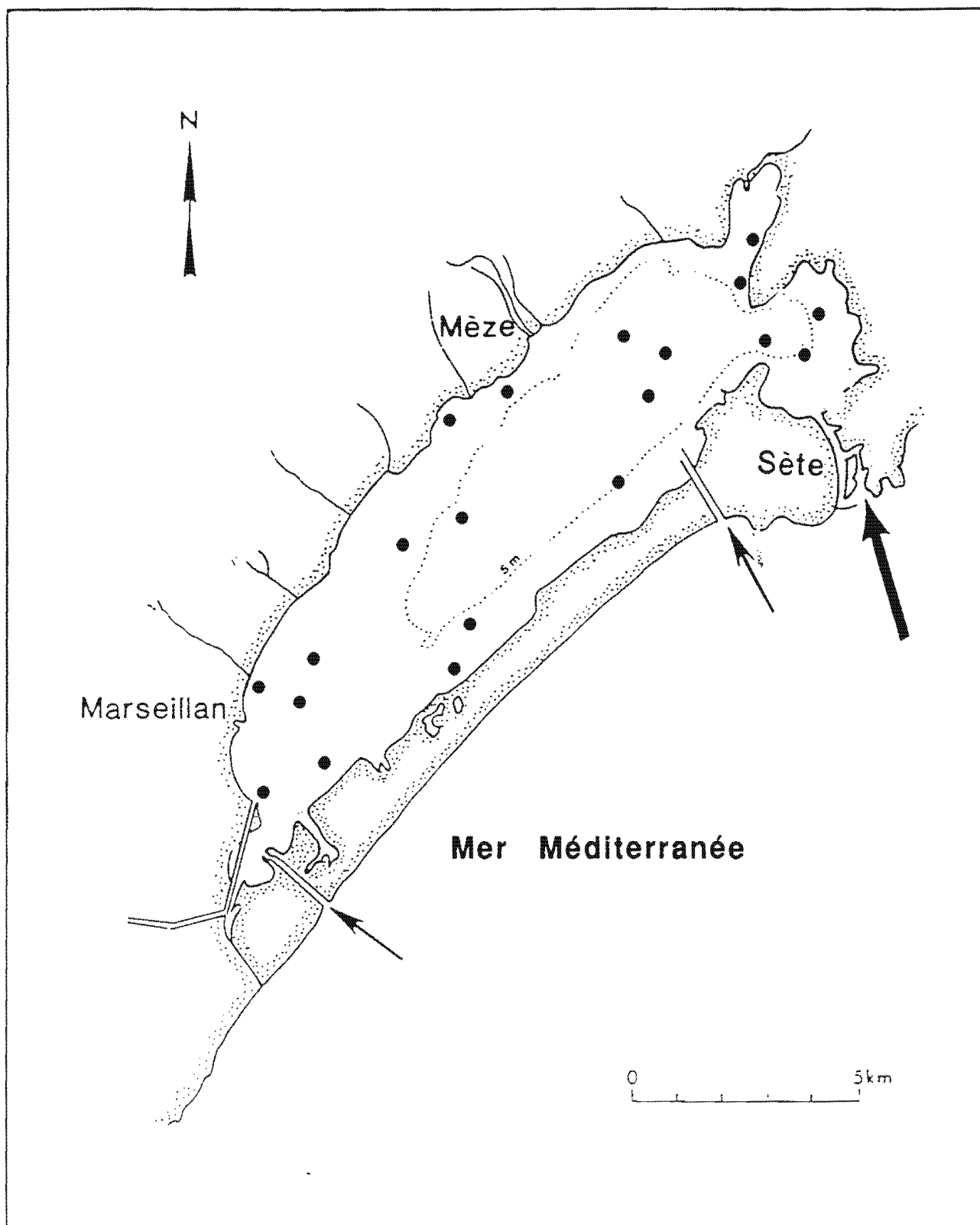
Annexe 13. Position des 20 stations sélectionnées en utilisant le groupement avec contrainte spatiale et la matrice A telle que présentée au chapitre VI.



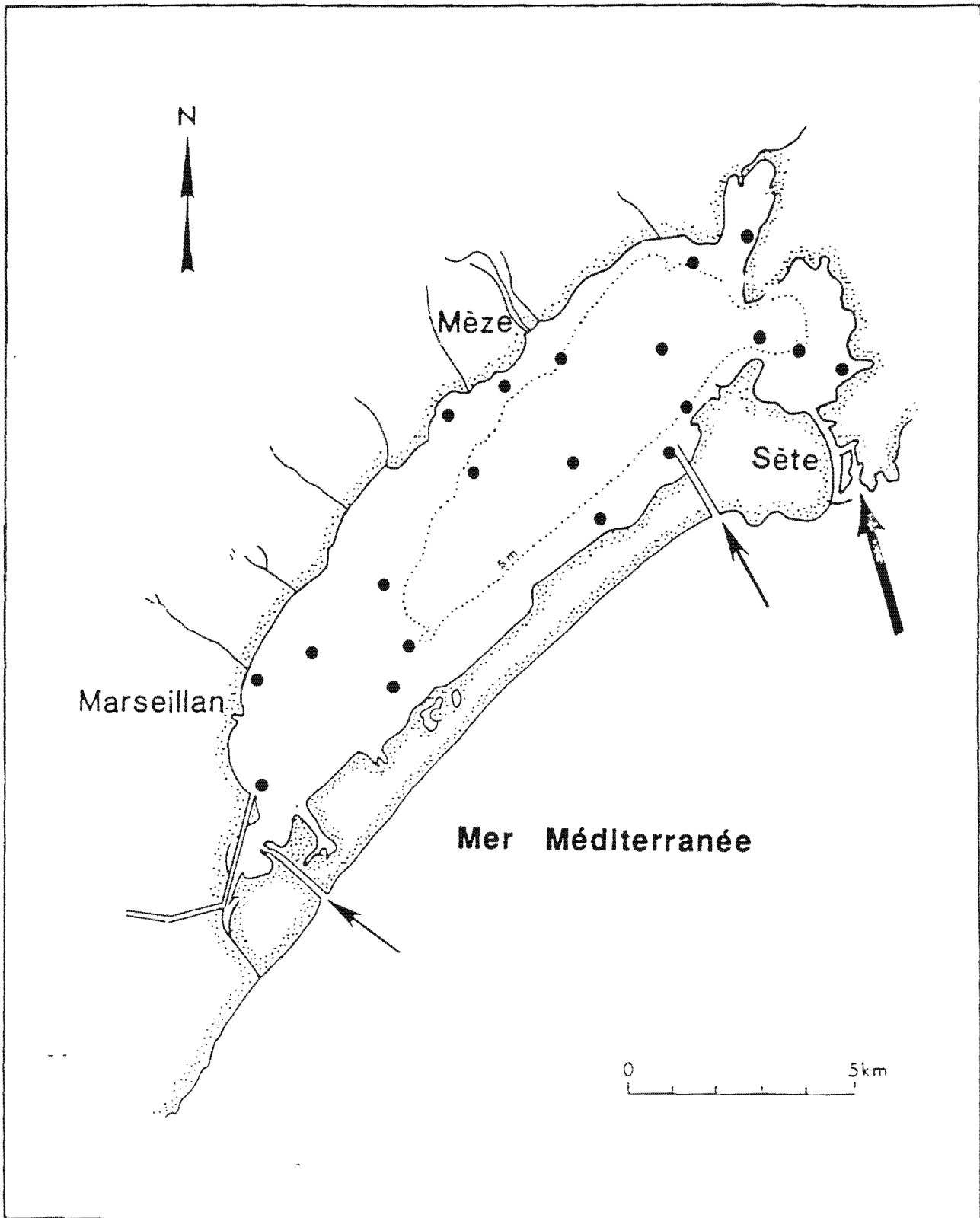
Annexe 14. Position des 20 stations sélectionnées en utilisant le groupement avec contrainte spatiale et la matrice B telle que présentée au chapitre VI.



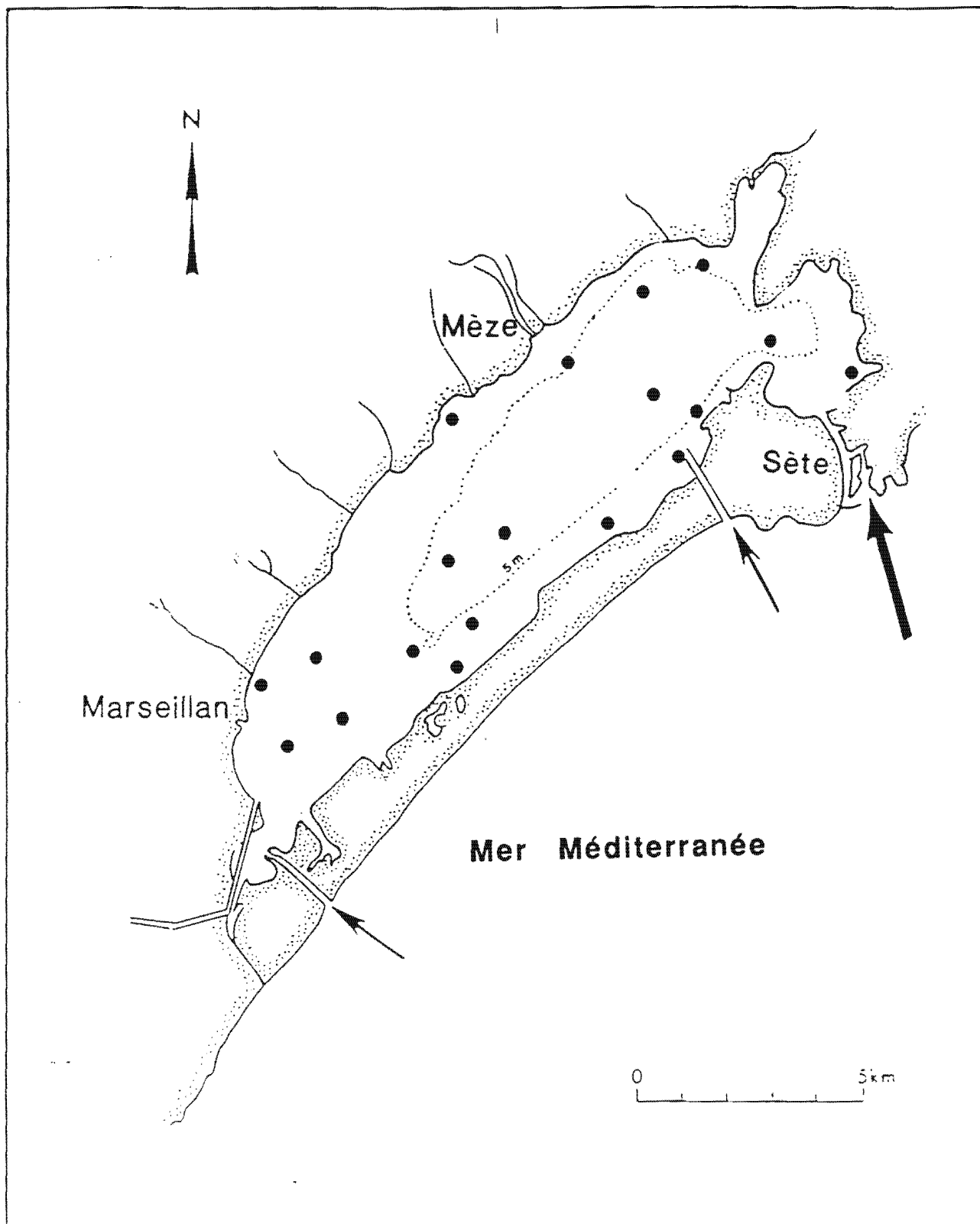
Annexe 15. Position des 20 stations sélectionnées en utilisant le groupement avec contrainte spatiale et la matrice C t telle que présentée au chapitre VI.



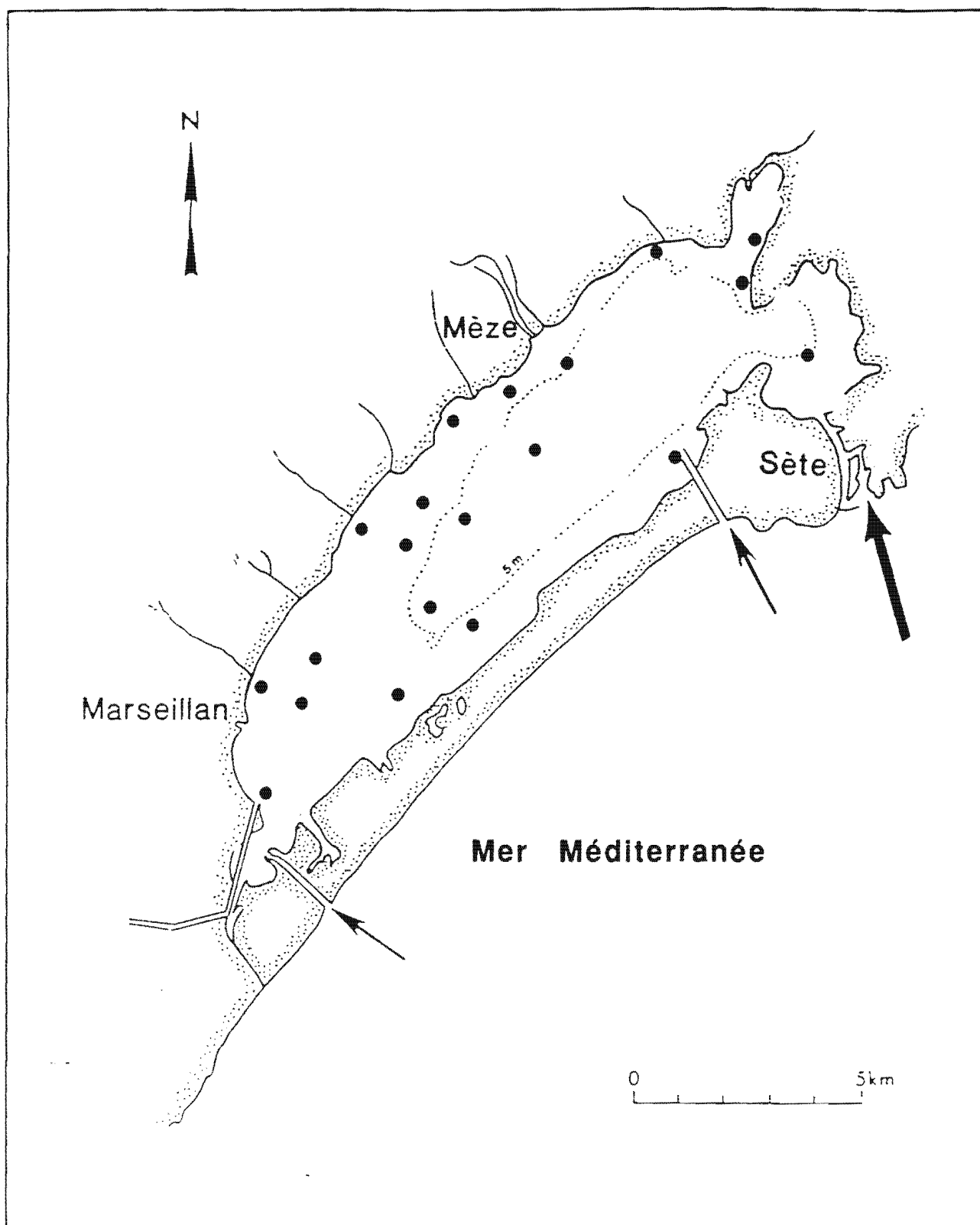
Annexe 16. Position des 20 stations sélectionnées en utilisant le groupement sans contrainte spatiale et la matrice C telle que présentée au chapitre VI.



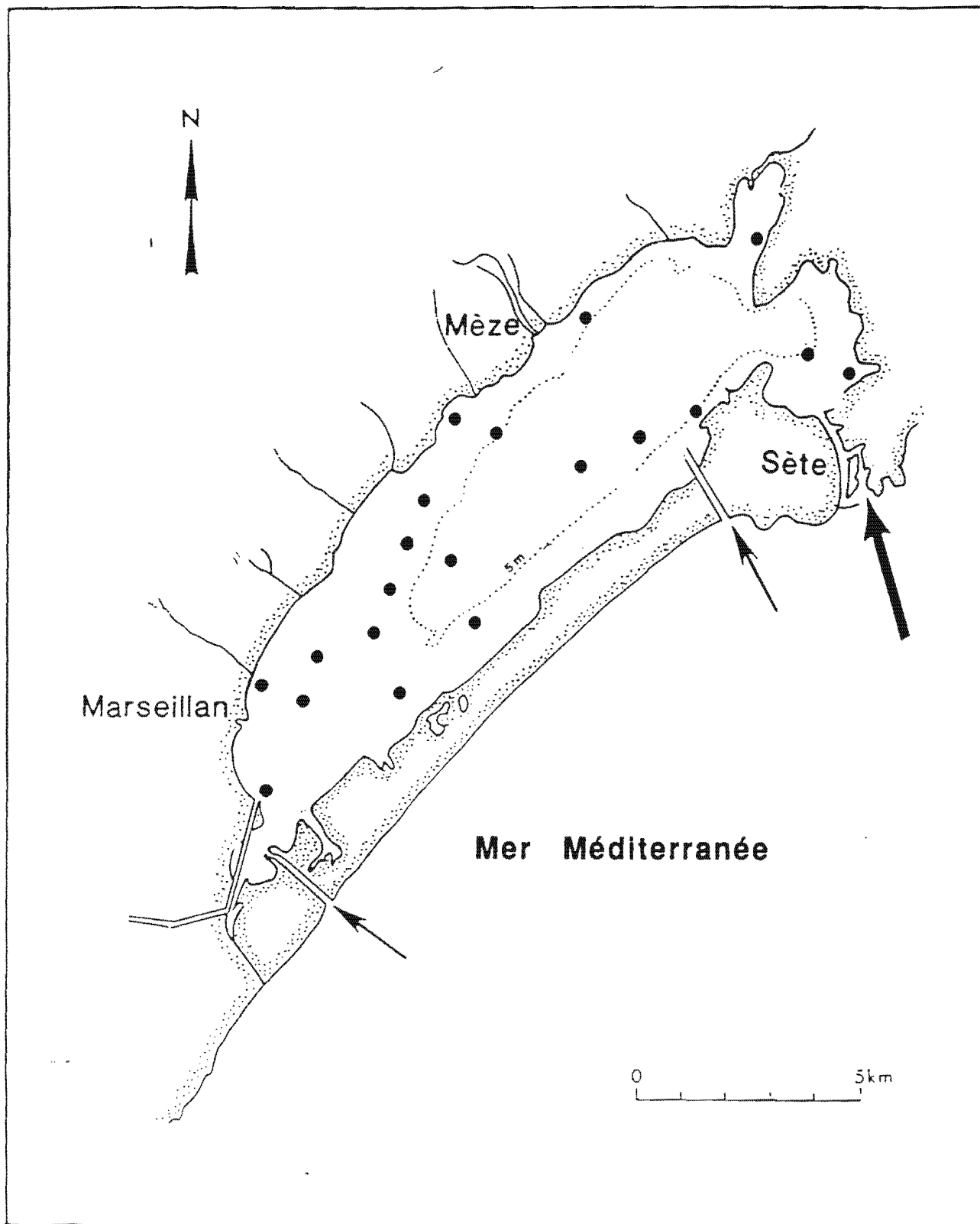
Annexe 17. Position des 20 stations sélectionnées en utilisant le groupement avec contrainte spatiale et la matrice D - Chl *a* telle que présentée au chapitre VI.



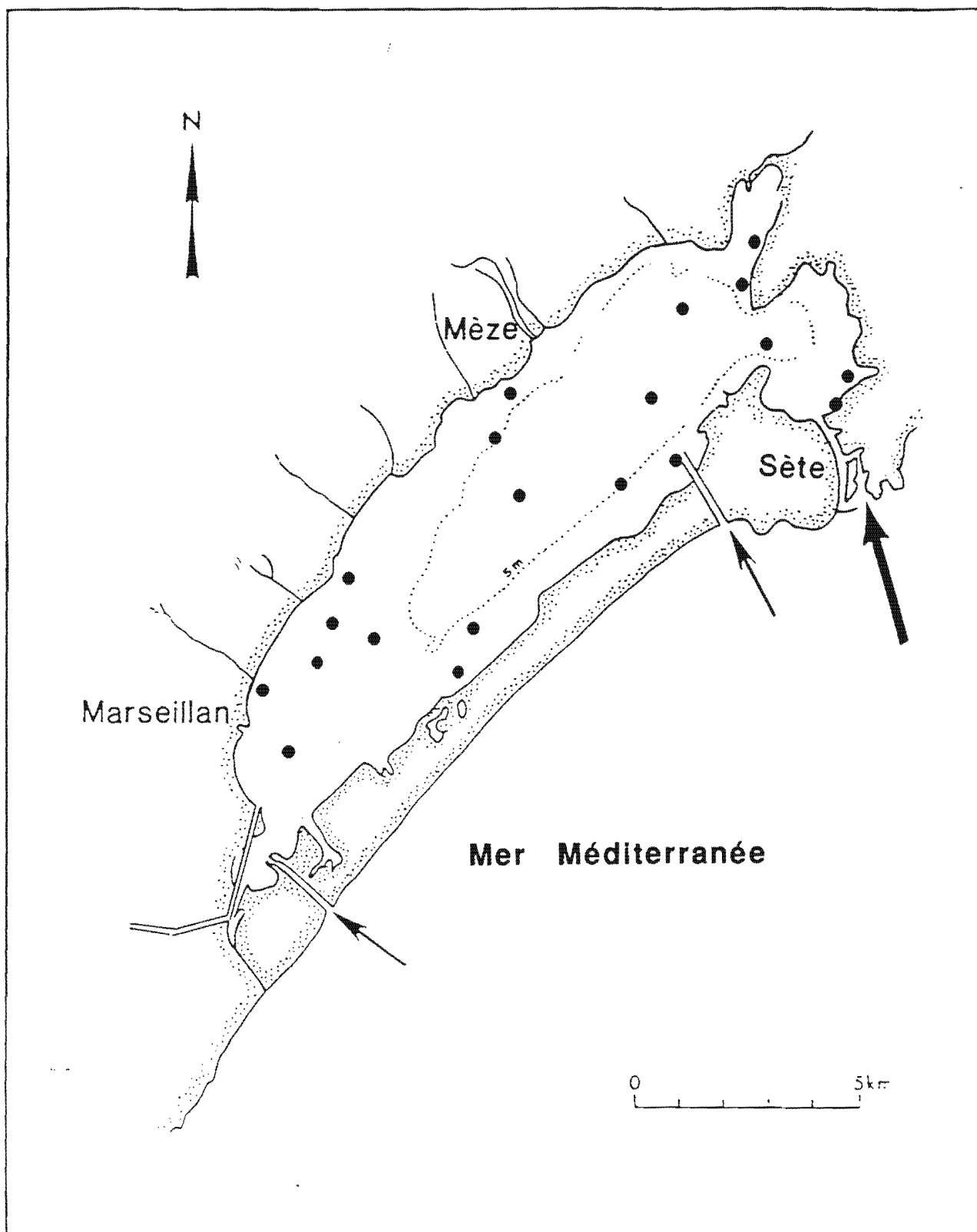
Annexe 18. Position des 20 stations sélectionnées en utilisant le groupement sans contrainte spatiale et la matrice D - Chl *a* telle que présentée au chapitre VI.



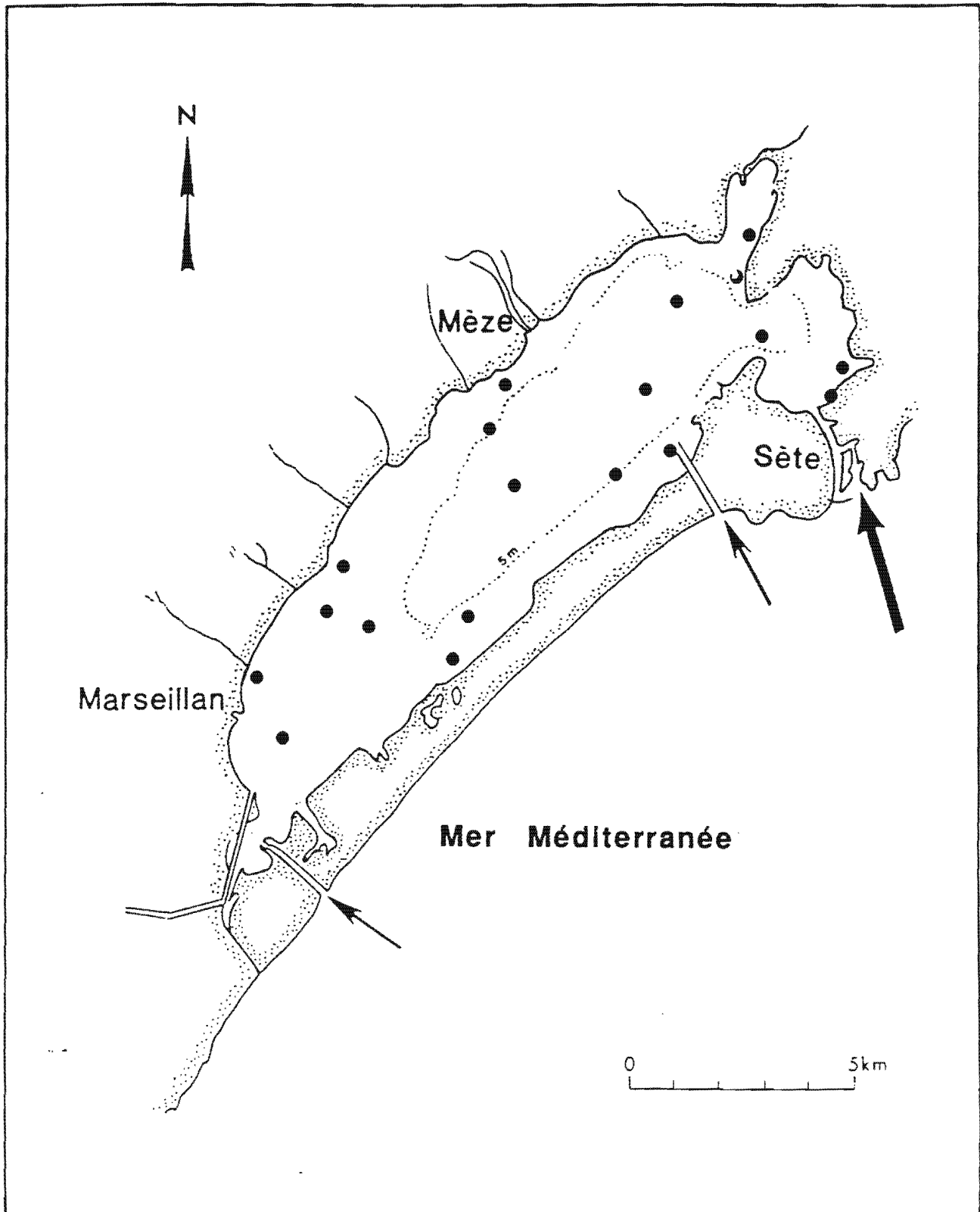
Annexe 19. Position des 20 stations sélectionnées en utilisant le groupement avec contrainte spatiale et la matrice $D - \text{Chl } b / \text{Chl } a$ telle que présentée au chapitre VI.



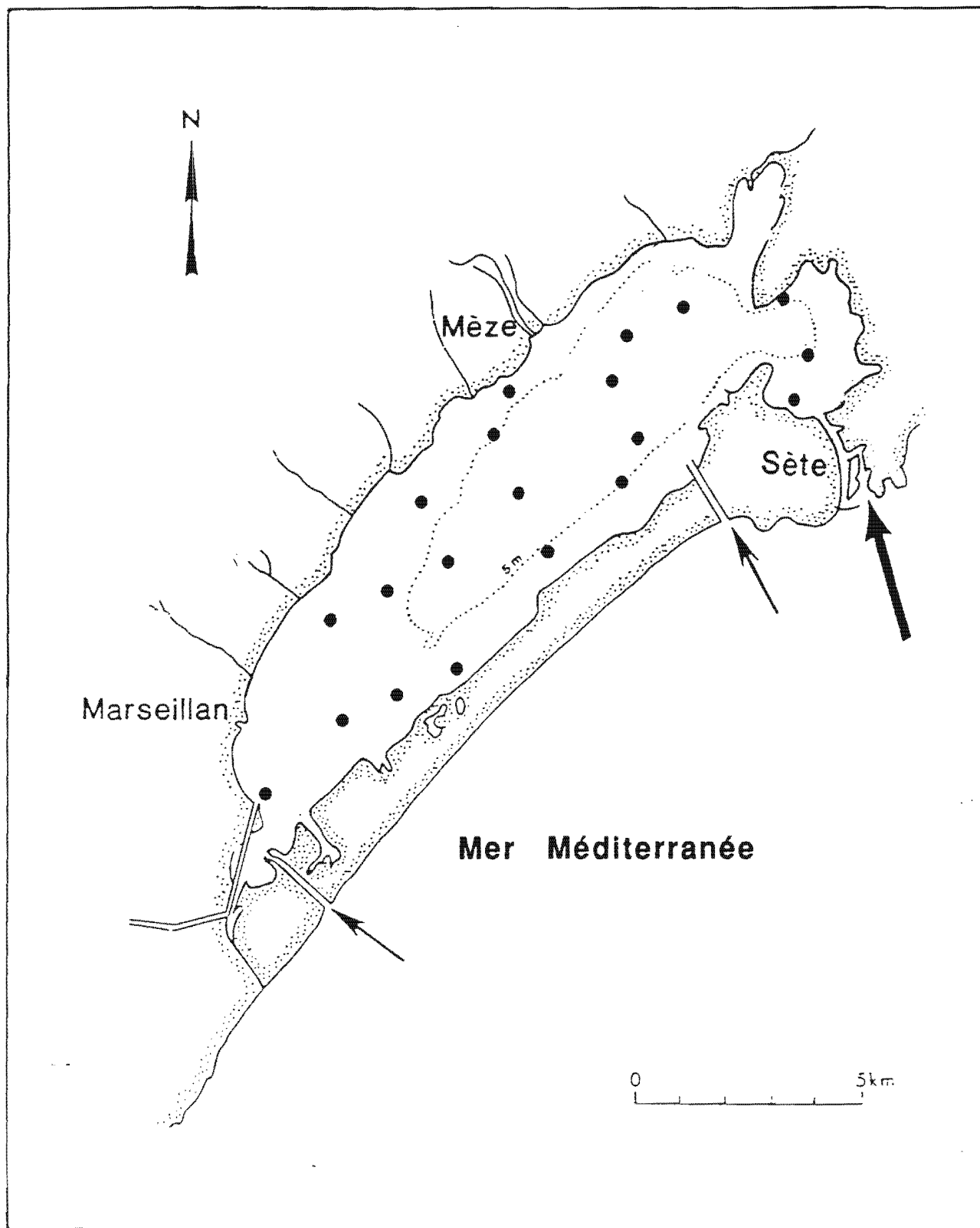
Annexe 20. Position des 20 stations sélectionnées en utilisant le groupement sans contrainte spatiale et la matrice $D - \text{Chl } b / \text{Chl } a$ telle que présentée au chapitre VI.



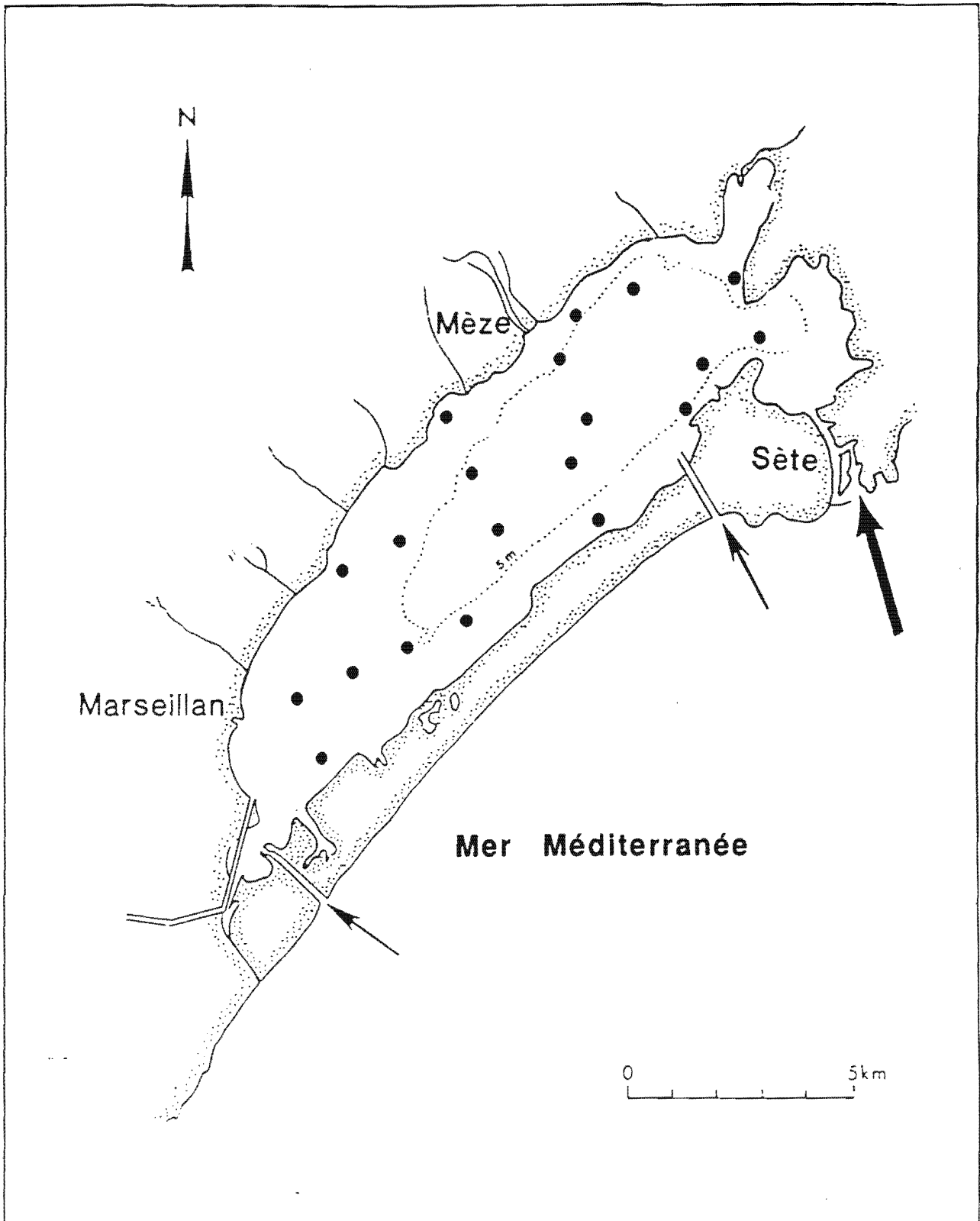
Annexe 21. Position des 20 stations sélectionnées en utilisant le groupement avec contrainte spatiale et la matrice D - Chl *c* / Chl *a* tel que présenté au chapitre VI.



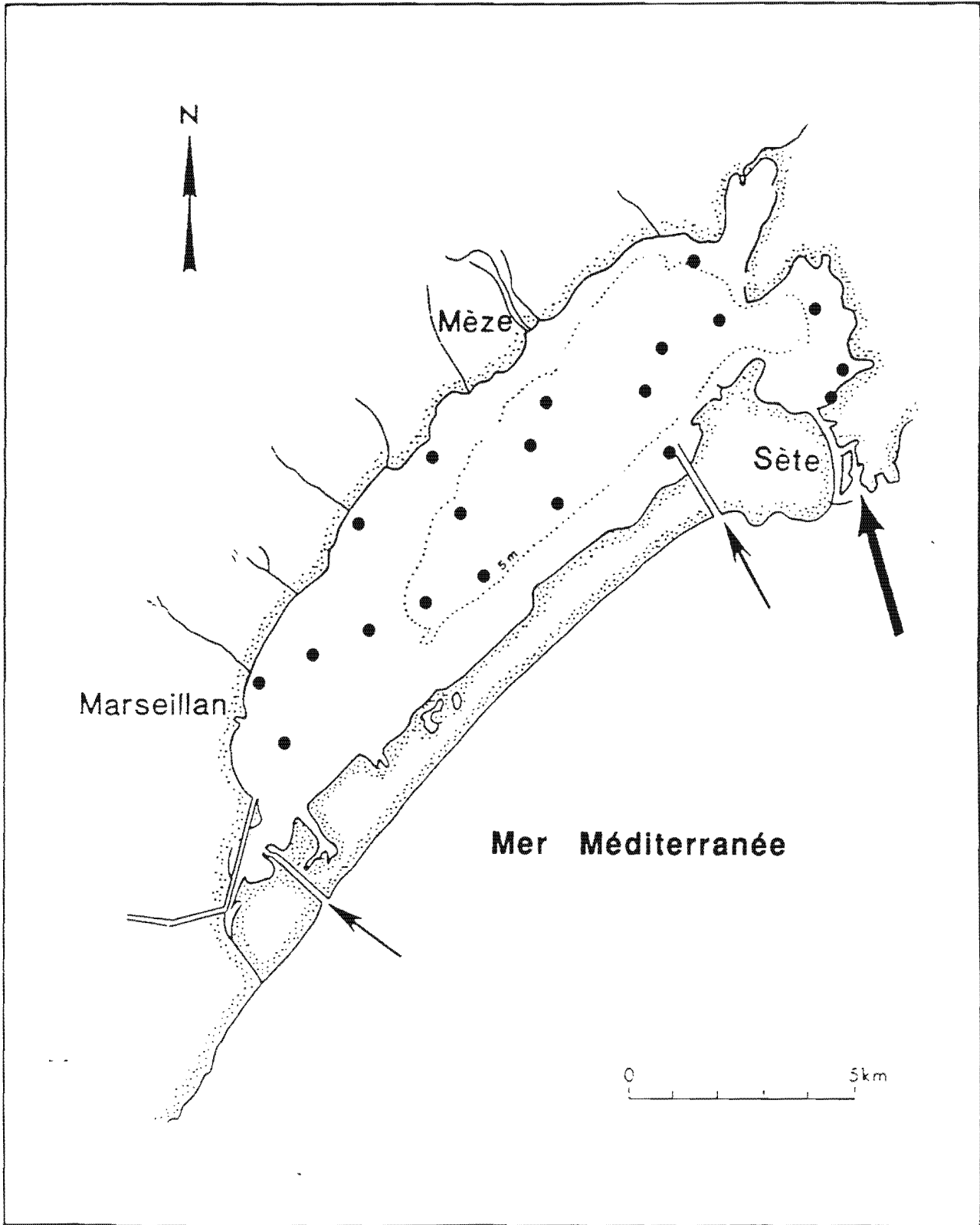
Annexe 22. Position des 20 stations sélectionnées en utilisant le groupement sans contrainte spatiale et la matrice D - Chl *c* / Chl *a* telle que présentée au chapitre VI.



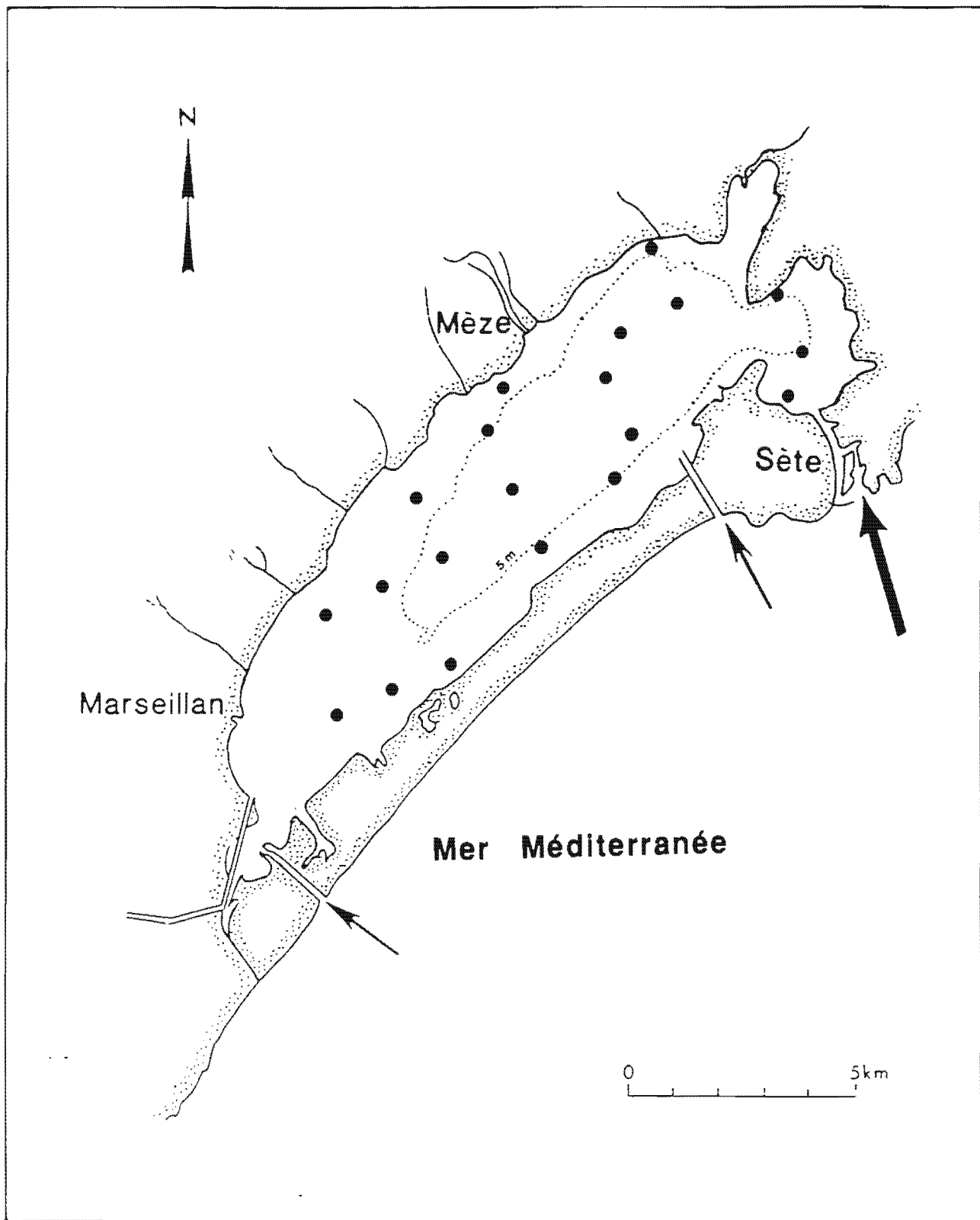
Annexe 23. Position des 20 stations sélectionnées en utilisant le plan systématique 1 tel que présenté au chapitre VI.



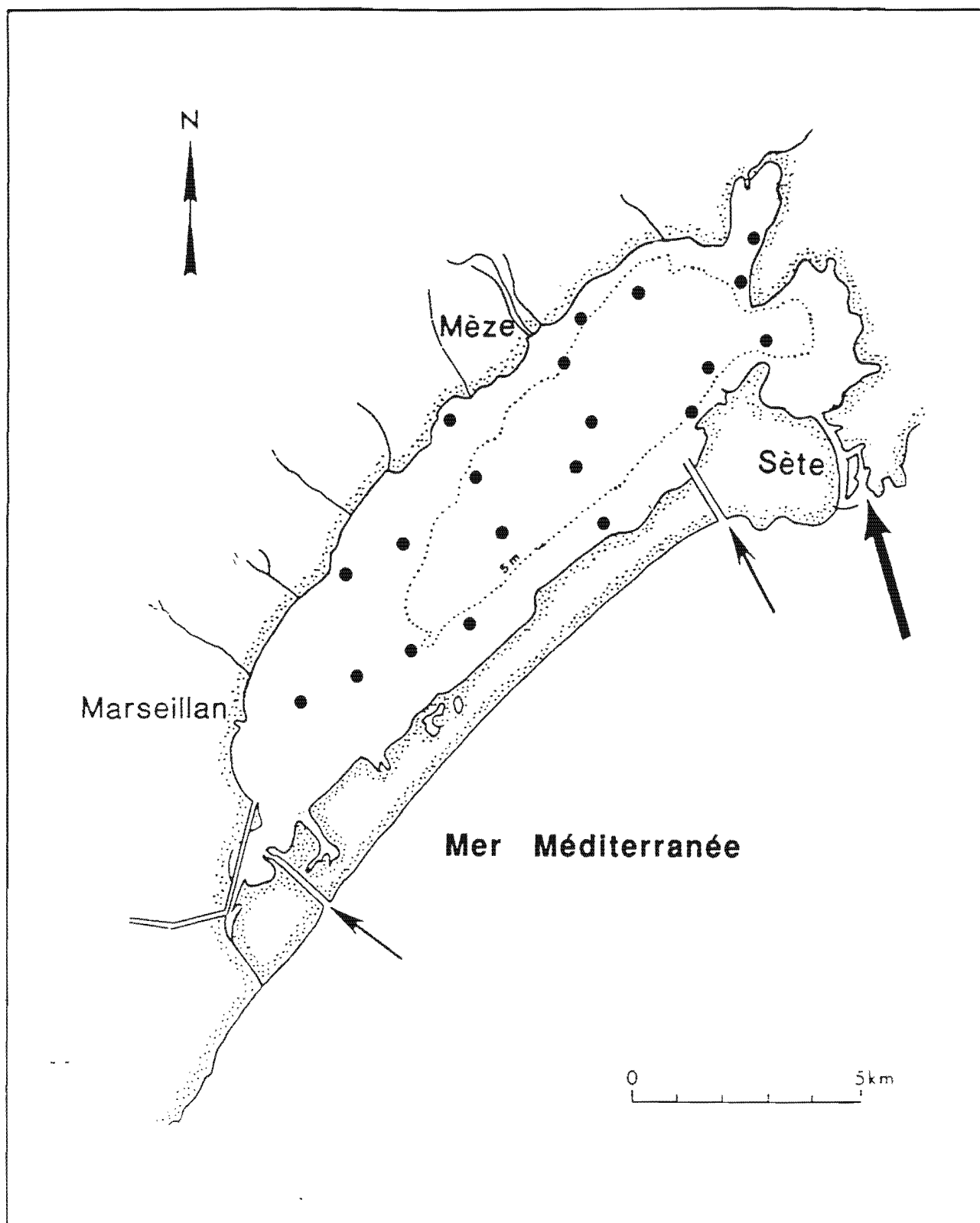
Annexe 24. Position des 20 stations sélectionnées en utilisant le plan systématique 2 tel que présenté au chapitre VI.



Annexe 25. Position des 20 stations sélectionnées en utilisant le plan systématique 3 tel que présenté au chapitre VI.



Annexe 26. Position des 20 stations sélectionnées en utilisant le plan systématique 4 tel que présenté au chapitre VI.



Annexe 27. Position des 20 stations sélectionnées en utilisant le plan systématique 5 tel que présenté au chapitre VI.

JARRY, Vincent, 1990. Etude pluridisciplinaire en écologie lagunaire (étang de Thau, France): stratégie d'échantillonnage et organisation spatiale du phytoplancton.

Université des Sciences et Techniques du Languedoc (Montpellier II)

Une étude pluridisciplinaire sur l'écologie de l'étang de Thau a permis de récolter une quantité importante d'information, à quatre périodes différentes de l'année (1986-1987), basée sur un réseau de 63 stations réparties selon un maillage carré de 1 km.

Fort de cette information multivariée nous proposons une méthodologie pour sélectionner un sous-ensemble de station (20) permettant de reproduire la répartition spatiale d'une dizaine de variables environnementales.

Après cette première réflexion sur la stratégie d'échantillonnage, nous abordons en deux étapes l'étude du phytoplancton de l'étang de Thau. En premier lieu, en comparant la répartition spatiale de pigments chlorophylliens (chlorophylle *a*, chlorophylle *b* et chlorophylle *c*) avec celle des communautés phytoplanctoniques.

Cette étude descriptive permet, en deuxième lieu, de proposer un modèle explicatif de la biomasse phytoplanctonique. Ce modèle utilise des variables environnementales telles que la salinité, la filtration des coquillage, les éléments nutritifs et l'hydrodynamisme. Il explique jusqu'à 70% de la biomasse phytoplanctonique et met en opposition le comportement des taxons d'origine marine et continentale.

Finalement, grâce à l'étude de la biomasse phytoplanctonique, nous abordons de nouveau la réflexion sur la stratégie d'échantillonnage, mais cette fois-ci orientée sur la capacité d'un sous-échantillonnage (20 stations) de permettre une modélisation adéquate de la biomasse phytoplanctonique.

Mots-Clés: Phytoplancton, pigments chlorophylliens, structure des communautés, répartition spatiale, écologie lagunaire, modélisation écologique, stratégie d'échantillonnage, analyses multivariées.

JARRY, Vincent, 1990. A multidisciplinary study of lagoon ecology (Thau lagoon, France): sampling strategy and spatial organization of phytoplankton.

Université des Sciences et Techniques du Languedoc (Montpellier II).

Significant information about the ecology of Thau lagoon, at 4 different time periods during the year 1986-87, was conducted through a multidisciplinary study involving a network of 63 stations, based on a 1 km resolution grid.

We propose a methodology allowing the selection of a subset of 20 stations and the use of the corresponding multivariate information in order to reproduce the spatial distribution of various environmental variables in the lagoon.

We subsequently proceeded with a two-step study of the Thau lagoon phytoplankton communities. Firstly, we compare the spatial distribution of chlorophyllous pigments (Chlorophyll *a*, *b* and *c*) in the lagoon with the phytoplanktonic communities' spatial distribution.

A mathematical model explaining the phytoplankton biomass in terms of environmental variables is derived from the previous descriptive studies. This model comprises environmental variables such as salinity, the filtration rate of bivalves, the concentration of nutrients and the hydrology of the basin. The model explains as much as 70% of the planktonic biomass and reveals the opposition of behaviour between marine and continental taxa.

Finally, using the previous planktonic biomass study, we reanalyse the sampling methodology in order to assess the ability of a subset of stations to adequately model phytoplankton biomass.

Key words: phytoplankton, chlorophyllous pigments, community structure, spatial distribution, lagoon ecology, ecological modelling, sampling strategy, multivariate analysis.