

Stratégies d'échantillonnages et fluctuations naturelles dans des écosystèmes benthiques. Deux exemples en milieu tropical

Macrobenthos
Échantillonnage

Macrobenthos
Sampling

Raphaël Plante ^a, Serge Frontier ^b, Pierre Le Loeuff ^c, Jean-Pierre Reys ^a

^a Station Marine d'Endoume, rue de la Batterie des Lions, 13007 Marseille.

^b Laboratoire d'Écologie Numérique, Université des Sciences et Techniques de Lille, 59655 Villeneuve d'Ascq.

^c ORSTOM, 24, rue Bayard, 75008 Paris.

RÉSUMÉ

L'analyse conjointe (analyse des correspondances et des valeurs centrales) de deux plans d'échantillonnage différents adaptés à deux écosystèmes tropicaux, suggère que la nature des informations introduites au départ dans le plan d'échantillonnage influe sur la nature des résultats. L'analyse des correspondances fournit des réponses qui s'expriment dans une dimension cohérente avec celle des stratificateurs du plan d'échantillonnage. Néanmoins, les résultats qui se rapportent aux deux situations différentes sont cohérents entre eux, démontrant l'adéquation de plans particuliers adaptés à des situations distinctes.

Oceanol. Acta, 1983. Actes 17^e Symposium Européen de Biologie Marine, Brest, 27 septembre-1^{er} octobre 1982, 153-157.

ABSTRACT

Sampling strategies and natural fluctuations in benthic ecosystems. Two examples in tropical environment

Two benthic tropical environments were sampled in two different ways, raising a methodological problem : the suitability of a given sampling plan for any ecological problem. On the Ivory Coast (a straight coastline with clear ecological gradients towards the open sea) the sampling schedule consists of transects, stations being distributed in relation to hydroclimatical conditions. In Madagascar, because of the environmental complexity, stations were arranged geographically on a grid pattern. The analysis of results (correspondence factorial and gradient analysis) suggest that the character of informations which are introduced by means of the " stratifier " (sampling plan criterion) influences the character of the results. In our cases, the results appear as a distribution in terms of hydroclimatical and sedimentological conditions on the Ivory Coast and in terms of geographical marks in Madagascar. However, the results of both analyses appear as reciprocally coherent, which demonstrates the fitness of the chosen sampling plans. This fitness relies of course upon the benthologist's experience.

Oceanol. Acta, 1983. Proceedings 17th European Marine Biology Symposium, Brest, France, 27 September-1 October, 1982, 153-157.

INTRODUCTION

Les écosystèmes benthiques sont un lieu d'accumulation des perturbations d'origine anthropique. Il s'ensuit une certaine difficulté à percevoir la part imputable aux fluctuations naturelles dans les modifications subies par ces milieux, que ce soit dans l'espace ou dans le

temps. Il apparaît donc important d'essayer de décrire précisément ces fluctuations naturelles. Nous nous y sommes appliqués à propos de deux écosystèmes benthiques tropicaux libres de toute influence humaine. A cette occasion nous est apparue la nécessité d'approfondir un aspect méthodologique : l'adéquation du plan d'échantillonnage au problème posé, aspect que

nous nous proposons de traiter ci-après, sans décrire les fluctuations recherchées. En effet, au-delà de l'instrumentation, il s'avère que la planification de l'échantillonnage correspond à une question précise « posée au milieu »; que des questions différentes amènent des réponses différentes; et que, dans le cadre d'un problème précis et d'un type de traitement choisi, il convient de choisir un plan d'échantillonnage adapté (Frontier, 1982 : cet ouvrage contient une abondante revue bibliographique sur les méthodes d'échantillonnage et d'analyse en écologie).

MATÉRIEL ET MÉTHODES (fig. 1)

Côte-d'Ivoire

Les résultats utilisés ici proviennent de 128 stations (drague Charcot) réparties entre 10 et 250 m le long de radiales perpendiculaires au littoral. Le macrobenthos est séparé par tamisage sur maille de 2 mm, mais les résultats utilisés ici ne concernent que les polychètes (Intès, 1980 ; Le Lœuff, Intès, 1979).

Madagascar

Les 41 stations analysées proviennent de la baie d'Ambaro (NW de Madagascar) et comportent deux sous-ensembles : 30 stations réparties dans la baie au sens strict selon un quadrillage assez régulier de 2 milles de maille, et 11 autres beaucoup plus resserrées autour de l'archipel des Mitsio. L'échantillonnage a comporté 3 coups de benne Smith et McIntyre (0,3 m²) par station dans la baie (BA) et 7 dans l'archipel (NM). Le macrobenthos, tamisé ici encore sur 2 mm, est cette fois retenu dans sa totalité.

Nous utiliserons deux méthodes d'analyse : l'analyse des valeurs centrales (Intès, 1980 ; Le Lœuff, Intès, 1979 ; Plante, Le Lœuff, 1982) et l'analyse factorielle des correspondances (Hill, 1974) — ces méthodes seront

respectivement désignées par « AVC » et « AFC » dans la suite du texte. La première a l'avantage de la simplicité et permet d'analyser l'influence d'un facteur ou d'un couple de facteurs sur la répartition d'un ou d'un ensemble d'espèces. Cette méthode, qui se rapporte à l'analyse des gradients (Whittaker, 1967), suppose donc le choix *a priori* des facteurs selon lesquels on désire ordonner les espèces étudiées. Cette règle montre déjà qu'une telle enquête n'est pas objective : elle comporte l'injection en amont d'une information préalable (ici l'hypothèse — généralement vérifiée — de l'influence dominante de l'hydroclimat et de la granulométrie sur le benthos). L'objectif sera alors de connaître la façon dont ressort cette information à travers le filtre des assemblages d'espèces. C'est une attitude intellectuelle qu'adoptent souvent (et parfois inconsciemment) de nombreux écologistes. L'AFC est d'un usage plus courant, encore qu'en écologie benthique elle n'ait connu que de rares applications (Guille, Ponge, 1975 ; Intès, 1980). Sans en décrire le principe, retenons seulement que l'examen simultané de la répartition des espèces (et des stations) dans l'espace engendré par les premiers axes factoriels permet d'inférer la signification écologique des axes reconnus.

SITUATIONS ÉTUDIÉES

Le plateau continental ivoirien

Relativement rectiligne et de pente uniforme, ce pré-continent est soumis à des gradients écologiques généralement orthogonaux à la côte et qui peuvent se schématiser ainsi : 1) les sédiments s'étagent au long de la pente depuis les sables littoraux jusqu'aux vases plus ou moins sableuses de l'étage bathyal ; 2) les masses d'eau qui baignent ces fonds sont séparées en deux couches distinctes par une discontinuité dont l'immersion varie entre 30 et 50 m. Une thermocline permet de repérer ce niveau (fig. 2).

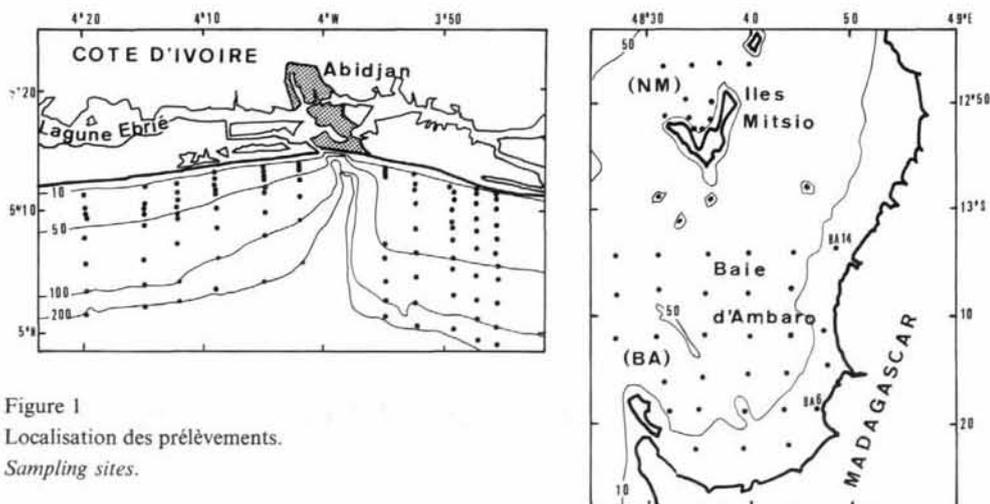


Figure 1
Localisation des prélèvements.
Sampling sites.

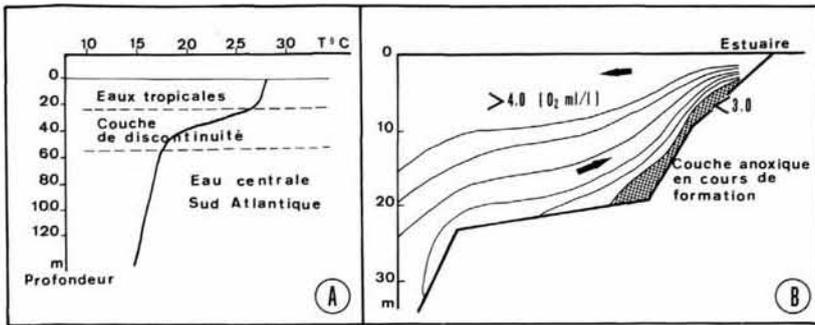


Figure 2

A) Évolution de la température avec la profondeur sur le plateau continental ivoirien ; B) Répartition des teneurs en oxygène dissous au long d'une radiale perpendiculaire à la côte en baie d'Ambaro.

A) Diagram showing temperature distribution as a function of depth on the Ivory Coast shelf ; B) Distribution of dissolved oxygen content values on a transect driven orthogonally to the coast in Ambaro Bay (Madagascar).

La baie d'Ambaro

Du point de vue qui nous intéresse, les caractéristiques écologiques de cette vaste baie (850 km²) et du plateau continental qui la prolonge sont moins schématiques que ce que nous venons de décrire. La mosaïque des types sédimentaires et des peuplements benthiques résulte à la fois de l'histoire quaternaire du précontinent, de la présence d'appareils récifaux et de l'influence actuelle des fleuves côtiers (Daniel *et al.*, 1972 ; Plante, Plante-Cuny, 1971). Cette baie est en effet soumise à des apports importants d'eau douce qui se font selon les modèles « estuaire » en saison humide et « anti-estuaire » en saison sèche (Piton, Magnier, 1971). Une conséquence importante de ces processus est l'apparition épisodique de nappes d'eau piégées au niveau du fond, où se développent des conditions transitoires d'anoxie.

Ces deux types de situations écologiques nous ont amené à utiliser deux plans d'échantillonnage très différents utilisant différents stratificateurs (le stratificateur est le critère selon lequel on opère la stratification de l'échantillonnage : cf. Frontier, 1982) : 1) l'un (Côte-d'Ivoire) avec un *a priori* sur les facteurs écologiques d'ordre général (température et granulométrie), dont on présume l'importance faute de pouvoir se fonder sur des particularités morphologiques du précontinent. Les stations sont donc régulièrement espacées au long du gradient des températures ; 2) l'autre avec un *a priori* sur le cadre géographique en fonction de facteurs d'ordre régional (position par rapport aux fleuves, aux récifs, etc...). Les stations sont donc placées aux intersections de réseaux de coordonnées géographiques.

RÉSULTATS ET DISCUSSIONS

Liaisons entre les facteurs

Dans le cas des stations de Côte-d'Ivoire aussi bien que de Madagascar, la structure obtenue en AFC présente, dans les plans des premiers axes et plus particulièrement des deux premiers, un aspect en croissant étiré et incurvé traduisant un effet Guttman, relation quadratique entre les facteurs qui engendrent ces axes (fig. 3, 4). Les points situés aux deux pointes du croissant correspondent aux deux extrémités d'un gradient qui, dans le cas présent, peut être interprété comme un gradient écologique.

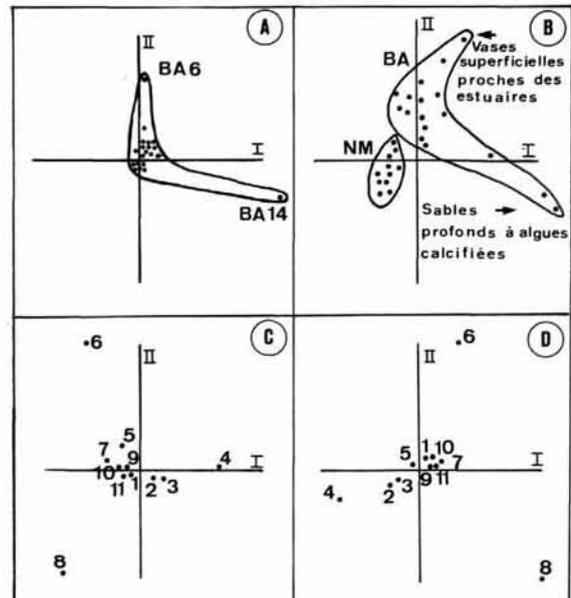


Figure 3

Baie d'Ambaro (macrofaune totale). Répartition des stations dans le plan des deux premiers axes en AFC : A) ensemble des stations. Les deux faciès d'estuaire (BA 6 et 14) oblitèrent le reste de la structure ; B) après enlèvement des stations BA 6 et 14 ; C et D) analyse séparée des stations NM en utilisant 7 prélèvements par station (C) ou 3 (D).

Madagascar Ambaro Bay stations (total macrofauna). Distribution of stations in the plane of the first two axis in correspondence analysis : A) on the whole set of stations. Two estuarine stations (BA 6 and 14) conceal the remaining structure ; B) after removal of BA 6 and 14 ; C and D) separate analysis of the NM stations using 7 samples per station (C) or 3 (D). Both analysis give the same result (symmetrical aspects of the graphs).

L'AVC, effectuée sur les prélèvements de Côte-d'Ivoire, permet d'interpréter le processus plus avant (Le Loeff, Intès, 1979 ; Intès, 1980). On observe que le plan des axes 1 et 2 de l'AFC fournit une ordination des stations et des ensembles d'espèces tout à fait semblable, à une rotation près, à celle que donne l'AVC (fig. 4 B). Or l'AVC avait sélectionné *a priori* les facteurs climatique et édaphique, alors que l'ordination par l'AFC ne posait aucun *a priori*. Ceci nous fournit un bon argument pour justifier *a posteriori* l'interprétation des axes 1 et 2 de l'AFC comme représentation d'un facteur climatique (température) et d'un facteur édaphique (granulométrie). Dans le cas particulier de la Côte-d'Ivoire, ces deux facteurs sont donc largement liés l'un à l'autre : en

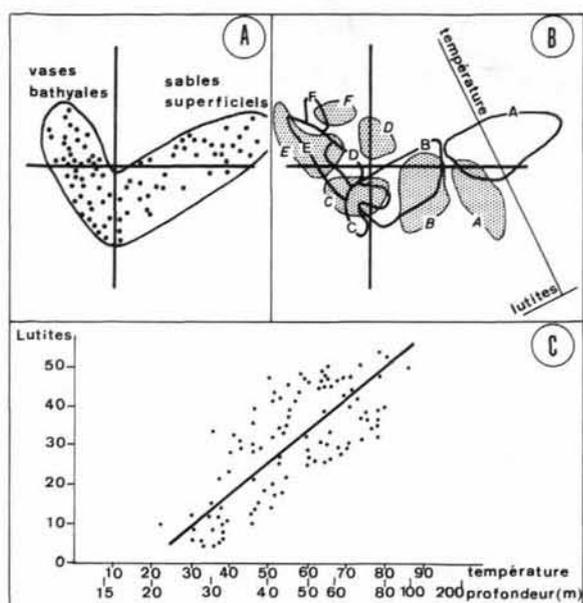


Figure 4

Côte-d'Ivoire (polychètes) : A) répartition des stations dans le plan des axes 1 et 2 de l'AFC ; B) superposition des regroupements donnés par l'AFC (contours vides) et l'AVC (zones grisées) ; C) distribution des valeurs centrales des stations dans les axes « lutites » et « températures » (échelles en valeurs relatives).

Ivory Coast (polychaetes) : A) distribution of stations in the plane of the first two axes in correspondence analysis ; B) superposition of groups suggested by analysis of correspondence (open areas) and of central values (stippled areas) ; C) distribution of central values of the stations in the plane of lutite and temperature axes (both scales refer to relative values).

AVC, l'allongement du nuage représentant les stations selon un axe parallèle à la première bissectrice dans le plan des facteurs lutites — température traduit bien cette relation (fig. 4 C). Cette relation n'est cependant pas linéaire si on considère la relation lutites-profondeur.

Dans l'exemple des données malgaches, les résultats de l'AFC sont plus difficiles à interpréter en termes de gradient climatique ou édaphique. La configuration du nuage des stations dans l'espace des deux premiers axes (fig. 3) permet cependant quelques remarques : 1) un effet Guttman très clair se manifeste, preuve d'une relation entre les deux premiers facteurs. Cependant, cette configuration n'apparaît clairement que si on procède à l'analyse en excluant deux stations (BA 6 et BA 14) qui contribuent de façon si importante à la définition des axes qu'elles oblitèrent le reste de la structure (cf. paragraphe « Mise en évidence de chocs écologiques »). Par ailleurs, tout le groupe de stations NM situées autour d'un archipel possède des caractéristiques suffisamment originales et voisines pour que les points représentatifs restent groupés près de la projection du barycentre. Le croissant de l'effet Guttman devient encore plus clair si on ne considère que les stations appartenant à la baie proprement dite (BA) ; 2) l'axe 2 semble correspondre clairement à un gradient granulométrique (fortes contributions de stations de sables grossiers et algues calcifiées, et, à l'opposé, de vases terrigènes. Le premier axe, par contre, est essentiellement défini à l'une de ses extrémités par des stations à peuplements riches en huîtres, et à l'autre, par des

stations peuplées d'algues calcaires, c'est-à-dire deux faciès qui correspondent à des exigences opposées au plan de la salinité. On peut donc considérer cet axe comme lié à la dessalure. Malgré la complexité de la mosaïque sédimentaire, les 2 premiers axes de notre analyse (extrayant 13 % de l'inertie totale, contre 12 % en Côte-d'Ivoire) démontrent que les influences majeures dans l'individualisation des stations sont imputables à ce qu'on peut désigner sous le nom d'« effet fleuve ». En envisageant sous cet angle le croissant Guttman dans le plan des axes 1 et 2, on reconnaît aux deux extrémités du croissant les stations qui sont respectivement le plus et le moins soumises à l'influence des fleuves.

DISCUSSION

Relations implicites avec le plan d'échantillonnage

Nous supposons que l'écologiste benthique se pose, en première analyse, la question de la nature et de l'intensité des liens qui unissent les éventuelles unités de peuplement, question préalable à la détermination des assemblages d'espèces (communautés, biocénoses). Nos résultats démontrent qu'un échantillonnage systématique (Frontier, 1982) permet de répondre correctement à cette question. Les deux plans d'échantillonnage utilisés peuvent en effet se rapporter à cette catégorie, que ce soit en Côte-d'Ivoire où le stratificateur est la température, ou à Madagascar où le quadrillage adopté est fondé sur la distance entre stations. Cependant les résultats obtenus appellent deux remarques importantes :

1) Dans l'ensemble des données de la baie d'Ambaro les informations introduites sont ordonnées en fonction du site et les conclusions de l'analyse s'expriment elles aussi en fonction du site (« effet fleuve »). En particulier, la forte contribution des stations situées au voisinage des estuaires suggère la nécessité d'un resserrement de la grille d'échantillonnage aux faibles profondeurs où les gradients écologiques sont les plus accentués. Par contraste, les données de Côte-d'Ivoire sont introduites selon un stratificateur général ; les conclusions s'expriment clairement dans l'échelle des facteurs généraux et, en particulier, soulignent l'intérêt du resserrement du pas d'échantillonnage au voisinage de la thermocline. Ces résultats ne sont pas contradictoires car, dans les cas étudiés, l'hydroclimat et la sédimentologie sont évidemment dépendants de la proximité des fleuves et plus généralement des masses continentales. En d'autres termes, la convergence des résultats tient à l'adéquation du choix des stratificateurs utilisés en Côte-d'Ivoire, adéquation qui tient à son tour à l'expérience des écologistes benthiques. On peut rapprocher ces constations de celle à laquelle conduisent souvent les analyses d'inertie, où le premier facteur correspond fréquemment à un facteur écologiquement trivial.

2) Deux grilles d'échantillonnage de mailles différentes seront adaptées à la description de phénomènes de dimensions différentes : les 11 stations NM, relativement resserrées autour d'un même point (archipel Mitsio) se regroupent sans s'individualiser autour du bary-

centre dans l'analyse globale. Une analyse séparée est nécessaire pour discerner la structure de cet ensemble (fig. 3 A et B). Cette fois les deux premiers axes s'interprètent en fonction de la granulométrie (axe 1) et de la teneur en calcaire (axe 2), c'est-à-dire, en termes globaux, de la proximité des mangroves littorales et de l'influence des courants de passe.

Mise en évidence de chocs écologiques

L'analyse des prélèvements effectués en baie d'Ambaro fait apparaître une individualisation écrasante des stations les plus proches des estuaires des fleuves (fig. 4 A). L'examen du peuplement montre que ces stations sont en effet habitées par une faune à faible diversité spécifique, composée d'espèces carnivores et nécrophages, constatation que nous pouvons rapprocher des phénomènes hydrologiques décrits au chapitre précédent : les conditions anoxiques qui s'ensuivent (fig. 2) provoquent la mort massive des animaux liés au sédiment : on peut ainsi observer en début de saison sèche des accumulations de tests du bivalve *Anomalocardia malonei* (Plante, Plante-Cuny, 1971). Des situations analogues se rencontrent dans d'autres régions tropicales, par exemple, dans la lagune Ébrié en Côte-d'Ivoire (Gomez, 1980).

DISCUSSION

L'AFC permet donc, dans les conditions dans lesquelles nous avons effectué nos échantillonnages, de percevoir et de hiérarchiser l'influence de ce type de « chocs écologiques ». En d'autres termes on peut ainsi pratiquer une stratification *a posteriori* des stations en vue de l'étude cette fois encore d'un point particulier de la structure.

Nombre de prélèvements

Dans l'hypothèse où la question posée demeure la détermination des rapports entre les peuplements, le

benthologue cherche d'abord à déterminer le nombre minimum d'échantillons à prélever (Frontier, 1982). Nos observations sur l'ensemble des données malgaches fournissent un élément de réponse sur ce point. Notre échantillonnage dans l'ensemble NM comprenait par station 7 prélèvements. Nous en avons tiré au hasard 3 que nous avons soumis à l'analyse en même temps que les stations BA. Cependant, une AFC appliquée aux 11 stations de NM donne les mêmes résultats qu'on utilise 3 ou 7 prélèvements par station (fig. 3 C et D).

DISCUSSION

La caractérisation des profils de chaque station peut donc se faire à partir d'un nombre d'échantillons relativement faible, beaucoup plus faible en tout état de cause que ce qui est nécessaire pour définir la composition qualitative ou quantitative du peuplement (Plante, Le Loeuff, 1982).

CONCLUSIONS

Les deux systèmes qui nous ont servi d'exemples dans ce travail représentent deux cas de figure assez caractéristiques en écologie benthique. Les conclusions des analyses s'expriment dans chaque cas dans une dimension qui est celle des informations introduites (facteur écologiquement trivial). On constate cependant que les résultats des deux analyses sont cohérents et interprétables les uns en fonction des autres.

Les méthodes d'analyse utilisées permettent une stratification *a posteriori* susceptible de mettre en évidence des points particuliers (rémanence de l'effet de « chocs écologiques », variations géographiques à des échelles différentes).

La valeur générale de telles conclusions mériterait probablement d'être confirmée en utilisant un même corpus de données benthiques à l'intérieur duquel on pourrait pratiquer *a posteriori* des échantillonnages différents en utilisant divers stratificateurs.

RÉFÉRENCES

- Daniel J., Dupont J., Jouannic C., 1972. Bathymétrie et sédimentologie de la baie d'Ambaro (nord-ouest de Madagascar), *Cah. ORSTOM, sér. Géol.*, **4**, 3-24.
- Frontier S., 1982. Choix et contraintes de l'échantillonnage écologique, in : *Stratégies d'échantillonnage en écologie*, édité par S. Frontier, Masson, Paris, 15-62.
- Gomez M., 1980. Données biologiques sur deux peuplements benthiques autour de l'île Boulay et de l'île Leydet, *Thèse Spéc., Univ. Abidjan*, 108 p.
- Guille A., Ponge F., 1975. Application de l'analyse des correspondances à l'étude des peuplements benthiques de la côte catalane française, *Ann. Inst. Oceanogr. Monaco, Nlle. sér.*, **51**, 223-235.
- Hill M. O., 1974. Correspondence analysis : a neglected multivariate method, *Appl. Stat.*, **23**, 340-354.
- Intès A., 1980. Les annélides polychètes du Golfe de Guinée central, *Thèse Doct. Sci., Univ. Bretagne Occidentale*, 264 p.
- Le Loeuff P., Intès A., 1979. Principe d'une méthode simple d'étude des peuplements benthiques : analyse par les valeurs centrales. Première application à la faune des polychètes du plateau continental de Côte-d'Ivoire, *Comm. Coll. U.O.F.*, Nantes, 2 p.
- Piton B., Magnier Y., 1971. Les régimes hydrologiques de la baie d'Ambaro, *Cah. ORSTOM, sér. Océanogr.*, **9**, 149-166.
- Plante R., Plante-Cuny M. R., 1971. Premiers résultats de l'étude du macrobenthos et des diatomées benthiques dans une baie en milieu tropical (Madagascar), *Ann. Univ. Madagascar, sér. Sci. Nat. Math.*, **8**, 245-253.
- Plante R., Le Loeuff P., 1982. Le benthos marin et les stratégies d'échantillonnage. In : *Stratégies d'échantillonnage en écologie*, édité par S. Frontier, Masson, Paris, 325-340.
- Whittaker R. H., 1967. Gradient analysis of vegetation, *Biol. Rev. (Camb.)*, **42**, 207-264.

