

Distribution quantitative de la macrofaune benthique des sables intertidaux du bassin d'Arcachon

Macrozoobenthos intertidal,
Peuplements endofauniques
Biomasses
Bassin d'Arcachon
Ordination

Intertidal macrozoobenthos
Infaunal assemblages
Biomass
Arcachon Bay
Ordination

Guy BACHELET^a et Jean-Claude DAUVIN^b

^a Laboratoire d'Océanographie Biologique, Centre d'Océanographie et de Biologie Marine, CNRS et Université de Bordeaux I, 2, rue du Professeur Jolyet, 33120 Arcachon, France.

^b Laboratoire de Biologie des Invertébrés Marins et Malacologie, Muséum National d'Histoire Naturelle, 57, rue Cuvier, 75231 Paris Cedex 05, France.

Reçu le 26/11/92, révisé le 29/01/93, accepté le 1/02/93.

RÉSUMÉ

La composition spécifique et la distribution spatiale des peuplements de macrofaune des sables intertidaux du bassin d'Arcachon (SW France) ont été déterminées à partir d'un échantillonnage quantitatif de vingt stations, réalisé à la fin de l'hiver 1988. L'ensemble de ces stations était représentatif des divers biotopes sableux de la baie, à l'exclusion des plages de mode battu. Un total de 150 espèces macrobenthiques (> 1 mm) ont été récoltées. Les densités variaient, selon les stations, de 89 à 52000 ind.m⁻² (avec une forte dominance du gastéropode *Hydrobia ulvae* dans certains sites) et les biomasses de 1,3 à 42,5 g.m⁻².

Treize espèces supplémentaires, appartenant à la méiofaune temporaire et à la petite macrofaune, ont été échantillonnées dans la fraction de tamisage 1 mm-100 µm ; dans cette fraction, les plus fortes contributions numériques étaient celles des juvéniles d'*H. ulvae* dans la partie interne de la baie et du polychète *Parapionosyllis gestans* dans la partie externe. Pour l'ensemble des stations étudiées, la densité moyenne des individus > 100 µm était voisine de 35000 ind.m⁻². Une analyse factorielle des correspondances suivie d'une classification ascendante hiérarchique ont permis d'identifier six unités de peuplement. Deux peuplements, établis dans la partie interne de la baie, se rattachent à la communauté boréale à *Macoma*, l'un représentant un faciès de dessalure de cette communauté, l'autre étant un faciès sableux à dominance de *Cerastoderma edule*. Trois autres peuplements, plus riches en espèces, sont caractérisés par des espèces appartenant à la communauté boréo-lusitanienne à *Tellina* et se trouvent en position intermédiaire ou externe dans la baie. Une sixième unité est constituée par un peuplement de sables fins dunaires à *Ophelia bicornis*.

Une analyse discriminante incluant cinq descripteurs physiques (niveau hypsométrique, salinité, médiane du sédiment, contenus en pélites et en matière organique) a montré la prépondérance des deux premiers facteurs dans l'ordination des stations. Cependant, seules 65 % des stations sont, selon les cinq facteurs retenus, correctement classées dans les groupes de stations définis par l'analyse des correspondances. Parmi les autres paramètres potentiels intervenant dans la distribution des peuplements, l'importance de l'exposition aux vagues et de la circulation des masses d'eau est discutée. Les stations de mode abrité ont une biomasse moyenne de 22,8 g.m⁻² et une richesse spécifique moyenne de 17,7 espèces ; ces valeurs sont, respectivement, de 11,5 s m⁻² et 36,1 espèces en mode semi-abrité.

Oceanologica Acta, 1993. 16, 1, 83-97.

ABSTRACT

The quantitative distribution of benthic macrofauna in intertidal sands of Arcachon Bay

The species composition and spatial distribution of macrofaunal assemblages in intertidal sands of Arcachon Bay, on the southwestern Atlantic coast of France, were investigated through a quantitative sampling of twenty stations representative of the various sandy habitats found in the bay, excluding the exposed beaches. Sampling was done on a single occasion, during the winter of 1988. A total of 150 macrobenthic species (> 1 mm) were collected. The abundance of macrofauna ranged from 89 to 52000 ind.m⁻² (with a high dominance of the gastropod *Hydrobia ulvae* in some sites) and the biomass ranged from 1.3 to 42.5 g.m⁻² dry weight.

Thirteen additional species (belonging to temporary meiofauna and small macrofauna) were also sampled in the sieving fraction comprised between 1 mm and 100 µm. In this size fraction, the highest densities were those of *H. ulvae* juveniles in the inner bay and the small polychaete *Parapionosyllis gestans* in the outer bay. Mean abundance of total fauna > 100 µm (excluding permanent meiofauna) was about 35000 ind.m⁻² in both sheltered and semi-exposed stations.

A correspondence analysis of the distribution of species among stations followed by an automatic hierarchical classification identified six benthic assemblages, which were also characterized in terms of species dominance, constancy and fidelity. Two assemblages, corresponding to the boreal *Macoma* community, were distinguished in the sands at mid-tide level in the inner part of the bay:

- station-group A was characterized by *Neomysis integer* and *Streblospio shrubsoalii*, together with a low number of species occurring in low-salinity estuarine waters;
- station-group B, with *Cerastoderma edule*, *Arenicola marina*, and *Nereis diversicolor* as characteristic species, was a sandy facies of the *Macoma* community dominated by *C. edule*.

Three other assemblages, each with a high species richness, included several species of the boreal Lusitanian *Tellina* community:

- station-group C: a *Eunice vittata-Tubificoides benedeni* assemblage at lower tidal levels in the central part of the bay;
- station-group D: a *Ruditapes decussatus-Goniada emerita* assemblage at mid-tidal levels of the outer bay;
- station-group E: an *Echinocardium cordatum-Magelona mirabilis-Aonides oxycephala* assemblage at lower tidal levels of the outer bay.

A sixth assemblage (station-group F) was an *Ophelia bicornis-Bathyporeia sarsi* assemblage in fine dune sands of the outer bay.

A discriminant analysis including five environmental variables (tidal level, salinity, sediment median, fine particles and organic contents) revealed the first two variables to be the most important factors in the ordination of stations. With these five variables, only 65 % of the stations were correctly classified in the station-groups identified by correspondence analysis. Among the other possible factors governing the distribution of benthic assemblages, the importance of both exposure and circulation of water masses is stressed. Sheltered stations had a mean biomass of 22.8 g.m⁻² dry weight and a mean species richness of 17.7 species; in semi-exposed stations, these values were 11.5 g.m⁻² dry weight and 36.1 species.

Oceanologica Acta, 1993. 16, 1, 83-97.

INTRODUCTION

Par leur localisation à l'interface continent-océan, les milieux côtiers et estuariens sont soumis à diverses agressions d'origine anthropique, en particulier des apports organiques et minéraux excédentaires, à l'origine de phénomènes d'eutrophisation affectant un nombre croissant de

zones géographiques (Rosenberg, 1985) et susceptibles d'induire des modifications importantes, à la fois qualitatives et quantitatives, au sein du macrozoobenthos (Beukema et Cadée, 1986 ; Baden *et al.*, 1990; Beukema, 1991). L'appréciation de l'impact local de ces perturbations éventuelles sur la macrofaune rend nécessaire l'établissement d'un état de référence préalable sur la répartition des

communautés benthiques et leur richesse, état qui fait encore défaut dans beaucoup de zones potentiellement sensibles.

Le bassin d'Arcachon, baie semi-fermée située sur le littoral français du golfe de Gascogne et important centre de production ostréicole, constitue l'une de ces zones sensibles dont la faune benthique a paradoxalement fait l'objet de très peu d'études quantitatives, alors que de nombreux travaux de taxonomie et de faunistique y ont été réalisés depuis le milieu du XIX^{ème} siècle. Plusieurs études exhaustives ont été consacrées à l'écologie de la macrofaune et à la composition spécifique des divers biotopes du bassin: chenaux (Lubet, 1956 *b* ; Bouchet, 1968), herbiers de *Zostera marina* (Lubet, 1956 *a*) et de *Z. noltii* (Auby, 1991), plages de modes battu et semi-abrité (Salvat, 1962, 1967 ; Renaud-Debyser et Salvat, 1963), plages de mode abrité (Amanieu, 1969), lagunes saumâtres aménagées en réservoirs à poissons (Amanieu, 1967). Des données comparatives sur les densités et biomasses du macro- et du méiobenthos ont été publiées par Renaud-Debyser et Salvat (1963) et Castel *et al.* (1989) pour un nombre limité de stations intertidales. Seules la macrofaune des herbiers intertidaux à *Z. noltii* (Auby, 1991) et celle des lagunes aménagées dans la partie orientale du bassin (Labourg, 1979 ; Thimel, 1988) ont fait l'objet d'une évaluation quantitative détaillée.

Le travail présenté ici constitue la première approche, à l'échelle de la baie, de la description quantitative des peuplements des substrats intertidaux à dominance sableuse du bassin d'Arcachon. Les principaux objectifs en sont : 1) d'estimer l'abondance et la biomasse du macrozoobenthos de substrat meuble, données qui serviront à la définition d'un état de référence et qui pourront être ultérieurement incorporées dans un modèle fonctionnel du bassin ; 2) d'identifier, par des techniques d'ordination et de classification, les différentes unités de peuplements ; et 3) de rechercher les facteurs environnementaux explicatifs de la distribution des peuplements. La caractérisation des peuplements de macrofaune *sensu stricto* est complétée par des données sur la macrofaune de taille < 1 mm et les stades juvéniles de la macrofaune («méiofaune temporaire» au sens de McIntyre, 1969), entité souvent négligée dans les études benthiques (Bachelet, 1990). Les caractéristiques quantitatives des peuplements subtidiaux des chenaux feront l'objet d'un travail ultérieur.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Site d'étude

Résultant de profondes transformations d'une paléolagune largement ouverte sur la mer et de l'ancien estuaire de l'Eyre sous l'effet conjugué de la houle et d'un transit sédimentaire littoral Nord-Sud, le bassin d'Arcachon (44° 40'N, 1° 10'W) est une lagune côtière mésotidale dont la forme est assimilable à un triangle équilatéral d'environ 20 km de côté (fig.1). D'une superficie totale de 156 km², le bassin est en communication permanente avec l'Océan Atlantique par deux chenaux («passes») relativement

étroits (2 à 3 km de largeur et environ 12 km de longueur) à son extrémité sud-ouest. D'importants échanges d'eau entre l'océan et le bassin se produisent à chaque marée, estimés à 370-400.10⁶ m³ en période de vive eau et à 130-200.10⁶ m³ en morte eau (Auby, 1991). Les apports d'eau douce, provenant en particulier de l'Eyre au sud-est, représentent annuellement 900.10⁶ m³ (Bouchet, 1985) à 1340.10⁶ m³ (Auby, 1991). Selon la localisation dans la baie, l'amplitude des marées varie de 2,82 m à 4,91 m lors des marées extraordinaires de vive eau d'équinoxe (coefficient 120), et de 0,87 m à 1,57 m lors des marées de morte eau les plus faibles [coefficient 20 (Amanieu, 1966 ; Gassiat, 1989)].

Les températures moyennes des eaux de surface fluctuent entre 21-22°C en été et 6-8°C en hiver, et restent relativement homogènes sur l'ensemble de la baie (Amanieu, 1966; Robert *et al.*, 1987). La salinité moyenne subit peu de variations annuelles (34-35) dans la partie sous influence océanique; les écarts de salinité s'accroissent en direction de l'intérieur du bassin, sous la double influence du faible renouvellement des eaux par la marée et des apports d'eau douce, pour atteindre 22-32 au voisinage de la côte orientale, voire moins de 15 localement (Bouchet, 1968).

Le domaine intertidal occupe environ 115 km², soit 74 % de la surface totale du bassin. Selon le mode, ou état

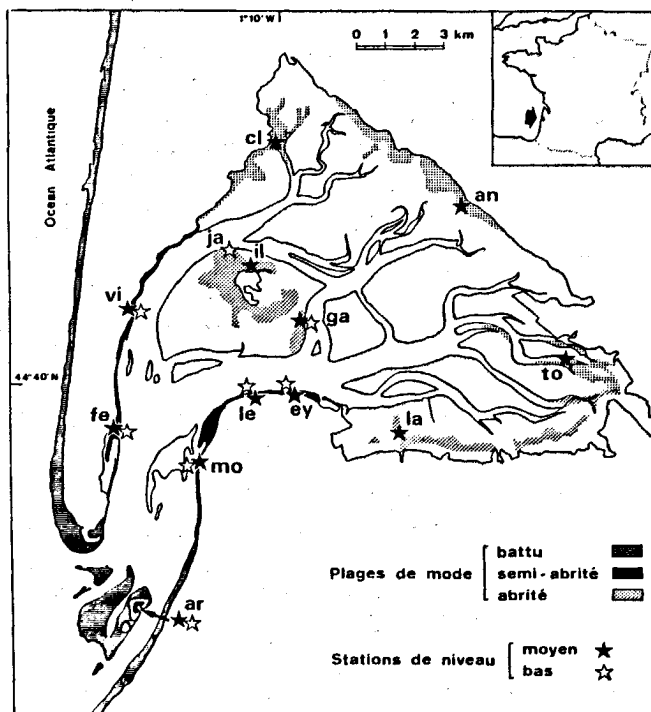


Figure 1

Carte du bassin d'Arcachon à basse mer montrant l'extension des sables intertidaux (mode d'après Amanieu, 1969) et la localisation des stations d'échantillonnage (voir tab. 1 pour la toponymie des sites indiqués ici par un code à deux lettres).

Map of Arcachon Bay at low tide showing the location of sampling stations (black stars: stations at MTL; open stars: stations at LWST level; see Table 1 for the toponymy of sites here shown by a two-letter code). The extent of sandy beaches is also shown, together with their degree of exposure: exposed, semi-exposed, or sheltered (according to Amanieu, 1969).

d'agitation de l'eau, trois types de plages y ont été reconnus par Amanieu [1966 ; 1969 (fig.1)] : a) des plages océaniques en mode battu, situées à l'entrée de la baie et dont le sédiment est constitué de sables pratiquement purs ; b) des plages semi-abritées, en position intermédiaire dans la baie, formées de sables propres dans la partie supérieure de l'estran et de sables légèrement envasés en bas d'estran ; c) des plages abritées, stables, sur le reste de la baie, constituées essentiellement de sables vaseux et de vases, couverts en grande partie par de vastes herbiers de *Zostera noltii* et des schorres qui s'étendent respectivement sur 70,1 et 7,7 km² (Auby, 1991). Des parcs ostréicoles, occupant actuellement une dizaine de km², sont établis dans les parties basses des «crassats» vaseux et des plages semi-abritées. Les sables intertidaux (sédiments de médiane > 125 µm et contenant moins de 20 % de particules fines), dont cette étude fait l'objet, couvrent, dans le bassin d'Arcachon, une surface approximative de 20 km².

Méthodologie

Les prélèvements ont été réalisés selon un échantillonnage par degré (Scherrer, 1983). Un ensemble de douze sites, considérés comme représentatifs des divers biotopes sableux du bassin, a tout d'abord été sélectionné sur

l'ensemble de la baie (fig.1 ; tab.1); ce choix des sites s'est fondé sur les résultats d'études faunistiques et écologiques antérieures (Davant et Salvat, 1961 ; Salvat, 1962 ; 1967 ; Renaud-Debysse, 1963 ; Renaud-Debysse et Salvat, 1963 ; Amanieu, 1969 ; Castel *et al.*, 1989) et sur des prospections préliminaires. Six sites appartenaient aux plages de mode semi-abrité, six autres aux plages de mode abrité (les plages de mode battu n'ont pas été prises en compte car situées dans la partie franchement océanique du bassin). En raison de la zonation des espèces observée sur les plages semi-abritées, larges de 30 à 60 m lors des basses mers de vive eau (Salvat, 1962), les sites (codés *ar, ey, fe, le, mo, vi* ; voir fig. 1) établis sur ces plages ont été échantillonnés à deux niveaux de la zone intertidale: le niveau des basses mers de vive eau (BMVE) et le niveau de mi-marée (symbolisés respectivement par *b* et *m*, d'où les codes de stations : *arb, arm, eyb, eyr, etc.* ; voir tab. 1). En mode abrité, où le domaine intertidal peut atteindre plusieurs kilomètres de largeur, les zones sableuses sont généralement localisées uniquement dans la partie supérieure de l'estran ; quatre sites abrités (*an, cl, la, to*) n'ont ainsi pu être échantillonnés qu'à un niveau légèrement supérieur à celui de mi-marée, alors que l'échantillonnage à deux niveaux de marée a pu être pratiqué aux deux sites abrités situés au nord (*ja-il*) et à l'est (*ga*) de l'île aux Oiseaux. Le niveau hypsomé-

Tableau 1

Principales caractéristiques démographiques des stations étudiées dans le bassin d'Arcachon, établies à partir des échantillons tamisés sur maille de 1 mm. Groupes de stations déterminés par classification ascendante hiérarchique. Niveau de marée: *b*, basses mers de vive eau ; *m*, mi-marée ; *H'*, diversité de Shannon ; *J'*, régularité de Pielou.

Main demographic characteristics of the sampling stations in Arcachon Bay, based on specimens collected on a 1-mm sieving mesh. Station groups determined by automatic hierarchical classification. Tidal levels: *b*, low water spring tide; *m*, mid tide level. *H'*, Shannon diversity index; *J'*, Pielou's evenness index.

Groupes de stations	Stations (niveau de marée)	Code des stations	Richesse spécifique	avec <i>Hydrobia</i>			sans <i>Hydrobia</i>			Biomasse totale (g.m ⁻²)
				N ind.m ⁻²	H'	J'	N ind.m ⁻²	H'	J'	
A	Touze (m)	tom	13	89	2,73	0,74	89	2,73	0,74	18,09
B	Gahignon (m)	gam	25	517	3,21	0,71	517	3,21	0,71	42,47
	Nord de l'île (m)	ilm	19	3207	0,55	0,13	237	2,26	0,54	30,35
	Clauzey (m)	clm	11	642	0,98	0,28	102	2,21	0,67	4,43
	Andemos (m)	anm	13	52278	0,02	0,01	58	2,65	0,80	15,81
	La Hume (m)	lam	25	1099	1,97	0,44	699	1,61	0,37	25,71
C	Villa Algérienne (b)	vib	41	597	2,57	0,49	597	2,57	0,49	2,55
	Jalles (b)	jab	46	789	4,10	0,75	789	4,10	0,75	8,75
	Eyrac (b)	eyb	28	444	2,97	0,64	244	3,60	0,79	12,92
D	Arguin (m)	arm	30	12173	0,38	0,08	573	2,41	0,50	41,72
	Cap-Ferret (m)	fem	34	924	3,50	0,68	654	3,71	0,74	7,05
	Villa Algérienne (m)	vim	33	821	2,44	0,50	551	2,28	0,47	6,92
	Eyrac (m)	eym	42	985	2,34	0,44	315	4,48	0,85	22,76
E	Arguin (b)	arb	69	3304	2,96	0,49	1684	3,85	0,64	21,48
	Cap-Ferret (b)	feb	37	1419	1,71	0,33	1419	1,71	0,33	5,69
	Legallais (b)	leb	39	747	3,76	0,71	747	3,76	0,71	19,41
	Gahignon (b)	gab	37	788	3,95	0,77	788	3,95	0,77	4,48
F	Le Moulleau (b)	mob	30	318	3,78	0,77	258	3,80	0,78	3,18
	Le Moulleau (m)	mom	16	143	2,91	0,75	143	2,91	0,75	1,28
	Legallais (m)	lem	23	229	3,27	0,72	229	3,27	0,72	2,46

trique était de + 0,10 à + 0,60 m pour les stations de BMVE, et + 2,10 m à + 2,70 m pour les stations de m-marée (cotes établies par rapport au zéro des cartes marines qui est situé, à Arcachon, à 2,05 m au-dessous du zéro NGF).

En chacune des vingt stations, réparties sur les douze sites, quatre prélèvements aléatoires ont été effectués à l'aide d'un cadre métallique sur une surface de 0,25 m² et une profondeur de 30 cm. Chaque prélèvement a été lavé sur le terrain sur un tamis à maille carrée de 1 mm. Après fixation au formol neutre à 4 % et coloration au rose bengale, les animaux ont été triés, déterminés au niveau spécifique et dénombrés. Les biomasses ont été estimées après décalcification éventuelle (mollusques et échinides) à l'HCl 10 % et passage à l'étuve à 100°C pendant 48 h.

Par ailleurs, quatre carottages superficiels (37 cm² x 3 cm prof.) ont été pratiqués aux mêmes stations et tamisés au laboratoire (après fixation et coloration) sur mailles de 1 mm et 100 µm, afin de dénombrer les organismes appartenant à la petite macrofaune et à la méiofaune temporaire. Quatre carottes supplémentaires ont été prélevées pour déterminer la composition granulométrique du sédiment (par tamisage à l'eau sur une colonne de tamis) et sa teneur en matière organique (après calcination à 600°C pendant 2 h).

Chaque station a été prospectée une seule fois ; l'ensemble des prélèvements a été réalisé en fin d'une période hivernale normale sur le plan climatique (entre le 12 janvier et le 16 mars 1988), de manière à obtenir un état de base des peuplements, avant la période principale de recrutement larvaire.

Analyse des données

Seules les données obtenues sur la macrofaune > 1 mm par prélèvement de quadrats ont subi un traitement statistique. La fonction de diversité H' de Shannon-Weaver et l'indice de régularité J' (Pielou, 1975) ont été calculés pour chaque station, en cumulant les quatre échantillons unitaires. Après normalisation des données par transformation log (x + 1) des densités, la répartition des principales espèces (taxons présents dans plus de deux stations) entre les vingt stations a été déterminée par une analyse

factorielle des correspondances (Benzecri *et al.*, 1973), méthode recommandée par Legendre et Legendre (1984) pour l'ordination en espace réduit d'une matrice de données comportant de nombreux zéros. A partir de l'analyse des correspondances, une classification hiérarchique automatique (Jambu et Lebeaux, 1978) a été effectuée entre les vingt stations et les principales espèces d'après les coordonnées factorielles des six premiers axes fournis par le programme (algorithme de Bruynhooge, 1978). Cette procédure a permis de regrouper en ensembles les stations et les espèces.

Les unités de peuplement ont été ensuite caractérisées d'un point de vue spécifique par deux indices biocénétiques (Dajoz, 1975) :

- l'indice de constance, $C_{ij} = (n_{ij}/n_j) \times 100$, qui est le rapport du nombre n_{ij} de stations du peuplement j où l'espèce i est présente au nombre total n_j de stations effectuées dans ce peuplement ;

- l'indice de fidélité, $F_{ij} = (C_{ij} / \sum_{j=1}^k C_{ij}) \times 100$,

qui traduit le rapport de constance de l'espèce i dans le peuplement j à la somme de ses constances dans chacun des k peuplements mis en évidence. Suivant Retière (1979), seule la somme des deux constances les plus élevées a été incorporée au dénominateur, afin de réduire la perte de signification de l'indice lorsque le nombre d'unités de peuplement augmente.

Les limites et la terminologie des catégories considérées dans les échelles de constance et de fidélité sont celles utilisées par Retière (1979) : espèces communes (25 % < C ≤ 50 %), espèces constantes (C > 50 %), espèces préférentes (66,7 % < F ≤ 90 %), espèces électives (90 % < F < 100 %), espèces exclusives (F = 100 %).

Finalement, l'analyse discriminante (Legendre et Legendre, 1984 ; Tomassone, 1988), relativement peu employée en benthologie (Shin, 1982 ; Flint et Kalke, 1985 ; 1986 ; Absalao, 1990), a permis de séparer et d'interpréter les groupes connus de stations (à la suite de l'ordination) sur la base de cinq descripteurs physiques : niveau hypsométrique, salinité, médiane du sédiment, teneurs du sédiment en matière organique et en particules < 63 µm.

Tableau 2

Partition des nombres d'individus et d'espèces entre les divers groupes taxonomiques échantillonnés dans le bassin d'Arcachon.

Total number and percentage of individuals and species per taxonomic group sampled in Arcachon Bay.

	Sur tamis 1 mm		Entre tamis 1 mm et 100 µm				Total 100 µm			
	Individus	Espèces	Individus	Espèces	Individus	Espèces	Individus	Espèces		
	n	%	n	%	n	%	n	%		
Annélides	5566	6,8	78	52,0	6616	73,2	30	55,6	84	51,5
Sipunculides	2	0,0	1	0,7	-	-	-	-	1	0,6
Mollusques	72438	88,9	24	16,0	2300	25,4	10	18,5	29	17,8
Crustacés	3468	4,3	42	28,0	127	1,4	14	25,9	44	27,0
Échinodermes	39	0,0	5	3,3	-	-	-	-	5	3,1
TOTAL	81513	100	150	100	9043	100	54	100	163	100

RÉSULTATS

Caractéristiques générales des peuplements du macrobenthos *sensu stricto* (> 1 mm)

Un total de 150 espèces a été récolté dans l'ensemble des stations, en tenant compte uniquement des prélèvements tamisés sur maille de 1 mm ; 87 espèces rares n'ont été récoltées que dans une ou deux stations. Les trois groupes taxonomiques les plus diversifiés étaient les polychètes, les crustacés et les mollusques, totalisant à eux trois 94,7 % du nombre total d'espèces et 99,91 % du nombre d'individus (tab. 2). Parmi les crustacés, les amphipodes représentaient 52 % des espèces ; les mollusques comprenaient 67 % d'espèces de bivalves. Les 63 espèces principales, prises en compte dans l'analyse des correspondances, représentaient 99,7 % du nombre total d'individus. La prépondérance numérique des mollusques (tab. 2) est cependant à relativiser du fait de l'extrême dominance d'une seule espèce, le gastéropode *Hydrobia ulvae*, représentant 86,9 % du nombre total d'individus. Au sein des crustacés, les tanaïdés et les amphipodes totalisaient respectivement 51,2 et 38,7 % du nombre total d'individus de ce groupe.

Les plus faibles richesses spécifiques (11 à 13 espèces) ont été rencontrées dans les stations de mi-marée situées sur la côte orientale du bassin, alors que le site d'Arguin, localisé à l'entrée de la baie, possédait le nombre le plus élevé d'espèces : 77 en tenant compte des deux niveaux (tab. 1). Les densités totales variaient de 89 à plus de 50000 ind.m⁻², sans qu'il soit possible de relier ces fluctuations à la localisation géographique des stations. Les indices de diversité atteignaient des valeurs aussi faibles que 0,02 pour H' ou 0,01 pour J' à la station Andernos, essentiellement en raison de la dominance d'*H. ulvae*. L'élimination de cette espèce des calculs conduit à des valeurs relativement élevées de diversité : 1,61 à 4,48 pour H' et 0,33 à 0,85 pour J' (tab. 1). De la

même façon, aucun gradient spatial de la biomasse, comprise entre 1,3 et 42,5 g s m⁻², n'a pu être mis en évidence.

Ordination des stations et espèces

L'analyse factorielle des correspondances a été effectuée entre les vingt stations et les 63 espèces principales (de fréquence > 10 %), en plaçant *Hydrobia ulvae* en variable supplémentaire de manière à occulter son influence perturbatrice. Les trois premiers axes de l'analyse représentent 42,9 % de l'inertie totale (axe 1 : 19,9 % ; axe 2 : 13,0 % ; axe 3 : 10,0 %). La représentation du plan des deux premiers axes (fig. 2) met en évidence une figure d'allure parabolique, ce qui indique que l'axe 1 est une fonction quadratique de l'axe 2 (effet Guttman, ou effet « en fer à cheval » : Benzecri *et al.*, 1973). Il est donc nécessaire d'interpréter globalement les projections des observations dans le plan propre F1 x F2 plutôt que de considérer séparément les deux axes. Selon l'axe 1, on observe une opposition entre les stations des bas niveaux Cap-Ferret-Gahignon-Arguin, d'une part, et celles situées à mi-marée sur la côte est (Claouey-Andernos-Touze), d'autre part ; en ce qui concerne les espèces, *Poecilochaetus serpens* et *Apseudes latreillii* s'opposent à *Nereis diversicolor*, *Tubificoides benedeni* et *Arenicola marina*. Selon l'axe 2, les stations Le Moulleau et Legallais de mi-marée s'opposent aux deux stations d'Arguin ; on observe, par ailleurs, une opposition des espèces *Paracentromedon crenulatus* et *Bathyporeia sarsi*, d'une part, et *P. serpens* et *A. latreillii*, d'autre part.

Le tableau 3 indique les dix premières espèces exerçant une contribution significative dans la part d'inertie extraite de chaque axe. L'axe 1 est principalement déterminé par *Arenicola marina* et *Nereis diversicolor* (valeurs positives), et à un moindre degré par *Tubificoides benedeni*, *Tharyx marioni* (valeurs positives), *Apseudes latreillii* et *Poecilochaetus serpens* (valeurs négatives). L'axe 2 est

Figure 2

Représentation graphique de l'analyse des correspondances dans l'espace des deux premiers axes avec identification des groupes d'inertie obtenus par classification ascendante hiérarchique (fig. 3) : groupes de stations (A, ..., F) entourés par une enveloppe en trait plein, groupes d'espèces (1, ..., 4) entourés par une enveloppe en trait hachuré. Abréviations: stations (arb, ...), voir tableau 1 ; espèces (Al, ...), voir tableau 3.

Stations and species on the first two axes of correspondence analysis, with identification of the inertia groups defined by automatic hierarchical classification (Fig. 3): station-groups (A, ..., F) within solid envelopes, species-groups (1, ..., 4) within dashed envelopes. Abbreviations: stations (arb, ...), see Table 1; species (Al, ...), see Table 3.

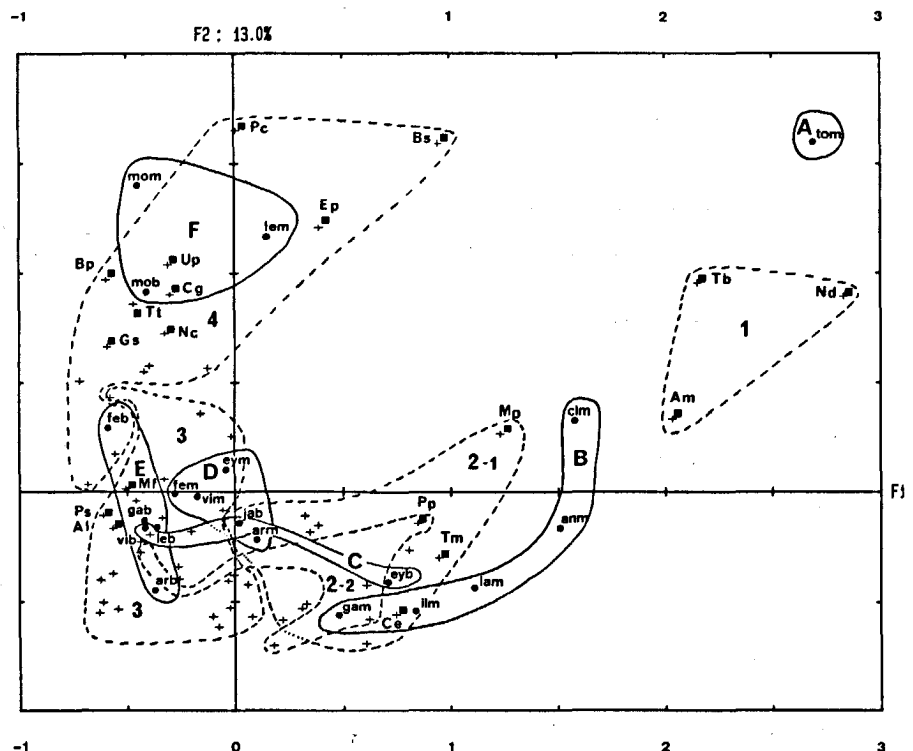


Tableau 3

Contribution des dix premières espèces à l'inertie totale des deux premiers axes de l'analyse des correspondances (+, espèces situées dans les valeurs positives de l'axe ; -, espèces situées dans les valeurs négatives de l'axe).

Contribution of the first ten species to the total inertia of the first two axes of the correspondence analysis (+, species in the positive values; -, species in the negative values).

Axe 1			Axe 2		
Code	Espèce	Contribution (en %) de l'inertie totale de F1	Code	Espèce	Contribution (en %) de l'inertie totale de F2
Am	<i>Arenicola marina</i> (+)	22,44	Bs	<i>Bathyporeia sarsi</i> (+)	9,13
Nd	<i>Nereis diversicolor</i> (+)	17,20	Up	<i>Urothoe pulchella</i> (+)	8,60
Tb	<i>Tubificoides benedeni</i> (+)	9,03	Tt	<i>Tellina tenuis</i> (+)	7,53
Tm	<i>Tharyx marioni</i> (+)	5,57	Bp	<i>Bathyporeia pelagica</i> (+)	6,02
Ce	<i>Cerastoderma edule</i> (+)	5,25	Pc	<i>Paracentromedon crenulatus</i> (+)	5,82
Al	<i>Apseudes latreillii</i> (-)	3,20	Nc	<i>Nephtys cirrosa</i> (+)	5,69
Pp	<i>Pinnotheres pinnotheres</i> (+)	2,83	Ce	<i>Cerastoderma edule</i> (-)	4,56
Mp	<i>Melita palmata</i> (+)	2,79	Cg	<i>Cumopsis goodsiri</i> (+)	4,29
Mf	<i>Mediomastus fragilis</i> (-)	2,20	Ep	<i>Eteone picta</i> (+)	4,13
Ps	<i>Poecilochaetus serpens</i> (-)	1,86	Gs	<i>Gastrosaccus spinifer</i> (+)	2,93

essentiellement déterminé par les quatre amphipodes *Bathyporeia sarsi*, *Urothoe pulchella*, *B. pelagica* et *Paracentromedon crenulatus*, et par *Tellina tenuis* (valeurs positives) ; seul *Cerastoderma edule* a une part significative dans la partie négative.

La classification ascendante hiérarchique permet une partition des observations, en tenant compte de l'inertie des six premiers axes qui totalisent 64 % de l'inertie totale. Les observations (= stations) se regroupent ainsi en six unités (fig. 3), visualisées sur la figure 4. La première unité (A)

est formée uniquement de la station Touze, située à l'est du bassin. La deuxième unité (B) comprend un groupe de cinq stations (Gahignon, nord de l'île, Claouey, Andernos, La Hume), localisées à mi-marée sur les plages abritées de la partie orientale de la baie. Le troisième groupe (C) est composé de trois stations de bas niveaux (Villa Algérienne, Jalles, Eyrac), en position intermédiaire entre les plages de mode abrité et celles de mode semi-abrité. Quatre stations, situées au niveau de mi-marée dans la partie externe du

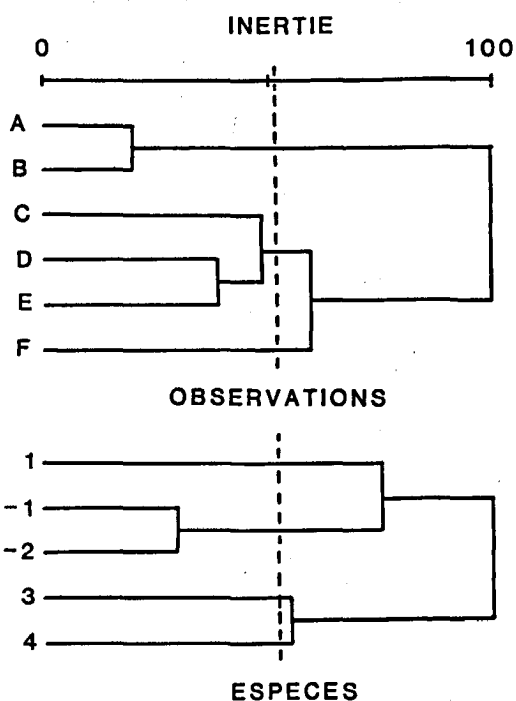


Figure 3

Classification ascendante hiérarchique montrant les partitions des groupes espèces et stations.

Automatic hierarchical classification showing the different station- and species-groups.

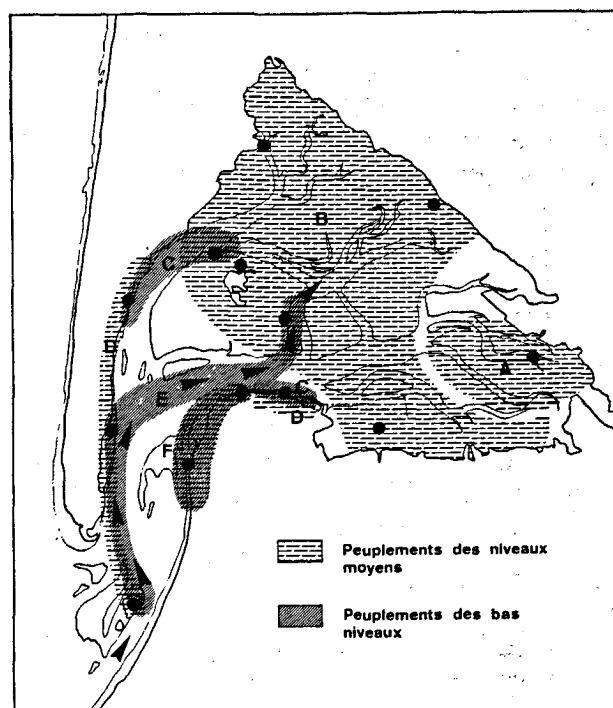


Figure 4

Distribution spatiale des six peuplements de macrofaune des sables intertidaux dans le bassin d'Arcachon. Les points indiquent les sites d'échantillonnage et les flèches matérialisent l'axe hydrologique principal de la baie.

Spatial distribution of the six macrozoobenthic assemblages of intertidal sands in Arcachon Bay. Black points: sampling sites. Arrows show the main hydrological axis of the bay.

bassin (Arguin, Cap-Ferret, Villa Algérienne, Eyraç), constituent l'unité D. Le groupe E comprend quatre stations de bas niveaux (Arguin, Cap-Ferret, Legallais, Gahignon), situées également dans la moitié océanique du bassin, mais dans l'axe du chenal principal. Enfin, un sixième groupe (F) est formé par trois stations (les deux niveaux du Moulleau et le niveau moyen à Legallais), géographiquement très voisines, sur la côte est de l'entrée du bassin. Les six ensembles de stations apparaissent relativement bien individualisés dans le plan des deux premiers facteurs issus de l'analyse des correspondances (fig. 2) : on y observe une bonne partition des groupes A, B et F, alors que les groupes C, D et E se situent au centre de l'analyse. Une partition similaire est observable géographiquement (fig. 4), avec les ensembles A, B et F bien séparés spatialement, et les groupes C, D et E différenciés surtout par le niveau des stations par rapport à la marée.

La classification hiérarchique réalisée sur les espèces principales permet de regrouper celles-ci en cinq ensembles spécifiques (fig. 3). Le groupe 1 se compose uniquement de trois espèces : *Arenicola marina*, *Nereis diversicolor* et *Tubificoides benedeni* ; leur forte contribution relative sur le premier axe de l'analyse sert à identifier les groupes de stations A et B. Le groupe 2 se subdivise en deux sous-unités. Le sous-groupe 2-1 comprend onze espèces, dont trois à forte contribution à l'inertie totale du premier axe (*Melita palmata*, *Tharyx marioni*, *Cerastoderma edule*) et trois espèces en densité importante (*Nephtys hombergii*, *Glycera tridactyla*, *Heteromastus filiformis*) ; l'espèce *Hydrobia ulvae*, considérée en point supplémentaire, se rattache à ce sous-groupe 2-1. Le sous-groupe 2-2 est formé de huit espèces, dont une à forte contribution (*Pinnotheres pinnotheres*) et une en densité notable (*Hinia reticulata*).

Le groupe 3 est le plus riche, avec vingt-cinq espèces, situées au centre de l'analyse et trouvées indifféremment dans les groupes de stations C, D et E. Trois espèces présentent une forte contribution à l'inertie du premier axe : *Apeudes latreillii*, *Poecilochaetus serpens* et *Mediomastus fragilis*. Ce groupe comprend aussi un cortège d'espèces à fortes densités dans de nombreuses stations : les polychètes *Notomastus latericeus*, *Polycirrus haematodes*, *Prionospio malmgreni*, *Scoloplos armiger* et *Spio decoratus*, et les amphipodes *Ampelisca brevicornis* et *Leucothoe incisa*.

Dans le groupe 4 sont rassemblées quinze espèces, dont neuf avec une forte contribution permettant l'identification du groupe de stations F : *Gastrosaccus spinifer*, *Nephtys cirrosa*, *Tellina tenuis*, *Cumopsis goodsiri*, *Urothoe pulchella*, *Bathyporeia pelagica*, *B. sarsi* et *Eteone picta*.

Classification biotique des espèces

La constance, la fidélité et la dominance des espèces (tab. 4) ont permis de caractériser de la manière suivante les six unités de peuplement mises en évidence par l'analyse des correspondances :

Groupe A

Peuplement interne à *Neomysis integer*-*Streblospio shrubsolei*. Les densités et le nombre d'espèces (13) sont faibles;

l'unique station de ce peuplement est toutefois bien caractérisée par la présence d'espèces exclusives (*N. integer*, *S. shrubsolei*) ou préférées (*Arenicola marina*, *Mya arenaria*, *Cyathura carinata*), typiques de milieux estuariens et lagunaires.

Groupe B

Peuplement interne des niveaux moyens à *Cerastoderma edule*-*Arenicola marina*-*Nereis diversicolor*. Parmi les quarante espèces recensées, deux y sont préférées, constante (*A. marina*) ou commune (*N. diversicolor*) ; aucune n'est élective de ce peuplement. Les densités de *C. edule* sont relativement importantes et en grande partie responsables des biomasses assez élevées. La dominance numérique d'*Hydrobia ulvae* est très forte.

Groupe C

Peuplement intermédiaire des bas niveaux à *Eunice vittata*-*Tubificoides benedeni*. Ce groupe de stations est caractérisé par *E. vittata* (espèce exclusive-constante), *T. benedeni* (élective-constante), *Hinia reticulata*, *Loripes lacteus*, *Jassa falcata* (préférées-constantes) et *Pilargis verrucosa* (préférée-commune). La richesse spécifique est importante (69 espèces) ; les densités sont modérées, une seule espèce dépassant 100 ind.m⁻².

Groupe D

Peuplement marin des niveaux moyens à *Ruditapes decussatus*-*Goniada emerita*. De richesse spécifique similaire au précédent (70 espèces), ce peuplement comporte deux espèces exclusives, constante (*R. decussatus*) ou commune (*Phyllodoce mucosa*), et une espèce préférée-constante (*G. emerita*). Outre la dominance numérique d'*Hydrobia ulvae*, les fortes densités de *Notomastus latericeus* et *Cerastoderma edule* sont à noter.

Groupe E

Peuplement marin des bas niveaux à *Echinocardium cordatum*-*Magelona mirabilis*-*Aonides oxycephala*. Il s'agit du peuplement le plus diversifié (85 espèces) et aux densités les plus élevées lorsqu'*Hydrobia ulvae* n'est pas comptabilisé (tab. 1). Quatre espèces ont des densités > 100 ind.m⁻². Les espèces caractéristiques de ce peuplement présentent une faible densité moyenne ou sont localement abondantes : quatre d'entre elles sont exclusives-communes (*E. cordatum*, *Lumbrineris impatiens*, *Mysella bidentata*, *Abra alba*), cinq autres sont préférées-constantes (*M. mirabilis*, *A. oxycephala*, *Caulleriella caputesocis*, *Iphinoe tenella*, *Processa parva*).

Groupe F

Peuplement marin des niveaux moyens à *Ophelia bicornis*-*Bathyporeia sarsi*. Bien que proche du domaine océanique, ce peuplement ne possède que 43 espèces, pour la plupart typiques des sables fins dunaires. Densités et biomasses sont faibles. *O. bicornis* est exclusive et constante, *B. sarsi* et *Paracentromedon crenulatus* sont préférées et constantes.

Tableau 4

Densité moyenne ($n.m^{-2} \pm$ erreur standard) et dominance (%) des dix premières espèces, classées par ordre d'abondance décroissante, dans chaque groupe de stations identifié par l'analyse des correspondances. Code des taxons: A, amphipode ; B, bivalve ; C, cumacé ; G, gastéropode ; M, mysidacé ; O, oligochète ; P, polychète ; T, tanaïdace.

Average density ($n.m^{-2} \pm$ standard error) and dominance (%) of the ten top-ranked species, arranged by decreasing abundance, in each station group identified by correspondence analysis. Taxon code: A, amphipod; B, bivalve; C, cumacean; G, gastropod; M, mysid; O, oligochaete; P, polychaete; T, tanaid.

GROUPE A			GROUPE B		
Espèces	n (\pm ES)	%	Espèces	n (\pm ES)	%
<i>Arenicola marina</i> (P)	32,0 (3,7)	36,0	<i>Hydrobia ulvae</i> (G)	11 226,0 (10261,8)	97,2
<i>Tubificoides benedeni</i> (O)	17,0 (7,5)	19,1	<i>Cerastoderma edule</i> (B)	138,8 (99,9)	1,2
<i>Nereis diversicolor</i> (P)	12,0 (4,3)	13,5	<i>Ampelisca brevicornis</i> (A)	40,4 (39,4)	0,3
<i>Neomysis integer</i> (M)	12,0 (1,6)	13,5	<i>Arenicola marina</i> (P)	27,4 (8,7)	0,2
<i>Bathyporeia sarsi</i> (A)	4,0 (2,3)	4,5	<i>Tharyx marioni</i> (P)	22,6 (11,6)	0,2
<i>Streblospio shrubsolii</i> (P)	4,0 (2,3)	4,5	<i>Glycera tridactyla</i> (P)	14,0 (3,8)	0,1
<i>Eteone picta</i> (P)	2,0 (1,2)	2,2	<i>Nephtys hombergii</i> (P)	10,4 (3,2)	0,1
Six autres espèces	1,0	1,1	<i>Clymenura clypeata</i> (P)	8,8 (8,1)	0,1
			<i>Caulerliella caputesocis</i> (P)	8,6 (8,6)	0,1
			<i>Scoloplos armiger</i> (P)	7,8 (5,7)	0,1

GROUPE C			GROUPE D		
Espèces	n (\pm ES)	%	Espèces	n (\pm ES)	%
<i>Apeudes latreillii</i> (T)	131,7 (126,2)	21,6	<i>Hydrobia ulvae</i> (G)	3 207,5 (2805,8)	86,0
<i>Hydrobia ulvae</i> (G)	66,7 (66,7)	10,9	<i>Notomastus latericeus</i> (P)	147,5 (85,9)	4,0
<i>Tharyx marioni</i> (P)	64,3 (63,3)	10,5	<i>Cerastoderma edule</i> (B)	95,0 (86,2)	2,5
<i>Glycera tridactyla</i> (P)	34,0 (15,7)	5,6	<i>Corophium arenarium</i> (A)	25,2 (16,4)	0,7
<i>Paradoneis armata</i> (P)	33,7 (25,2)	5,5	<i>Glycera tridactyla</i> (P)	18,2 (7,5)	0,5
<i>Ampelisca brevicornis</i> (A)	28,3 (12,4)	4,6	<i>Cumopsis goodsiri</i> (C)	17,0 (11,8)	0,5
<i>Clymenura clypeata</i> (P)	22,0 (21,0)	3,6	<i>Nephtys cirrosa</i> (P)	16,7 (6,9)	0,4
<i>Cerastoderma edule</i> (B)	15,3 (15,3)	2,5	<i>Spio decoratus</i> (P)	16,5 (10,0)	0,4
<i>Caulerliella caputesocis</i> (P)	15,0 (15,0)	2,5	<i>Apeudes latreillii</i> (T)	16,2 (11,4)	0,4
<i>Prionospio malmgreni</i> (P)	14,7 (10,7)	2,4	<i>Scoloplos armiger</i> (P)	15,2 (10,3)	0,4

GROUPE E			GROUPE F		
Espèces	n (\pm ES)	%	Espèces	n (\pm ES)	%
<i>Hydrobia ulvae</i> (G)	405,0 (405,0)	26,2	<i>Tellina tenuis</i> (B)	31,3 (14,0)	13,6
<i>Apeudes latreillii</i> (T)	328,5 (256,7)	21,3	<i>Urothoe pulchella</i> (A)	30,7 (15,5)	13,3
<i>Notomastus latericeus</i> (P)	115,5 (113,8)	7,5	<i>Spio decoratus</i> (P)	29,3 (10,2)	12,8
<i>Polycirrus haematodes</i> (P)	112,7 (80,3)	7,3	<i>Hydrobia ulvae</i> (G)	20,0 (20,0)	8,7
<i>Mediomastus fragilis</i> (P)	88,2 (39,0)	5,7	<i>Nephtys cirrosa</i> (P)	19,7 (4,6)	8,6
<i>Spio decoratus</i> (P)	87,2 (22,5)	5,6	<i>Bathyporeia pelagica</i> (A)	18,3 (9,3)	8,0
<i>Prionospio malmgreni</i> (P)	58,0 (21,4)	3,8	<i>Mediomastus fragilis</i> (P)	12,3 (12,3)	5,4
<i>Ampelisca brevicornis</i> (A)	47,2 (35,1)	3,1	<i>Ophelia bicornis</i> (P)	8,7 (7,7)	3,8
<i>Leucothoe incisa</i> (A)	28,7 (12,3)	1,9	<i>Gastrosaccus spinifer</i> (M)	7,7 (4,1)	3,3
<i>Poecilochaetus serpens</i> (P)	22,5 (3,2)	1,5	<i>Goniada emerita</i> (P)	7,7 (7,7)	3,3

Analyse discriminante

L'analyse discriminante permet de définir les caractéristiques multidimensionnelles du biotope occupé par chaque peuplement et aussi d'estimer *a posteriori* un éventuel taux de mauvais classement des stations dans les groupes précédemment définis. Les descripteurs physiques incorporés dans cette analyse ont été affectés d'une cotation d'abondance à trois ou quatre niveaux (tab. 5). Les résultats de l'analyse discriminante des variables environnementales (tab. 6) indiquent que les six groupes de stations obtenus par ordination diffèrent significativement ($p < 0,001$ de la première fonction discriminante). Le tableau 6 montre également les coefficients des deux fonctions discriminantes résultant de l'analyse canonique des six groupes de stations. Le premier axe canonique, qui

représente 92 % de la variance inter-groupes, apparaît surtout influencé par le niveau hypsométrique et la médiane sédimentaire ; le second axe (7 % de la variance inter-groupes) l'est principalement par la teneur du sédiment en particules fines et la salinité. Les corrélations des variables physiques (tab. 6) indiquent que l'axe 1 est déterminé par l'opposition entre niveau hypsométrique des stations, d'une part, et médiane et salinité, d'autre part ; l'axe 2 est déterminé par l'opposition entre teneur en particules fines, d'une part, et salinité et teneur en matière organique, d'autre part.

La figure 5 représente la position des vingt stations d'échantillonnage et des centroïdes des six groupes de stations dans l'espace canonique des deux premiers axes ; 65 % des stations sont correctement classées (tab. 5). Les stations des groupes A et E, et à un degré moindre celles

Tableau 5

Cotation d'abondance des variables physiques mesurées en chaque station : niveau hypsométrique (1, > + 2,10 m ; 2, + 2,10 m ; 3, + 0,60 m ; 4, < + 0,60 m), salinité (1, 30-35 ; 2, 25-35 ; 3, 20-32 ; 4, 15-30), contenu du sédiment en matière organique (1, < 0,5 % ; 2, 0,5-1,0 % ; 3, 1,0-2,0 % ; 4, > 2,0 %), médiane du sédiment (1, 125-250 µm ; 2, 250-500 µm ; 3, > 500 µm), et teneur du sédiment en particules fines (1, < 6 % ; 2, 6-10 % ; 3, 11-15 % ; 4, > 15 %). L'affectation des stations à un groupe par l'analyse discriminante est aussi indiquée.

Abundance scores of environmental data measured in each station: hypsometric level, salinity range, organic matter in sediment, sediment median, silt-clay content. The classification of stations within a station-group by discriminant analysis is also shown.

Groupes de stations (selon AFC)	Stations (niveau de marée)	Codage des stations	Variables physiques					Groupe affecté par analyse discriminante
			NIVEAU	SALINITÉ	MATIERE ORGANIQUE	MÉDIANE	PARTICULES FINES	
A	Touze (m)	1	1	3	1	2	1	A
B	Gahignon (m)	2	1	2	2	2	1	B
	Nord de l'île (m)	3	2	2	1	2	2	F
	Claouey (m)	4	1	4	1	2	2	A
	Andernos (m)	5	1	3	2	3	2	B
	La Hume (m)	6	1	3	4	2	3	B
C	Villa Algérienne (b)	7	4	1	2	2	2	E
	Jalles (b)	8	4	2	1	2	2	E
	Eyrac (b)	9	4	2	4	1	2	C
D	Arguin (m)	10	2	1	1	2	2	D
	Cap-Ferret (m)	11	2	1	2	2	2	D
	Villa Algérienne (m)	12	2	2	1	2	3	F
	Eyrac (m)	13	2	2	3	3	4	D
E	Arguin (b)	14	4	1	2	2	2	E
	Cap-Ferret (b)	15	4	1	2	2	2	E
	Legallais (b)	16	4	2	1	2	3	E
	Gahignon (b)	17	4	2	2	2	4	E
F	Le Moulleau (b)	18	3	2	1	2	3	F
	Le Moulleau (m)	19	2	2	1	2	1	A
	Legallais (m)	20	2	2	2	2	3	D

du groupe D, sont très bien classées; les stations du groupe B le sont relativement bien ; celles des groupes C et F sont, en revanche, affectées d'un mauvais classement. Sur l'axe 1 s'opposent les centroïdes des groupes de stations C et E aux centroïdes des quatre autres groupes, ce qui traduit surtout l'opposition entre les bas niveaux et les niveaux moyens et, dans une moindre mesure, entre des stations soumises à un régime de salinités élevées et des stations subissant une certaine dessalure. Dans la direction de l'axe 2, la discrimination est moins nette et oppose essentiellement le centroïde du groupe D aux centroïdes des groupes A, B et C ; au premier groupe sont attachés une salinité supérieure et un pourcentage de particules fines légèrement supérieur aux valeurs relevées aux stations des trois autres groupes. En définitive, les variables environnementales les plus importantes, permettant d'expliquer l'ordination des stations, apparaissent être le niveau hypsométrique et la salinité.

Stades juvéniles et petites espèces du macrobenthos (< 1 mm)

Les carottes tamisées sur maille de 100 µm ont permis d'échantillonner treize taxons supplémentaires par rap-

port aux récoltes effectuées sur maille de 1 mm (tab. 2) : six espèces de polychètes, cinq de mollusques et deux de crustacés. Ces taxons étaient constitués en majorité d'espèces de petites dimensions, dont le cycle biologique se déroule pour l'essentiel dans le spectre de taille de la méiofaune (polychètes : *Parapionosyllis gestans*, *Sphaerosyllis hystrix*, *Fabricia stellaris*, *Protodrilus* sp. ; gastéropodes : Eulimidae, Pyramidellidae ; isopodes : *Cumopsis longipes*).

En revanche, de 1 à 3078 individus ont été récoltés sur maille de 100 µm dans les quatre carottes de 37 cm² prélevées en chaque station, soit des accroissements spectaculaires de densités en plusieurs stations (tab. 7). La plus forte contribution à ces augmentations de densité provenait du syllidé *Parapionosyllis gestans* (surtout dans les stations les plus océaniques, groupes D et E) et de juvéniles d'*Hydrobia ulvae* [surtout dans les stations situées dans la moitié orientale de la baie, groupe B (tab. 8)]. Des abondances notables (mais inférieures de deux ordres de grandeur aux précédentes) de juvéniles ont été également relevées dans ces échantillons, pour les espèces suivantes: Cirratulidae indét., *Pygospio elegans*, *Notomastus latericeus*, *Oligochaeta* sp., bivalves indét., *Cumopsis goodsiri*, *Apeudes latreillii*.

Tableau 6

Résultats de l'analyse discriminante multiple des variables physiques.

Results of multiple discriminant analysis of environmental variables.

	Fonction discriminante I	Fonction discriminante II
Valeur propre	26,42	2,04
Pourcentage de discrimination expliqué	92,3	7,1
Coefficient de corrélation canonique	0,9635	0,6704
Test de signification		
Valeur du χ^2	59,67	16,57
Degrés de liberté	25	20
Signification	$p < 0,001$	$p > 0,05$
Coefficients des corrélations entre les variables physiques et les axes discriminants		
Niveau hypsométrique	+ 0,9825	+ 0,1851
Safinité	- 0,6038	- 0,7741
Matière organique	+ 0,2921	- 0,5785
Médiane	- 0,8542	+ 0,2888
Particules fines	+ 0,1326	+ 0,9309

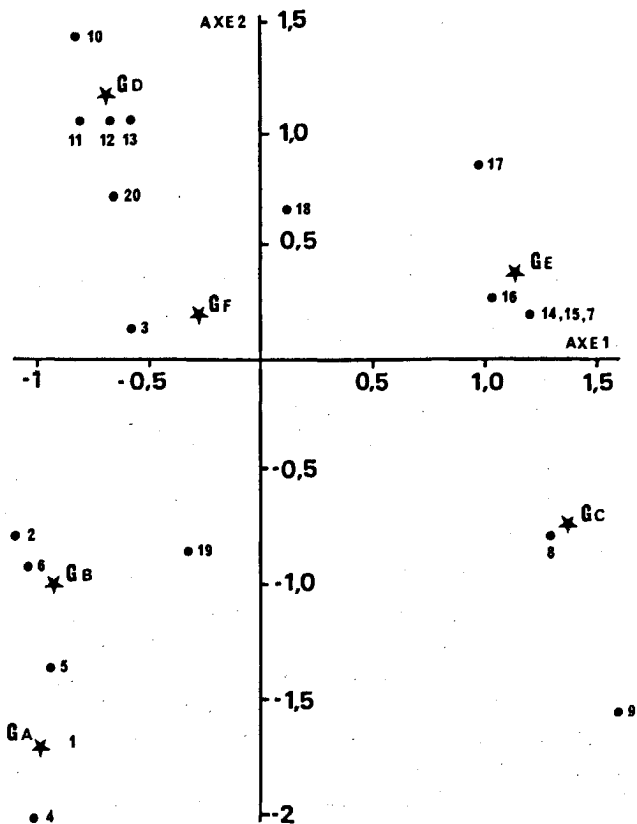


Figure 5

Représentation des stations (1, ..., 20; voir tab. 5) et des centroïdes des six groupes de stations (GA, ..., GF) dans le plan des deux premiers axes de l'analyse discriminante.

Position of stations (1, ..., 20; see Tab. 5) and centroids of the six station-groups (GA, ..., GF) on the first two axes of discriminant analysis.

Tableau 7

Nombres d'individus (m^{-2} , par extrapolation à partir de quatre carottes de 37 cm^2) et d'espèces supplémentaires échantillonnées sur maille de tamisage de $100\ \mu\text{m}$, par rapport aux valeurs obtenues sur maille de 1 mm (comparer au tab. 1).

Numbers of individuals (m^{-2} , extrapolated from four 37-cm^2 cores) and species added by sieving on a $100\text{-}\mu\text{m}$ mesh, compared to data obtained with a 1-mm mesh (compare to Tab. 1).

Code des stations	Nombres d'individus	Nombres d'espèces
tom	70	1
gam	12250	5
ilm	26590	6
clm	16720	2
anm	52520	2
lam	48500	4
vib	2920	4
jab	16980	8
eyb	6510	8
arm	168160	4
fem	11170	5
vim	42080	5
eym	5570	5
arb	207510	6
feb	5130	5
leb	1350	3
gab	4890	5
mob	1120	5
mom	940	4
lem	650	6

DISCUSSION

D'un point de vue qualitatif, la macrofaune des sables intertidaux du bassin d'Arcachon est tout à fait comparable, par sa composition spécifique, à celle recensée dans d'autres biotopes similaires du golfe de Gascogne (Lagardère, 1966 ; Faure, 1969 ; 1972 ; Lopez-Cotelo *et al.*, 1982 ; Penas et Gonzalez, 1983 ; Laborda, 1986 ; Viéitez et Baz, 1988 ; Junoy et Viéitez, 1990 ; Currás et Mora, 1991). Cependant, la plupart des recherches conduites sur le macrobenthos des sables intertidaux de cette zone géographique ont surtout traité de plages ouvertes directement sur la côte océane. Seuls Penas et Gonzalez (1983), Junoy et Viéitez (1990) et Currás et Mora (1991) ont considéré un ensemble de stations intertidales réparties selon un gradient océan-continent dans des rias ou estuaires, en ayant toutefois établi leurs stations sur des types sédimentaires variés ; de ce fait, dans ces trois études, les caractéristiques sédimentaires (proportion des différentes classes granulométriques, teneurs en matière organique et en particules fines) et la présence ou l'absence d'une couverture végétale se sont avérées déterminantes pour l'identification de communautés benthiques.

Dans le bassin d'Arcachon, où les sables intertidaux sont largement répartis sur l'ensemble de la baie, la prise en compte d'un ensemble de stations établies sur un type sédi-

Tableau 8

Densité moyenne (\pm ES) par carotte de 37 cm² des dix premières espèces, classées par ordre d'abondance décroissante, échantillonnées entre les tamis de 1 mm et 100 μ m. Groupes de stations identifiés par l'analyse des correspondances. Code des taxons comme dans le tableau 4.

Mean density (\pm ES) per 37-cm² core of the 10 top-ranked species, arranged by decreasing abundance, sampled between the 1-mm and 100- μ m sieving meshes. Station groups identified by correspondence analysis. Taxon codes as in Table 4.

GROUPE A		GROUPE B	
<i>Mediomastus fragilis</i> (P)	0,25 (0,25)	<i>Hydrobia ulvae</i> (G)	99,32 (27,07)
		<i>Pygospio elegans</i> (P)	2,95 (0,93)
		Bivalves spp. (juvéniles) (B)	2,58 (0,77)
		<i>Tharyx marioni</i> (P)	1,58 (1,26)
		Oligochaeta sp. A (O)	1,47 (0,96)
		<i>Cerastoderma edule</i> (B)	1,26 (0,46)
		<i>Parapionosyllis gestans</i> (P)	0,79 (0,34)
		<i>Tubificoides benedeni</i> (O)	0,37 (0,32)
		<i>Exogone gemmifera</i> (P)	0,21 (0,10)
		<i>Arenicola marina</i> (P)	0,16 (0,12)
		<i>Fabricia stellaris</i> (P)	0,16 (0,12)
		<i>Caulleriella</i> sp. A (P)	0,16 (0,12)
GROUPE C		GROUPE D	
<i>Parapionosyllis gestans</i> (P)	19,50 (11,94)	<i>Parapionosyllis gestans</i> (P)	187,31 (75,69)
<i>Hydrobia ulvae</i> (G)	1,25 (0,68)	<i>Hydrobia ulvae</i> (G)	16,25 (3,75)
Bivalves spp. (juvéniles) (B)	1,17 (0,60)	<i>Cumopsis goodsiri</i> (C)	1,19 (0,61)
<i>Prionospio malmgreni</i> (P)	1,00 (0,44)	<i>Scoloplos armiger</i> (P)	1,00 (0,60)
<i>Corophium arenarium</i> (A)	0,58 (0,26)	<i>Exogone gemmifera</i> (P)	0,81 (0,57)
<i>Apseudes latreillii</i> (T)	0,58 (0,43)	<i>Cerastoderma edule</i> (B)	0,44 (0,13)
<i>Iphinoe tenella</i> (C)	0,50 (0,29)	Bivalves spp. (juvéniles) (B)	0,44 (0,18)
<i>Caulleriella</i> sp. A (P)	0,50 (0,34)	<i>Prionospio malmgreni</i> (P)	0,25 (0,11)
<i>Capitella capitata</i> (P)	0,42 (0,29)	<i>Protodrilus</i> sp. (P)	0,19 (0,14)
<i>Mediomastus fragilis</i> (P)	0,33 (0,22)	<i>Notomastus latericeus</i> (P)	0,19 (0,19)
GROUPE E		GROUPE F	
<i>Parapionosyllis gestans</i> (P)	189,31 (91,94)	<i>Iphinoe tenella</i> (C)	0,33 (0,26)
<i>Notomastus latericeus</i> (P)	2,81 (2,17)	<i>Hydrobia ulvae</i> (G)	0,25 (0,13)
<i>Apseudes latreillii</i> (T)	2,31 (1,31)	Bivalves spp. (juvéniles) (B)	0,25 (0,13)
<i>Megaluropus agilis</i> (A)	1,13 (0,87)	Oligochaeta sp. A (O)	0,25 (0,25)
Bivalves spp. (juvéniles) (B)	1,06 (0,50)	<i>Cumopsis goodsiri</i> (C)	0,25 (0,25)
<i>Caulleriella alata</i> (P)	0,69 (0,57)	<i>Protodrilus</i> sp. (P)	0,17 (0,11)
<i>Hydrobia ulvae</i> (G)	0,44 (0,22)	<i>Bathyporeia sarsi</i> (A)	0,17 (0,11)
<i>Cumopsis goodsiri</i> (C)	0,38 (0,20)	<i>Mytilus edulis</i> (B)	0,17 (0,17)
<i>Scoloplos armiger</i> (P)	0,38 (0,22)	<i>Polyophthalmus pictus</i> (P)	0,17 (0,17)
<i>Prionospio malmgreni</i> (P)	0,31 (0,15)	<i>Periculodes longimanus</i> (A)	0,17 (0,17)

mentaire unique a permis d'identifier six unités de peuplement des sables. Les peuplements A et B, installés sur des sables à taux relativement élevé de matière organique ($1,3 \pm 0,7$ %) dans les parties les plus internes de la baie, sont bien individualisés par l'analyse des correspondances ; ils appartiennent tous deux à la communauté boréale à *Macoma* définie par Thorson (1957). Le peuplement B à *Cerastoderma edule-Arenicola marina-Nereis diversicolor* correspond à un faciès sableux de cette communauté, où *Macoma balthica* est remplacé par *C. edule*. Le peuplement A à *Neomysis integer-Streblospio shrubsolei* peut être considéré comme un faciès d'appauvrissement de la communauté à *Macoma* sous l'influence de la dessalure ; il est en effet localisé dans des chenaux intertidaux situés à proximité de l'embouchure de l'Eyre et recevant à marée basse un ruissellement continu d'eau douce. Le peuplement F à *Ophelia bicornis-Bathyporeia sarsi*, installé sur des sables fins dunaires, propres ($0,4 \pm 0,1$ % de matière orga-

nique), est également bien identifié par l'ordination des stations ; selon Pérès (1967), les espèces de ce peuplement sont caractéristiques des «sables et sables faiblement vaseux» de l'étage médiolittoral. Les trois autres groupes de stations (C, D, E), placés en position centrale dans le plan des deux premiers axes de l'analyse des correspondances et faiblement séparés par la classification hiérarchique, contiennent des espèces caractéristiques de la communauté boréo-lusitanienne à *Tellina* (Thorson, 1957) ; les sables supportant ces trois peuplements ont un contenu organique modéré ($0,7 \pm 0,2$ %). Une partition similaire des stations, quoique avec une discrimination moins forte, a été mise en évidence par Junoy et Viéitez (1990) dans la Ria de Foz, conduisant à l'identification de trois unités de peuplement analogues respectivement aux ensembles A-B, C-D-E, et F du bassin.

La distribution et la diversité spécifique de la macro- et de la méiofaune des sables intertidaux sont déterminées par un

ensemble de facteurs, essentiellement d'ordre physique: taille des grains et contenu organique du sédiment, niveaux de marées, salinité, action des vagues, pente de la plage, degré d'imbibition du sédiment (Dahl, 1952 ; Renaud-Debyser et Salvat, 1963 ; Salvat, 1964 ; McLachlan, 1983). L'analyse discriminante appliquée aux stations d'échantillonnage du bassin d'Arcachon a mis en évidence l'importance du niveau hypsométrique dans la distribution des peuplements. Ainsi, dans l'ensemble des groupes de stations C-D-E, le niveau hypsométrique permet de séparer les peuplements C et E (localisés aux bas niveaux de la zone intertidale, soit dans la «frange sublittorale» du système de zonation de Dahl, ou dans la «zone de saturation» du système de Salvat) du peuplement D (niveau moyen de marée, ou «zone médiolittorale» de Dahl, ou «zone de rétention» de Salvat). Divers mécanismes ont été proposés pour expliquer la zonation de la faune endogée des plages de sable. Selon Dahl (1952), le niveau des marées déterminerait une succession des sources de nourriture de haut en bas des estrans. De manière complémentaire, et en prenant comme modèle les plages d'Arcachon, Salvat (1964) a avancé que la présence d'un horizon de résurgence, par lequel percolent l'eau infiltrée à marée haute ainsi que les eaux de la nappe phréatique, implique des variations des conditions hydrodynamiques interstitielles responsables de l'étagement des espèces sur les plages battues et semi-abritées.

Dans les huit sites du bassin échantillonnés à deux niveaux, le nombre d'espèces présentes dans les bas niveaux est significativement supérieur à celui du niveau de mi-marée (respectivement $40,9 \pm 4,5$ et $27,7 \pm 3,0$; test t, $p < 0,05$) ; seul le site d'Eyrac montre un phénomène inverse. L'augmentation de la richesse spécifique vers les bas niveaux est une tendance générale dans les sables intertidaux (McLachlan, 1983). Inversement, dans ces huit sites, la biomasse est en moyenne plus élevée au niveau de mi-marée qu'aux bas niveaux (respectivement $19,38 \pm 6,10$ g.m⁻² et $9,81 \pm 2,61$ g.m⁻² ; test t, $p > 0,05$) ; ici encore, cette règle n'est toutefois pas générale puisqu'au site Legallais par exemple, la biomasse est supérieure en bas d'estran, en raison de la présence de quelques espèces à forte biomasse individuelle (*Echinocardium cordatum*, *Labidoplax thomsoni*, *Cerastoderma edule* de grande taille).

L'analyse discriminante a également mis en évidence la relative importance de la salinité dans l'ordination des sta-

tions. Bien que le bassin d'Arcachon constitue en partie l'ancien estuaire de l'Eyre, dont il reçoit toujours les apports dans son angle sud-est, ses caractéristiques hydrologiques sont davantage celles d'une baie semi-fermée que celles d'un estuaire. La dessalure y est donc peu marquée, même sur la côte orientale. Cependant, et malgré l'importance des échanges avec le proche océan, les masses d'eau occupant la partie interne du bassin ne sont que lentement renouvelées et subissent d'importantes fluctuations halines et thermiques au cours de l'année. Bouchet (1968) a ainsi distingué, de l'entrée vers le fond du bassin, une succession de trois masses d'eaux dont la position oscille au rythme des marées : des eaux néritiques externes, subissant des écarts annuels moyens de 1 en salinité et de 11,5 °C, puis des eaux néritiques moyennes (écarts annuels : 6,4 et 16,5 °C), et enfin des eaux néritiques internes (écarts annuels : 10 et 24 °C). La tolérance des espèces vis-à-vis des fluctuations de salinité (et peut-être de température), plutôt que vis-à-vis de valeurs absolues de salinité, contribue probablement à la séparation des peuplements B et D dans les niveaux moyens et à celle des peuplements C et E dans les bas niveaux.

L'hydrodynamisme, ou exposition aux vagues, constitue également un facteur déterminant de la distribution des peuplements des sables intertidaux (Renaud-Debyser et Salvat, 1963 ; McIntyre, 1970 ; Eleftheriou et Nicholson, 1975 ; Allen et Moore, 1987). Selon Eleftheriou et McIntyre (1976), l'exposition à différents degrés d'hydrodynamisme serait même le paramètre principal contrôlant l'écosystème des plages, car elle déterminerait directement la morphologie des estrans et l'ensemble des facteurs physico-chimiques associés au sédiment. Dans le bassin d'Arcachon, les peuplements A et B correspondent globalement aux stations de mode abrité et les peuplements C, D, E et F aux stations de mode semi-abrité. Les valeurs moyennes de richesse spécifique, d'abondance et de biomasse obtenues dans ces stations sont comparées dans le tableau 9 avec les données obtenues par Eleftheriou et McIntyre (1976) sur 21 plages écossaises et celles de McLachlan (1983) sur un ensemble de 105 plages. La densité et la biomasse des peuplements macrofauniques du bassin suivent la tendance observée généralement, à savoir une augmentation des valeurs lorsque l'exposition diminue. En revanche, le nombre d'espèces diminue sur les plages abritées du bassin alors que, normalement, la riches-

Tableau 9

Comparaison des valeurs moyennes du nombre d'espèces (S), du nombre d'individus (N, ind.m⁻²) et de la biomasse (B, g.m⁻²) de la macrofaune des plages sableuses en mode battu, semi-abrité ou abrité, obtenues par différents auteurs.

Comparison of mean number of species (S), mean density (N, ind.m⁻²) and mean biomass (B, g.m⁻² dry weight) of macrofauna in exposed, semi-exposed, and sheltered sandy beaches, according to different authors.

Source	MODE BATTU			MODE SEMI-ABRITÉ			MODE ABRITÉ		
	S	N	B	S	N	B	S	N	B
Eleftheriou et McIntyre (1976)	12,8	445	0,675	23,4	1331	2,837	36,0	2824	18,679
McLachlan (1983)	11	400	2,26	17	752	1,97	30	1710	6,23
Cette étude: macrofaune > 1 mm	-	-	-	36,1	1691	11,475	17,7	9639	22,809
Cette étude: macrofaune > 100 µm	-	-	-	41,3	35619	-	21,0	35747	-

se spécifique de la macrofaune s'accroît lorsque l'hydrodynamisme s'adoucit. L'explication vraisemblable de cette divergence est que les données de Eleftheriou et McIntyre (1976) et McLachlan (1983) prenaient en considération l'ensemble du domaine intertidal, alors que les sables de mode abrité du bassin n'ont pu être échantillonnés qu'au niveau de mi-marée, moins riche en espèces que les sables de bas niveaux (*cf. supra*). Le tableau 9 montre, en outre, que les densités moyennes de macrofaune totale retenue sur tamis de 100 µm sont identiques dans les plages semi-abritées et les plages abritées du bassin ; les biomasses sont supposées inchangées par cette addition du petit macrobenthos, en raison de la faible contribution pondérale de ce compartiment faunistique (Bachelet, 1990).

Il faut enfin souligner le rôle de la circulation des masses d'eaux dans la répartition des peuplements des sables intertidaux du bassin. Dans l'hypothèse d'un gradient régulier des paramètres physiques (salinité et mode, notamment) le long de l'axe du bassin, les peuplements devraient se succéder vers l'ouverture océanique, selon la séquence A-B-D pour les niveaux moyens, C-E pour les bas niveaux. Or cet arrangement régulier est perturbé par l'extension du peu-

plement E qui occupe les stations de bas niveaux d'Arguin et du Cap-Ferret sur la côte occidentale proche de l'océan, mais aussi celles de Legallais sur la côte sud et de Gahignon, à l'est de l'île aux Oiseaux (fig. 3). L'enveloppe spatiale de ce peuplement E suit, en fait, l'axe hydrologique principal du bassin, déterminé par Gassiat (1989). De même, l'isolement spatial du peuplement F sur la côte est proche de l'entrée du bassin est à mettre en relation avec la présence d'une lentille d'eau «néritique moyenne» en arrière des bancs de sable instables de Bernet (Bouchet, 1968).

Remerciements

Les auteurs remercient J.-L. Crabos pour leur avoir permis l'accès à ses données, acquises dans le cadre d'un DEA d'Océanologie de l'Université de Bordeaux I. J.-L. Crabos, P.-J. Labourg et X. de Montaudouin ont fourni une assistance appréciable sur le terrain, et C. Le Roux (Observatoire Océanologique de Roscoff) a participé au traitement des données. J.-M. Bouchet, J. Castel et P.-J. Labourg ont aussi contribué, par leurs remarques constructives, à l'amélioration du manuscrit.

REFERENCES

- Absalao R.S. (1990). Ophiuroid assemblages off the Lagoa dos Patos outlet, southern Brazil. *Ophelia*, **31**, 133-143.
- Allen P.L. et J.J. Moore (1987). Invertebrate macrofauna as potential indicators of sandy beach instability. *Estuar. coast. Shelf Sci.*, **24**, 109-125.
- Amanieu M. (1966). Introduction à l'étude écologique des plages abritées et des étangs saumâtres du bassin d'Arcachon. *Actes Soc. linn. Bordeaux*, **103 A**, 1-60.
- Amanieu M. (1967). Introduction à l'étude écologique des réservoirs à poissons de la région d'Arcachon. *Vie Milieu*, **18 B**, 381-446.
- Amanieu M. (1969). Recherches écologiques sur les faunes des plages abritées de la région d'Arcachon. *Helgoländer. Meeresunters.*, **19**, 455-557.
- Auby I. (1991). Contribution à l'étude des herbiers de *Zostera noltii* dans le bassin d'Arcachon: dynamique, production et dégradation, macrofaune associée. *Thèse de Doctorat, Université de Bordeaux I*, 2 vol., 162 + 72 pp.
- Bachelet G. (1990). The choice of a sieving mesh size in the quantitative assessment of marine macrobenthos: a necessary compromise between aims and constraints. *Mar. environ. Res.*, **30**, 21-35.
- Baden S.P., L.O. Loo, L. Pihl et R. Rosenberg (1990). Effects of eutrophication on benthic communities including fish: Swedish west coast. *Ambio*, **19**, 113-122.
- Benzecri J.P. et al. (1973). *L'analyse des données. Tome 2 : L'analyse des correspondances*. Dunod, Paris, 619 pp.
- Beukema J.J. (1991). Changes in composition of bottom fauna of a tidal-flat area during a period of eutrophication. *Mar. Biol.*, **111**, 293-301.
- Beukema J.J. et G.C. Cadée (1986). Zoobenthos responses to eutrophication of the Dutch Wadden Sea. *Ophelia*, **26**, 55-64.
- Bouchet J.-M. (1968). Étude océanographique des chenaux du bassin d'Arcachon. *Thèse de Doctorat d'État, Université de Bordeaux*, 2 vol., 306 pp.
- Bouchet J.-M. (1985). Variations hydrologiques pluriannuelles dans le bassin d'Arcachon d'après les données de température et de salinité relevées depuis 1971. Rapport interne IFREMER, Arcachon, 59 pp.
- Bruynhooge M. (1978). Classification ascendante hiérarchique de grands ensembles de données : un algorithme rapide fondé sur la construction des voisinages réductibles. *Cah. Anal. Données*, **3**, 7-33.
- Castel J., P.J. Labourg, V. Escaravage, I. Auby et M.E. Garcia (1989). Influence of seagrass beds and oyster parks on the abundance and biomass patterns of meio- and macrobenthos in tidal flats. *Estuar. coast. Shelf Sci.*, **28**, 71-85.
- Currás A. et J. Mora (1991). Comunidades bentónicas de la ria del Eo (Galicia -Asturias, NW España). *Cah. Biol. mar.*, **32**, 57-81.
- Dahl E. (1952). Some aspects of the ecology and zonation of the fauna on sandy beaches. *Oikos*, **4**, 1-27.
- Dajoz R. (1975). *Précis d'écologie. 3^{ème} édition*. Dunod, Paris, 549 pp.
- Davant P. et B. Salvat (1961). Recherches écologiques sur la macrofaune intercotidale du bassin d'Arcachon. I : Le milieu physique. *Vie Milieu*, **12**, 405-471.
- Eleftheriou A. et M.D. Nicholson (1975). The effects of exposure on beach fauna. *Cah. Biol. mar.*, **16**, 695-710.
- Eleftheriou A. et A.D. McIntyre (1976). The intertidal fauna of sandy beaches. A survey of the Scottish coast. Scottish Fisheries Research, Report 6, 1-61.
- Faure G. (1969). Bionomie et écologie de la macrofaune des substrats meubles de la côte charentaise. *Téthys*, **1**, 751-778.
- Faure G. (1972). Contribution à l'étude bionomique et écologique des peuplements des plages de l'île de Ré (côte atlantique française). *Téthys*, **3**, 619-637.
- Flint R.W. et R.D. Kalke (1985). Benthos structure and function in a South Texas estuary. *Contr. mar. Sci., Univ. Texas*, **28**, 33-53.
- Flint R.W. et R.D. Kalke (1986). Niche characterization of dominant estuarine benthic species. *Estuar. coast. Shelf Sci.*, **22**, 657-674.

- Gassiat L. (1989). Hydrodynamique et évolution sédimentaire d'un système lagune-flèche littorale. Le bassin d'Arcachon et la flèche du Cap-Ferret. *Thèse de Doctorat, Université de Bordeaux I*, 228 pp.
- Jambu M. et M.-O. Lebeaux (1978). *Classification automatique pour l'analyse des données. 2 : Logiciels*. Dunod, Paris, 399 pp.
- Junoy J. et J.M. Viéitez (1990). Macrozoobenthic community structure in the Ría de Foz, an intertidal estuary (Galicia, Northwest Spain). *Mar. Biol.*, **107**, 329-339.
- Laborda A.J. (1986). Distribución espacial de una comunidad de *Tellina* (Pelecypoda: Tellinidae) en la playa de Covas (NO de España). *Investigación pesq., Barcelona*, **50**, 43-55.
- Labourg P.-J. (1979). Structure et évolution de la macrofaune invertébrée d'un écosystème lagunaire aménagé (réservoirs à poissons de Certes). *Publ. Sci. Tech. CNEOX, Actes Colloq.*, **7**, 591-614.
- Lagardère J.-P. (1966). Recherches sur la biologie et l'écologie de la macrofaune des substrats meubles de la côte des Landes et de la côte basque. *Bull. Cent. Étud. Rech. scient., Biarritz*, **6**, 143-209.
- Legendre L. et P. Legendre (1984). *Écologie numérique. Tome 2 : La structure des données écologiques. 2^{ème} édition*. Masson, Paris et les Presses de l'Université du Québec, 335 pp.
- Lopez-Cotelo I., J.M. Viéitez et F. Díaz-Pineda (1982). Tipos de comunidades bentónicas de la playa del Puntal (Bahía de Santander). *Cah. Biol. mar.*, **23**, 53-69.
- Lubet P. (1956 a). Considérations écologiques sur les herbiers du bassin d'Arcachon. *P.-v. Soc. linn. Bordeaux*, **96**, 95-104.
- Lubet P. (1956 b). Aperçu sommaire sur la macrofaune benthique des chenaux du bassin d'Arcachon. *P.-v. Soc. linn. Bordeaux*, **96**, 147-155.
- McIntyre A.D. (1969). Ecology of marine meiobenthos. *Biol. Rev.*, **44**, 245-290.
- McIntyre A.D. (1970). The range of biomass in intertidal sand, with special reference to the bivalve *Tellina tenuis*. *J. mar. biol. Ass. U. K.*, **50**, 561-575.
- McLachlan A. (1983). Sandy beach ecology. A review. in : *Sandy beaches as ecosystems*. A. McLachlan et T. Erasmus, éditeurs. Junk, The Hague, 321-380.
- Penas E. et G. Gonzalez (1983). Relationships between benthic infauna and environmental factors in three beaches of the Ría de Arosa embayment (Spain) using canonical correlation analysis. *J. expl mar. Biol. Ecol.*, **68**, 245-256.
- Péres J.-M. (1967). Les biocoenoses benthiques dans le système phytal. *Recl Trav. Stn mar. Endoume*, **42**, 3-113.
- Pielou E.C. (1975). *Ecological diversity*. John Wiley, New York, 165 pp.
- Renaud-Debyser J. (1963). Recherches écologiques sur la faune interstitielle des sables. bassin d'Arcachon, île de Bimini, Bahamas. *Vie Milieu, suppl.*, **15**, 1-157.
- Renaud-Debyser J. et B. Salvat (1963). Eléments de prospérité des biotopes des sédiments meubles intertidaux et écologie de leurs populations en microfaune et macrofaune. *Vie Milieu*, **14**, 463-550.
- Retière C. (1979). Contribution à la connaissance des peuplements benthiques du golfe normanno-breton. *Thèse de Doctorat d'État, Université de Rennes, France*, 431 pp.
- Robert R., N. Guillocheau et Y. Collos (1987). Hydrobiological parameters during an annual cycle in the Arcachon Basin. *Mar. Biol.*, **95**, 631-640.
- Rosenberg R. (1985). Eutrophication. The future marine coastal nuisance? *Mar. Pollut. Bull.*, **16**, 227-231.
- Salvat B. (1962). Faune des sédiments meubles intertidaux du bassin d'Arcachon. *Systématique et écologie. Cah. Biol. mar.*, **3**, 219-244.
- Salvat B. (1964). Les conditions hydrodynamiques interstitielles des sédiments meubles intertidaux et la répartition verticale de la faune endogée. *C. r. Acad. Sci., Paris*, **259**, 1576-1579.
- Salvat B. (1967). La macrofaune carcinologique des sédiments meubles intertidaux (tanaïdacsés, isopodes et amphipodes). Éthologie, bionomie et cycle biologique. *Mém. Mus. natn. Hist. nat., Paris, Sér. A, Zool.*, **45**, 1-275.
- Scherrer B. (1983). Techniques de sondage en écologie. in: *Stratégies d'échantillonnage en écologie*. S. Frontier, éditeur. Masson, Paris et les Presses de l'Université Laval-Québec, 63-162.
- Shin P.K.S. (1982). Multiple discriminant analysis of macrobenthic infaunal assemblages. *J. expl mar. Biol. Ecol.*, **59**, 39-50.
- Thimel A. (1988). Étude *in situ* du métabolisme aérobie d'une communauté benthique dans une lagune mixohaline peu profonde. *Thèse de Doctorat, Université de Bordeaux I, France*, 161 pp.
- Thorson G. (1957). Bottom communities (sublittoral or shallow shelf). *Mem. Geol. Soc. Am.*, **67**, 461-534.
- Tomassone R. (1988). *Comment interpréter les résultats d'une analyse factorielle discriminante*. ITCF, Paris, 56 pp.
- Viéitez J.M. et A. Baz (1988). Comunidades bentónicas del sustrato blando intermareal de la playa de Lapamán (Ría de Pontevedra, Galicia). *Cah. Biol. mar.*, **29**, 261-276.