

Conseil International  
pour l'Exploration de la Mer

C.M. 1986/K : 30  
Comité des Mollusques  
et crustacés

Echantillonnage des populations naturelles de Mollusques  
compétiteurs trophiques des huîtres cultivées *Crassostrea gigas*  
du bassin de Marennes-Oléron : aspects méthodologiques.

Pierre-Guy SAURIAU

IFREMER, Laboratoire Ecosystèmes Conchylicoles (LEC)  
B.P. 133, 17390 La Tremblade (France).

RESUME : L'estimation des stocks de Mollusques non cultivés soulève de nombreuses questions méthodologiques : le choix d'une stratégie d'échantillonnage, le niveau des erreurs d'échantillonnage et des erreurs systématiques. Le plan retenu s'articule autour de deux étapes : en premier, un pré-échantillonnage aléatoire afin de recueillir toutes les informations nécessaires ; puis en second, un échantillonnage aléatoire stratifié après allocation optimale de l'effort d'échantillonnage au sein des strates. Les fortes variances liées aux estimateurs (densité, biomasse) proviennent du mode agrégatif de la dispersion spatiale des espèces. L'engin de prélèvement (benne Smith Mac-Intyre) dont l'efficacité n'est pas égale à 1, biaise les estimateurs. L'essentiel des estrans du bassin de Marennes-Oléron abrite la communauté à *Macoma balthica* dans laquelle le faciès à *Cerastoderma edule* prédomine.

Stock assessment of the non-cultivated Mollusc, trophic competitors  
for oysters, in the Marennes-Oleron bay (Atlantic French coast) :  
methodological considerations.

ABSTRACT : The main problems involved in making biomass and density estimates of benthic molluscs are the choice of a sampling plan, the level of systematic errors and random errors. A stratified random sampling after optimum allocation was used in the case. The benthic molluscs estimates (biomass or density) are highly variable, due to their aggregated distribution. The sampling gear used is a Smith Mc-Intyre grab which introduce a bias in the estimates. Nevertheless, the *Macoma balthica* community was predominant in the bay but *Cerastoderma edule* appeared to be the dominant specie.

## 1. Introduction :

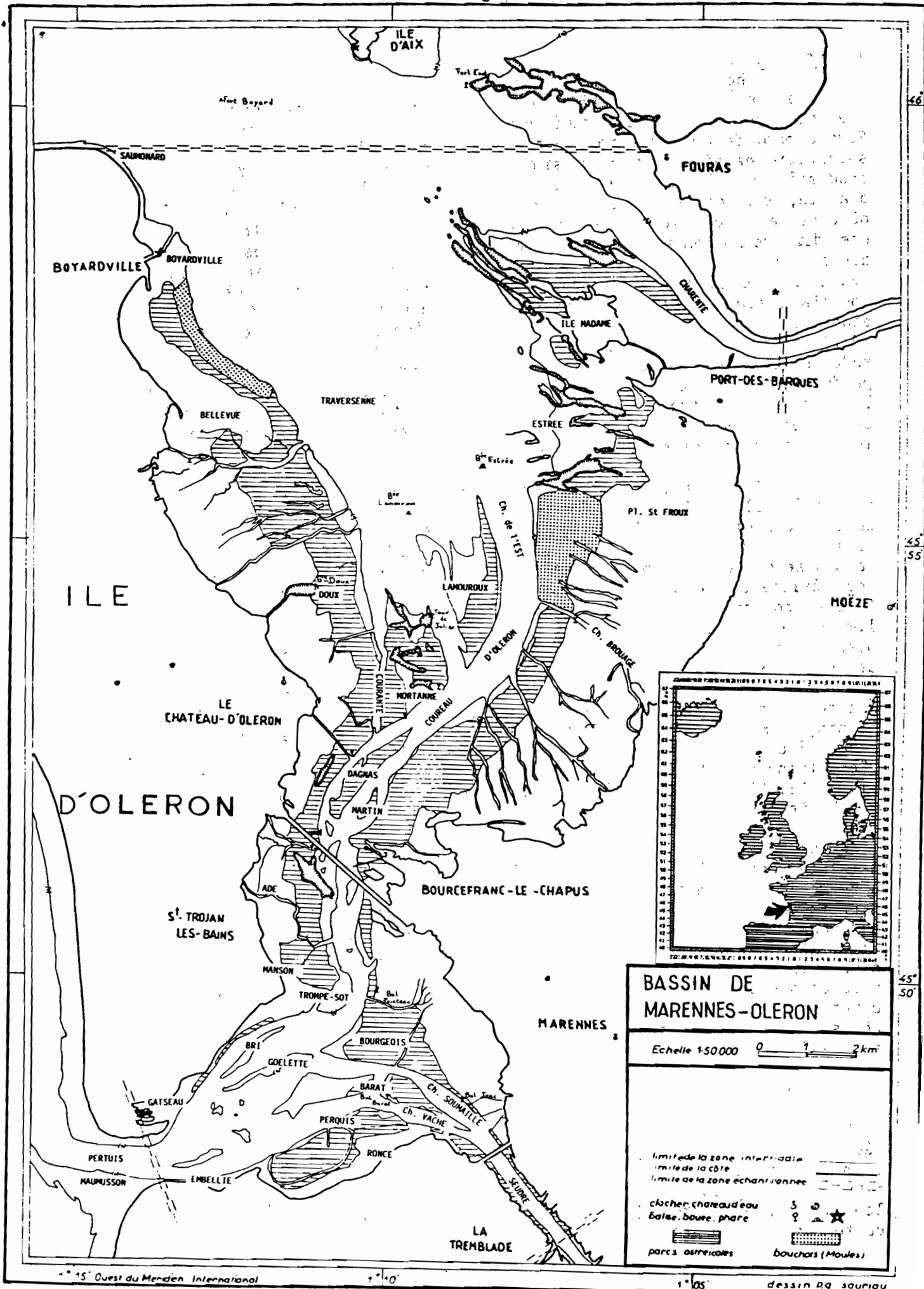
Le bassin de Marennes-Oléron (carte 1), limité au nord par l'estuaire de la Charente, au sud par le Pertuis de Maumusson et à l'est par l'estuaire de la Seudre possède une vocation conchylicole depuis la fin du 19ème siècle. D'une superficie de 180 km<sup>2</sup>, ce bassin produit actuellement près de la moitié de la production d'huîtres commercialisées en France (Héral, 1985). En raison de cette qualité, de nombreux travaux se développent afin de déterminer les éléments nécessaires à une meilleure gestion de cette ressource littorale. Ainsi depuis une dizaine d'années, les performances de croissance des huîtres semblent accuser un net ralentissement corrélativement à une diminution de leur qualité. Avant de formuler des hypothèses déterministes sur ces phénomènes, il est important avant tout d'éclaircir le mode de fonctionnement dynamique de cet écosystème. A cet effet, le bassin fait l'objet d'une étude globale (Héral, 1977) abordée par étapes successives. Le but ultime consiste en l'élaboration de modèles de gestion de la ressource conchylicole, visant à optimiser la production ostréicole par une estimation des stocks d'huîtres compatibles avec les possibilités trophiques du milieu. Cette étude globale s'est déployée selon deux axes majeurs, le premier selon une optique hydrologique-écophysologique, le second selon une optique, dynamique des stocks.

Ainsi, d'une part, la détermination des potentialités nutritives des eaux du bassin (Héral, 1977) et de ses différentes formes de nourritures disponibles : substances dissoutes (Feuillet et al., 1979), bactéries (Héral et Prou, 1980), matières organiques particulaires (Héral et al., 1980, 1981) montrent que ce bassin se caractérise par une charge élevée des eaux en seston, ce qui entraîne une déficience de la pénétration de la lumière, avec pour conséquence, une faible productivité primaire (Héral et al., 1983) : ceci soulève le caractère limité de la nourriture disponible pour les populations de filtreurs de ce bassin. En parallèle des études hydrobiologiques, la biologie des populations de *Crassostrea gigas* (Deslous-Paoli, 1980, 1982, 1983) et la mise en évidence des transferts énergétiques entre la nourriture disponible dans l'eau et les huîtres d'un an (Deslous-Paoli et Héral, 1984) ou adultes (Héral, Deslous-Paoli, Sornin, 1983) sont déterminées. De même, la quantification du compartiment "compétiteurs trophiques" nécessite l'étude des populations de *Mytilus edulis* (Boromthanarat, 1986), des populations de *Crepidula fornicata* (Deslous-Paoli et al., 1983, 1984) mais aussi des Mollusques non cultivés compétiteurs trophiques des huîtres *C. gigas*.

D'autre part et simultanément, se sont effectuées l'estimation du captage de naissain (Berthomé et al., 1981, 1982), l'estimation de la biomasse d'huîtres en élevage dans un site test (Latour, 1983), puis, à l'échelle du bassin, soit directement par échantillonnage terrain (Bacher, 1984) et photographies aériennes (Bacher et al., 1986), soit menée par télédétection (Deslous-Paoli et al., 1985). En parallèle à l'estimation actuelle des stocks (huîtres, moules, crépidules) et des productions commercialisées, l'évolution historique des productions commerciales ostréicoles du bassin et l'étude dynamique des stocks d'huîtres cultivées, doivent permettre de mieux comprendre les mécanismes régissant l'écologie de cet écosystème orienté vers la conchyliculture (Héral et al., 1986).

## 2. Méthodologie :

La gestion rationnelle des stocks de Mollusques cultivés (huîtres et moules) nécessite en particulier, la connaissance des stocks de Mollusques non cultivés. Il s'agit ainsi, d'établir une cartographie biosédimentaire quantitative afin, d'une part, de localiser ces stocks non cultivés et, d'autre part, de quantifier leur niveau de biomasse vis à vis de la biomasse d'huîtres et de moules en culture dans le bassin.



carte 1 : Toponymie dans le bassin de Marennes-Oleron

## 2.1. Choix de la stratégie d'échantillonnage :

Ce choix est sous l'influence directe de l'ensemble des connaissances antérieures de l'écosystème. Ainsi les grands traits de la physiographie du bassin transparaissent des travaux de Chassé et Glémarec (1976) ainsi que de Hily (1976). Plus en détail, la bionomie benthique intertidale de certains estrans a été décrite pour l'île d'Oléron et Ronce-les-Bains par Baudoin (1949), Callame (1961) et Faure (1969). Enfin, Massé et Lagardère (1981) mettent en évidence l'action des parcs ostréicoles sur les peuplements benthiques.

Il ressort de ces travaux que le domaine benthique du bassin est constitué d'une mosaïque de peuplements. Les niveaux de densité et de biomasse de ces peuplements sont corrélés avec les types biosédimentaires et les niveaux bathymétriques. En particulier les maxima de biomasse sont atteints en position infralittorale subtidale pour des sédiments vaso-sableux (Hily, 1976). Cette mosaïque se reflète aussi bien en position subtidale que intertidale où la présence-absence de parcs ostréicoles ajoute une dichotomie supplémentaire.

Ainsi, à priori, s'impose l'idée du découpage du domaine benthique, milieu très hétérogène, en un ensemble d'éléments plus homogènes appelés strates, selon des stratificateurs en corrélation avec les niveaux de biomasses.

## 2.2. Echantillonnage stratifié :

Les critères théoriques présidant aux choix d'un échantillonnage stratifié par rapport à un échantillonnage systématique ou aléatoire simple (E.A.S.) découlent des réflexions suivantes :

- Grosselein et Laurec (1982) notent : "Vis à vis de l'échantillonnage aléatoire simple, l'échantillonnage systématique présente un inconvénient majeur : il est difficile d'obtenir une estimation fiable de la variance de l'estimateur final, sans utiliser des méthodes relativement sophistiquées (Matheron, 1965) ou faire des hypothèses simplificatrices (Cochran, 1977). Autre inconvénient majeur, il peut conduire à des estimations biaisées s'il existe des périodicités inconnues dans la distribution des espèces ou des gradients de densités marquées" ce qui est très nettement le cas dans le bassin de Marennes-Oléron pour les *Crepidula fornicata* (crépidule) situées en bancs très denses dans l'infralittoral exondable et pour les *Cerastoderma edule* (coque) distribuées de façon contagieuse sur les estrans vaso-sableux.

- L'échantillonnage aléatoire simple sur une vaste zone qui tend à présenter des stations proches les unes des autres alors que de vastes zones sont délaissées, ne rendra pas compte de la possible distribution contagieuse des Mollusques,

- Au contraire, l'échantillonnage stratifié se révélera plus précis pour étudier une structure de grande dimension dans la mesure où les strates définies rendront compte des gradients de densités et de biomasses reconnus à priori.

- Enfin, l'existence de cartes biosédimentaires (Hily, 1976) de l'ensemble du bassin et la relative facilité de contrôler toute modification de ces cartes, permettent l'établissement de strates définies grâce à des stratificateurs de type biosédimentaire et bathymétrique.

Ainsi, l'application d'un échantillonnage stratifié nécessite de concevoir les points suivants :

1. Définition des concepts statistiques
2. construction de strates
3. détermination de l'effort d'échantillonnage pour chaque strate
4. adoption d'un plan d'échantillonnage au sein de chaque strate

### 1. Définition des concepts statistiques (Frontier, 1983)

- La population statistique est la surface d'une strate
- L'unité d'échantillonnage est l'unité de prélèvement : surface de  $1/10^{\text{ème}}$  de  $m^2$ ,
- La population cible est constituée de l'ensemble des espèces de Mollusques,
- Les paramètres sont des caractéristiques quantitatives : biomasse, densité, nombre d'espèces par unité d'échantillonnage.

### 2. Construction des strates

- Le découpage naturel du bassin de Marennes-Oléron en une mosaïque d'entités conduit à une stratification selon différents critères qui sont, par ordre d'importance :
  - \* types biosédimentaires définis par Chassé et Glémarec (1976)
  - \* position bathymétrique des strates : soit subtidale soit intertidale
  - \* sur estran, séparation des aspects suivants :
    - estran avec cultures de moules (bouchots)
    - estran libre de parcs
    - estran avec parcs (huîtres)
  - \* sur parcs, séparation des types de cultures
    - culture à plat : huîtres répandues sur le sol
    - culture en surélevé : huîtres sur tables
  - \* influence de la salinité (eaux de Seudre ou de Charente)
- Le nombre de strates dépend, à l'évidence, de la combinaison des différents stratificateurs et de la complexité reconnue à priori du milieu naturel. Ainsi, le nombre de strates individualisées en tant que telles, est de 68 (carte 2).

### 3. Effectif des échantillons dans chaque strate

En théorie, essentiellement deux stratégies d'allocation des effectifs au sein des strates se présentent (Cochran, 1977) :

- la première s'appelle allocation proportionnelle :  
l'effectif  $n_i$  de l'échantillon est directement proportionnel à l'effectif  $N_i$  de la strate  $i$  ( $N_i$  en unité de surface)
- la deuxième s'appelle allocation optimale :  
l'effectif  $n_i$  de l'échantillon est d'autant plus élevé que la variance  $s_i^2$  de la strate est grande et que son effectif est grand  $N_i$

Si les éléments sont prélevés de façon aléatoire au sein de la strate  $i$ , l'effectif optimal de l'échantillon  $n_i$  est :

$$n_i = n \frac{N_i s_i}{\sum_{i=1}^k N_i s_i} \quad \text{avec } n = \sum_{i=1}^k n_i$$

$n_i$  : effectif optimal de l'échantillon  
 $n$  : somme des effectifs  
 $N_i$  : effectif total de la strate  $i$   
 $s_i^2$  : variance de la strate  $i$   
 $k$  : nombre de strate  
 $i$  : indice de la strate

Il est alors possible de maximiser la précision des estimations pour un effectif  $n$  total fixé ou à l'inverse, de minimiser l'effectif  $n$  total pour une précision donnée.

Le choix d'une stratégie d'allocation se fait en considérant les notions suivantes :

- en général, dans le domaine benthique, les forts taux de biomasses s'associent à de forts taux de variabilité (moyenne et variance liées positivement) du fait de phénomènes d'agrégation des populations,
- les contraintes temporelles et matérielles des opérations de prélèvement (nombre de journées d'utilisation d'un navire, utilisation d'un échantillonneur) et de dépouillement des prélèvements amènent à restreindre le nombre total  $n$  d'échantillon à l'échelle du bassin.

Ainsi comme la problématique de cette étude se définit en terme de quantification des stocks (biomasse) et de maximisation de la précision, il a été choisi d'adopter l'allocation optimale et de maximiser la précision des estimations en fixant l'effectif total  $n$  des échantillons.

#### 4. Plan d'échantillonnage dans chaque strate :

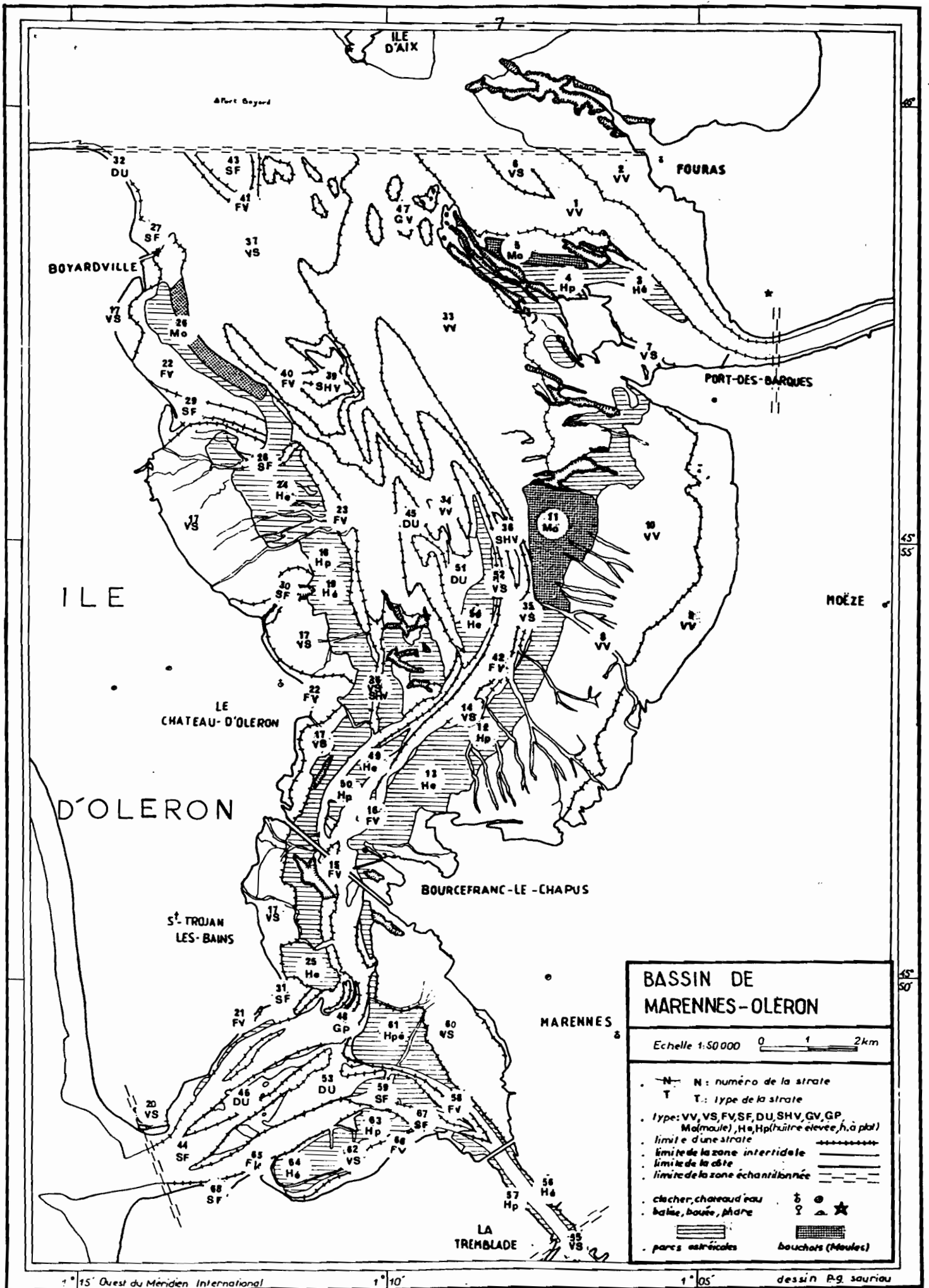
Grosslein et Laurec (op. cit.) notent dans ce cas : "A l'intérieur d'une strate pourvue qu'elle ne soit pas trop étendue, l'échantillonnage aléatoire simple (E.A.S.) est presque aussi précis que l'échantillonnage systématique, tout en permettant des calculs plus simples de variance." L'emploi d'un E.A.S. au sein de chaque strate a donc été retenu ici.

#### 2.3. Condition d'application du plan d'échantillonnage :

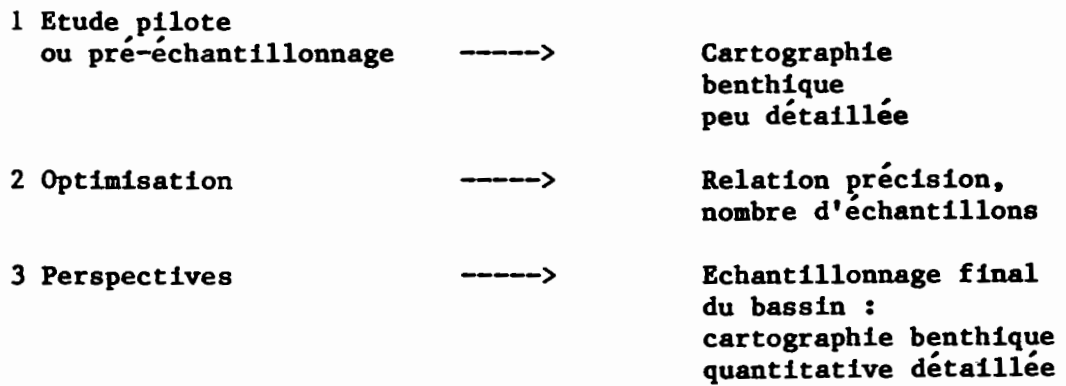
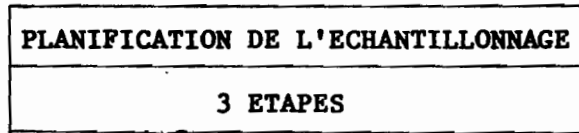
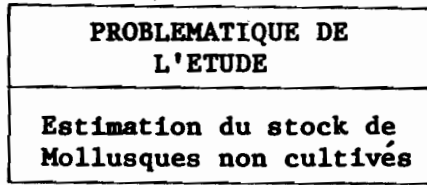
La figure 1 résume la démarche logique adoptée. La problématique de l'étude étant définie, la planification de l'échantillonnage s'effectue en trois étapes :

En premier lieu, une étude pilote (pré-échantillonnage) permet d'acquérir les données relatives à l'effectif  $N_i$  de chaque strate (surface) et de déterminer la variance associée  $s_i^2$  de l'estimateur choisi.

En second lieu, l'optimisation consiste en la détermination des effectifs  $n_i$  des échantillons dans chaque strate, en la fixation du nombre total  $n$  d'échantillon pour maximiser la précision des estimateurs. Le paramètre choisi pour cela est la biomasse totale de Mollusques présente dans l'unité d'échantillonnage. Cette biomasse est exprimée en gramme ( $10^{-3}$  kg) de tissu sec décalcifié.



carte 2 : Localisation des strates. Pré-échantillonnage  
2 décembre 1983 - 22 janvier 1984



**figure 1 : Démarche logique adoptée**



Enfin, la troisième étape débouche sur la réalisation, de l'échantillonnage final du bassin de Marennes-Oléron.

L'ensemble des définitions relatives aux estimateurs de l'étude pilote et de l'optimisation est issu de Cochran (1977) en langue anglaise ou de Frontier (1983) en langue française.

#### 2.4. Réalisation concrète de l'étude pilote :

- l'échantillonnage a nécessité l'emploi d'un bateau professionnel de faible tirant d'eau (0,50 à 0,70 m),

- l'engin de prélèvement, une benne Smith-Mc Intyre prélève une surface de  $0,10 \text{ m}^2$  sur 0,10 à 0,15 m de profondeur,

- le tamisage de chaque prélèvement s'effectue sur un tamis de maille carrée de 1 mm de côté. La fixation du matériel biologique s'effectue avec une solution de formol à 4 %,

- sur parcs ostréicoles et sur estran non accessible en bateau, le prélèvement s'effectue à l'aide d'un quadrat de  $0,10 \text{ m}^2$  de surface sur 0,10 à 0,15 m de profondeur,

- la durée maximale de chaque campagne en bateau est fixée à 10 jours,

- la période pendant laquelle se déroule le pré-échantillonnage correspond à la période hivernale. Les peuplements benthiques sont alors à leur niveau de base (Hily, comm. pers.),

- la période pendant laquelle se déroule l'échantillonnage final, se trouve décalée de 2 à 3 mois, temps nécessaire au traitement des prélèvements et des granulométries, et à la mise en oeuvre du plan d'optimisation,

- au laboratoire, les prélèvements sont triés et les Mollusques déterminés spécifiquement. Le matériel est conservé à l'alcool à 90°.

- la construction de carte au 1/50 000 représentant le bassin et la situation des strates, à partir de documents déjà existants (cartes biosédimentaires, photographie aérienne, cartes cadastrales des Affaires Maritimes) permet de dénombrer les strates et de calculer leur surface,

- le calcul de ces surfaces s'effectue à l'aide d'un intégrateur de surface manuel. Trois mesures sont effectuées au minimum après étalonnage de l'appareil sur une figure de surface connue,

- le choix des stations de prélèvements consiste à quadriller les strates de la carte, à numéroter ce quadrillage et à effectuer un tirage aléatoire \* d'échantillonnage et un prélèvement granulométrique,

\* Dans remise de points station. Chaque station de prélèvement comprend 4 unités

- la constitution de mailles plus serrées de prélèvements granulométriques (radiales) est nécessaire pour vérifier les cartes biosédimentaires existantes (1976) que ce soit en zone subtidale ou en zone intertidale (côtes d'Oléron, de Marennes; de Ronce et de Charente),

- la campagne de prélèvements pour le pré-échantillonnage s'est déroulée du 2 décembre 1983 au 22 janvier 1984 soit 10 jours de bateau et 10 jours d'échantillonnage pédestre,

- la position de chaque station est repérée au cercle hydrographique à l'aide d'amers facilement reconnaissables (château d'eau, balise, clocher, pylone électrique...)

- les calculs d'optimisation sont enfin effectués après avoir dépouillé les prélèvements et vérifié les limites des strates biosédimentaires grâce aux résultats des analyses granulométriques.

### 3. Sources d'erreur et critiques de la méthodologie :

#### 3.1. Sources d'erreur : biais et précision :

Deux sources d'erreur affectent toute estimation d'abondance ou de biomasse : une erreur systématique ou biais liée à l'efficacité de l'engin de prélèvement ou à la vulnérabilité des espèces et une erreur d'échantillonnage liée à la variabilité spatiale de la distribution des espèces benthiques.

- Erreur systématique : biais de l'engin de prélèvement.

Lors de sa pénétration dans le sédiment (0,10 m à 0,15 m), la benne Smith Mc Intyre ne capture pas toutes les espèces présentes à la surface ou en dessous de l'aire prospectée. L'efficacité de la benne n'est pas égale à 1. Ainsi, l'estimation d'un paramètre (biomasse, densité, diversité) est biaisée puisqu'elle ne représente qu'une fraction de la valeur réelle de ce paramètre.

De plus, ce biais varie selon les espèces puisqu'en fonction de leur activité physiologique et de leur mode de vie, elles peuvent se situer à différents niveaux de profondeur dans le sédiment.

Les espèces parmi les Mollusques qui présentent ce caractère appartiennent aux genres suivants : *Solen*, *Ensis*, *Lutraria*, *Mya*, *Scrobicularia* et *Ruditapes*.

De même, la vulnérabilité d'une espèce varie selon son âge (les jeunes sont plus en surface que les plus âgés) ou la saison. D'autre part, la pénétration de la benne varie selon les types sédimentaires. Elle s'avère beaucoup plus efficace dans les sédiments vaseux à sablo-vaseux que dans les fonds plus compacts (sable fin ou dunaire) ou plus hétérogènes (sable hétérogène, gravier). Ainsi, pour diminuer le biais venant de ce deuxième critère, est-il indispensable de contrôler la régularité de la pénétration de la benne (Massé et al., 1977). Pour ce faire, tout prélèvement ne présentant pas ce caractère d'homogénéité est systématiquement recommencé en déplaçant le bateau.

Enfin, pour d'évidentes raisons, cet engin n'a pas été employé sur les parcs ostréicoles. Le prélèvement s'effectue à l'aide d'un quadrat de 0,10 m<sup>2</sup> sur une profondeur de 0,15 m. Ce moyen de prélèvement introduit bien entendu son propre biais dans les estimations, biais différent de celui de la benne.

La présentation, la comparaison et l'analyse des résultats devront donc tenir compte de ces différents biais.

- erreur d'échantillonnage aléatoire : variance

Cette erreur provient du fait que les espèces benthiques sont généralement non pas distribuées uniformément, mais la plupart du temps, en agrégats dont la taille peut être variable (Chessel, 1978).

De plus l'utilisation de la benne Smith-Mc Intyre provoque du fait de son mode de fonctionnement une légère augmentation de cette variabilité apparente (Downing, 1979) : cela concerne plus particulièrement les espèces vivant à l'interface eau-sédiment.

L'étude de la relation moyenne, variance d'une variable (densité, biomasse) permet alors de déterminer le type de dispersion : dispersion régulière, au hasard ou contagieuse, des organismes dans le sédiment.

Dans le cas présent, une forte variabilité transparait entre tous les prélèvements, les organismes seraient distribués de manière contagieuse et seule l'augmentation du nombre des échantillons permet d'obtenir une meilleure précision des estimations.

### 3.2. Respect de la nature des estimateurs :

- la population cible, c'est à dire l'ensemble des Mollusques étudiés n'est pas statique dans le temps et possède ses propres fluctuations. Comme le pré-échantillonnage et l'échantillonnage ne s'effectuent pas sur le même état de la population cible, cela introduit un biais,

- l'estimation des variances  $s^2$  nécessite obligatoirement que la taille minimale  $n$  de l'échantillon soit égale à 2,

- du fait de l'étendue du domaine prospecté et du décalage dans le temps entre les deux campagnes d'échantillonnage, l'évaluation de la surface réelle  $N$  d'une strate  $i$  apparait illusoire. Cette erreur d'évaluation entraîne un second biais non détectable,

- chaque strate est définie comme une entité homogène. Cependant, certaines d'entre elles, par exemple sur estran, présentent une certaine hétérogénéité du fait de la non prise en compte de facteurs écologiques en tant que stratificateur, ainsi, ne sont pas prises en compte, la présence de zostères, la distinction entre supra, médio et infralittoral sur les estrans meubles très plats et la présence de ruisseaux ou flaques créant une certaine hétérogénéité locale,

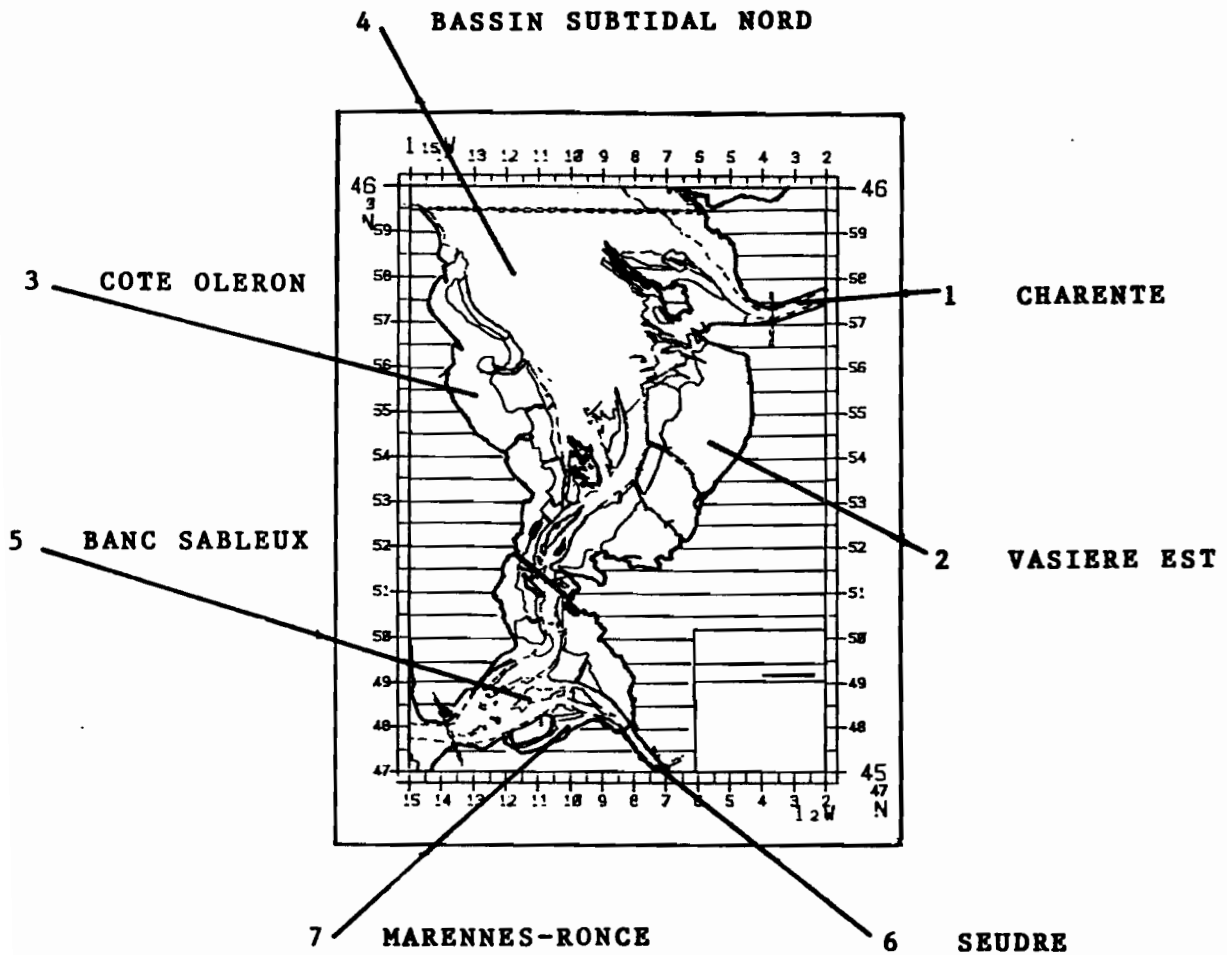
- le paramètre choisi pour l'optimisation est la masse de tissu sec décalcifié, préférable à la masse totale conservée dans l'alcool, mais qui ne tient pas compte des taux de cendres des tissus,

- l'emploi des estimateurs théoriques (Cochran, 1977) ne doit en toute rigueur se faire que dans un cadre gaussien, c'est à dire lorsque la loi de distribution des variables suit une loi normale. Or en général la loi de distribution d'abondance d'organismes benthiques appartient à la famille des lois binomiales (Elliot, 1971), ceci en liaison avec le mode de dispersion des organismes. Ainsi l'étude de la relation moyenne-variance permet le choix d'une transformation de données, permettant de se rapprocher du cadre gaussien et d'utiliser des estimateurs théoriques appropriés.

## 4. Résultats :

### 4.1. Etude pilote ou pré-échantillonnage :

Pour l'essentiel, la physionomie benthique du bassin apparaît fondée sur une dichotomie sédimentaire : les estrans vaseux orientaux de la côte de Fouras jusqu'à la Seudre, s'opposent aux estrans plus sableux de l'île d'Oléron. Cependant, les analyses granulométriques réalisées montrent que l'envasement des



carte 3 : Position des superstrates dans le bassin

estrans d'Oléron s'est accru depuis une dizaine d'années (travaux d'Hily, 1976) sauf à l'extrême nord sous influence océanique (Saumonard Boyardville) et à l'extrême sud sous influence des pertuis de Maumusson (Manson-Pointe de Gatseau). Cet envasement progressif des côtes est lié à l'activité conchylicole. Les structures ostréicoles ou mytilicoles freinent l'action d'érosion des courants. De même, les huîtres et moules, en tant que filtreurs, participent à l'exhaussement des fonds par leur biodépôts.

Les grands traits de la cartographie biosédimentaire du bassin de Marennes-Oléron peuvent être dégagés de l'étude pilote. Pour plus de clarté, sept grands ensembles (superstrates) ont été individualisés (carte 3). Les densités moyennes sont exprimées en nombre d'individus/m<sup>2</sup> = d, les biomasses moyennes en gramme de tissu sec décalcifié/m<sup>2</sup> = m. Les intervalles de confiance sont calculés sur les données brutes, sans transformation en faisant l'hypothèse simplicatrice que les données sont distribuées normalement. L'intervalle de confiance est construit au risque  $\alpha = 5\%$ .

#### a) Charente

Les chenaux vaseux de la Charente n'abritent qu'une espèce *Macoma balthica* en faible densité ( $d = 15 \pm 10$ ) et en faible biomasse ( $m = 0,2 \pm 0,2$ ). Les estrans dessalés sont plus homogènes et abritent *Macoma balthica* ( $d = 600 \pm 200$ ,  $m = 10 \pm 2$ ) et *Scrobicularia plana* ( $d = 80 \pm 40$ ;  $m = 5 \pm 6$ ). Les moulières de Charente abritent un peuplement de vases pures molles avec *Nucula turgida* et *Abra nitida* ( $d = 10$ ).

#### b) Estrans vaseux de l'est : ile Madame-Chapus :

Les estrans vaseux de la côte est-charentaise représentent l'une des strates les plus étendues. Le peuplement à *Macoma balthica* domine avec localement le faciès à *Cerastoderma edule* qui apparaît en taches très denses ( $d = 500 \pm 3\ 000$ ,  $m = 5 \pm 20$ ). Les espèces *Scrobicularia plana* et *Abra tenuis* apparaissent aussi. Les parcs ostréicoles abritent le même peuplement.

Localement, le long de l'infralittoral exondable, *Crepidula fornicata* s'implante en fortes concentrations, en particulier au nord (Estrée) et au sud (Charret-Perron). Sur Charret, *Crepidula fornicata* représente 90 % des densités et 95 % des biomasses, soit respectivement  $d = 1\ 000 \pm 600$  et  $m = 100 \pm 60$ . Cette espèce cohabite avec *Anomia sp.*, *Corbula gibba*, *Mysella bidentata* et *Mytilus edulis*.

Enfin, sur les bancs de Martin et Meule, les sables fins envasés dominant, recouvrant d'anciens bancs de sables dunaires (*Spisula ovalis*, *Mytilus edulis*, *Venus striatula*, *Corbula gibba*, *Abra alba*), soit au total  $d = 650 \pm 2\ 000$ ,  $m = 76 \pm 60$  dont 90 % de moules.

#### c) Côte d'Oléron :

Les estrans de la côte d'Oléron sont dominés par des sédiments de vases sableuses à sables fins envasés (2/3 de la surface). Le peuplement à *Macoma balthica* y domine et là aussi, en particulier, le faciès à *Cerastoderma edule* (60 % des densités totales  $d = 150 \pm 180$  et 90 % des biomasses totales  $m = 7 \pm 12$ ). Les espèces représentées sont *Cerastoderma edule*, *Macoma balthica*, *Scrobicularia plana*, *Ruditapes decussatus*, *Mytilus edulis*, *Abra tenuis* et localement dans les petits chenaux de vases molles *Abra nitida* et *Nucula turgida*.

La pointe de Boyardville, sous influence océanique, abrite une superposition de deux peuplements avec des espèces de sables fins : *Venus striatula*, *Macra corallina*, *Pharus legumen*, *Cultellus pellucidus*, *Pandora albida*, *Tellina fabula* des espèces de vases sableuses : *Lutraria oblonga*, *Solen marginatus* et certaines espèces des vases : *Nucula turgida* ou plus ubiquistes (*Spisula subtruncata*). Ce milieu semble le plus riche en espèces et le plus hétérogène ( $d = 3\ 000 \pm 2\ 000$ ,  $m = 12 \pm 10$ ).

Les parcs de la côte d'Oléron, que leur sédiment soit salbeux ou vaseux abritent essentiellement *Cerastoderma edule*.

d) Bassin subtidal nord :

Le bassin nord subtidal est dominé par des sédiments vaseux à vaso-sableux (la moitié en superficie du secteur 4). *Nucula turgida*, *Spisula subtruncata*, *Mysella bidentata*, *Corbula gibba* et *Lutraria oblonga* y vivent. *Nucula turgida* domine et représente de 50 à 90 % des densités ( $d = 500 \pm 250$ ) et 10 à 90 % des biomasses ( $m = 18 \pm 60$ ). L'espèce *Lutraria oblonga* contribue aux fortes variations de biomasse (elle est sans doute mal échantillonnée).

Le chenal nord principal appelé Coureau d'Oléron est azoïque. Il est le siège de violents courants de marée. Les chenaux autour du banc de Lamouroux ainsi que la Courante d'Oléron sont des milieux hétérogènes (sable hétérogène envasé). Ils abritent les espèces *Crepidula fornicata*, *Venus verrucosa*, *Corbula gibba*, *Dentalium novemcostatum*, *Abra alba*. *Crepidula fornicata* représente 90 % des densités et biomasses ( $d = 400 \pm 900$ ,  $m = 50 \pm 120$ ). Localement, une faune de sables dunaires (banc de Lamouroux) transparait avec *Spisula ovalis*.

Au contraire des chenaux nord, les chenaux sud autour des bancs de sables fins à dunaires (Golette, Bri, Barat) sont pauvres en espèces. Ces chenaux présentent soit des espèces ubiquistes *Abra alba*, *Spisula subtruncata* ou des espèces de vases *Nucula turgida*, *Corbula gibba* ( $d = 50 \pm 40$ ,  $m = 0,1 \pm 0,2$ ), soit des espèces de sables dunaires telles que *Spisula ovalis* ( $d = 5 \pm 10$ ,  $m = 0,6 \pm 2$ ).

e) Bancs sableux des chenaux :

Les bancs sableux du bassin sont au nord Lamouroux et Dagnas, au sud Barat, Bri, Golette. les bancs du sud ne se découvrent entièrement qu'aux marées d'équinoxe. En dehors des parcs ostréicoles, la faune des Mollusques est des plus réduites, *Spisula ovalis* et quelques *Mytilus edulis* ( $d = 2 \pm 1$ ,  $m = 0,1 \pm 0,2$ ). Le banc de Lamouroux, sable fin à sable dunaire, représente un cas particulier dans sa partie est, car *Crepidula fornicata* s'y développe en abondance ( $d = 700 \pm 200$ ,  $m = 50 \pm 20$ ). Enfin, la présence de parcs ostréicoles (Barat, Dagnas) modifie superficiellement les sédiments : les espèces de sables dunaires *Spisula ovalis* ou de sables fins *Tellina tenuis*, *Tellina fabula* sont supplantées par des espèces plus vasicoles : *Nucula turgida*, *Corbula gibba* ou ubiquistes *Abra alba*, *Dentalium novemcostatum*, *Ruditapes rhomboides*, *Ruditapes pullastra*, *Mytilus edulis* ( $d = 130 \pm 180$ ,  $m = 2 \pm 2$ ).

f) Seudre :

La rivière Seudre présente un chenal vaseux encombré de débris coquilliers : apparemment, il semble "azoïque". Les chenaux sous l'influence dessalée de la Seudre, chenal de la Soumaille, chenal de la Vache, sont respectivement vaseux (*Abra nitida*, *Corbula gibba*, *Macoma balthica* en faible densité) et plus sableux (*Tellina tenuis*,  $d = 10 \pm 10$ ,  $m = 0,2 \pm 0,3$ ).

g) Estrans sud : Marennes-Ronce les Bains :

Le peuplement à *Macoma balthica* occupe aussi les estrans vaseux à vaso-sableux de Marennes. Les espèces présentes sont : *Cerastoderma edule*, *Macoma balthica*, localement en conditions saumâtres *Scrobicularia plana* et *Abra tenuis*, ou dans un sédiment moins homogène *Ruditapes decussatus*. Les abondances et biomasses totales sont  $d = 260 \pm 400$ ,  $m = 10 \pm 30$  dont 75 % pour *Cerastoderma edule*, 10 % pour *Scrobicularia plana* et 10 % pour *Mytilus edulis*. Les parcs ostréicoles sont plus pauvres en densité ( $d = 20 \pm 10$ ,  $m = 0,5 \pm 0,2$ ) avec essentiellement *Scrobicularia plana* et *Abra tenuis*. Les estrans de la côte de Ronce présentent la même caractéristique, *Cerastoderma edule* étant plus abondante, soit 95 % de  $d = 760 \pm 1\ 000$ ,  $m = 40 \pm 60$ . Les parcs adjacents abritent les mêmes espèces mais en moins grande quantité ( $d = 10 \pm 1$ ,  $m = 0,1 \pm 0,1$ ) avec cependant plus de *Mytilus edulis*. Enfin, les sédiments sont plus sableux à proximité du Pertuis de Maumusson (Embellie, Galon d'Or), *Tellina tenuis* et *Cerastoderma edule* y dominant ( $d = 100 \pm 80$ ,  $m = 70 \pm 40$ ).

4.2. Optimisation :

Le calcul de l'optimisation s'obtient en choisissant de maximiser la précision des estimations pour un coût total fixé. Ce coût se définit par l'effectif total  $n$  de l'échantillon. A priori, les valeurs suivantes de  $n$  vont être testées: 200, 300 et 400.

Mais sous l'effet de la contrainte  $n_i$  (effectif de l'échantillon de la strate  $i$ ) supérieur ou égal à 2, la valeur théorique de  $n$  aboutit à une valeur calculée plus forte de 50 %.

C'est à l'évidence cette valeur calculée qu'il faut prendre en compte vis à vis des contraintes matérielles de l'étude, le nombre de journées d'utilisation du navire (10), la mise au point de l'engin de prélèvement (benne Smith Mc Intyre) et le temps de travail obligatoire au moment de la pleine mer sur les estrans (50 % de la surface totale du bassin de Marennes-Oléron).

Ainsi en prenant la valeur théorique  $n = 200$ , la valeur calculée est de 296. La répartition de cet effectif ou allocation de l'effort d'échantillonnage au sein des strates apparaît dans la figure 2.

La majorité des strates (51 sur 68) ne possède que deux stations. Quatre strates se distinguent, soit par leur surface, soit par leur relative hétérogénéité. Ce sont :

- La strate 10, estran vaseux de l'est, libre de parcs : 61 stations ; la strate 17, estran vaso-sableux de la côte d'Oléron : 13 stations ; la strate 37, vasière sableuse infralittorale du nord : 36 stations et la strate 42, chenal sablo-vaseux autour du banc de Lamouroux : 14 stations.

- L'optimisation permet de prédire un taux de précision des estimations, ce taux de précision dépendant du coefficient de variation exprimé en pourcentage :  $CV\% = 100 * s/\bar{y}$ , c'est à dire le rapport de l'écart-type à la moyenne de l'estimateur.

D'une part, au niveau d'une strate, le coefficient de variation est compris entre 10 et 150 (valeurs obtenues en densité ou biomasse grâce aux 4 bennes de chaque station), ce qui montre le caractère très variable de la distribution apparente des mollusques benthiques.

D'autre part, au niveau de résultat final, il est possible de prédire, connaissant  $N_i$ ,  $n_i$  et  $s_i^2$  de chaque strate, le coefficient de variation CV% exprimé ici comme le rapport de l'écart-type stratifié à la moyenne stratifiée :

$$CV\% = 100 \cdot \frac{\sqrt{V_{yst}}}{\bar{y}_{st}}$$

. Soit la valeur de  $n_i$  est remplacée par sa valeur théorique optimisée (Cochran, 1977)

$$CV\% = 100 \cdot \frac{\sqrt{(\sum N_i s_i^2)^2 - n \sum N_i s_i^2}}{\sqrt{n (\sum y_i N_i)^2}}$$

la courbe A, figure 3 représente cette fonction  $CV\% = f(n)$ ,  $n \in [1, \infty[$

. Soit il est tenu compte de la contrainte  $n_i \gg 2$  donc  $n \gg 2 \cdot k$ ,  $k$ , nombre de strates

$$CV\% = 100 \cdot \frac{\sqrt{\sum s_i^2 N_i \left( \frac{N_i}{n_i} - 1 \right)}}{\sum N_i \bar{y}_i}$$

la courbe B, figure 3 représente cette fonction  $CV\% = f(n)$   $n \in [136, \infty[$

Il apparaît alors que les deux courbes sont pratiquement indentes, et que pour un nombre d'échantillon total  $n$  supérieur à 100, le coefficient de variation est inférieur à 10 %. Dans le cas présent,  $n = 296$ ,  $CV\% = 6,5 \%$ .

Il est donc raisonnable de conclure que si cette méthodologie est suivie, le coefficient de variation de l'estimation finale sur l'ensemble du bassin de Marennes-Oléron ne dépasse pas dans le cas des biomasses de tissu sec décalcifié, une valeur de 10 %.

## 5. Conclusion :

Dans le cadre d'une étude globale du bassin de Marennes-Oléron, la gestion rationnelle de l'activité conchylicole passe par l'estimation des stocks des mollusques cultivés (huîtres, moules, palourdes) mais aussi des mollusques non cultivés compétiteurs trophiques des huîtres *Crassostrea gigas*. La quantification des peuplements benthiques du bassin soulève de nombreuses questions méthodologiques concernant la planification de l'échantillonnage et le choix d'une stratégie d'échantillonnage.

La planification de l'étude s'articule en trois étapes. Une étude pilote ou pré-échantillonnage permet d'acquérir les informations nécessaires à la procédure d'optimisation. Celle-ci permet alors d'allouer l'effort d'échantillonnage selon divers critères afin d'obtenir un taux de précision maximal pour un ensemble de contraintes donné.

La stratégie choisie consiste en un échantillonnage aléatoire stratifié après allocation optimale de l'effort d'échantillonnage au sein de chaque strate. Cette méthodologie soulève de nombreuses questions :

- la définition de l'unité d'échantillonnage dépend essentiellement de contrainte matérielle et temporelle. L'engin retenu, la benne Smith-MacIntyre



SUPERSTRATE	NOMBRE DE STATIONS / STRATE											
	2	3	4	5	6	7	8	13	14	36	61	
1 CHARENTE	6			1								7
2 VASIERE EST	6	1			1						1	9
3 COTE OLERON	10	2			1	1	1	1				16
4 BASSIN NORD	11		2	1					1	1		16
5 BANC SABLEUX	6											6
6 SEUDRE	5											5
7 MARENNES-RONCE	7						2					9
<b>TOTAL STRATES</b>	<b>51</b>	<b>3</b>	<b>2</b>	<b>2</b>	<b>2</b>	<b>1</b>	<b>3</b>	<b>1</b>	<b>1</b>	<b>1</b>	<b>1</b>	<b>68</b>

EXEMPLE : 1 CHARENTE a 6 strates avec chacune 2 stations et 1 strate avec 5 stations.

figure 2 : Nombre de strates par superstrate représentées par Ni stations

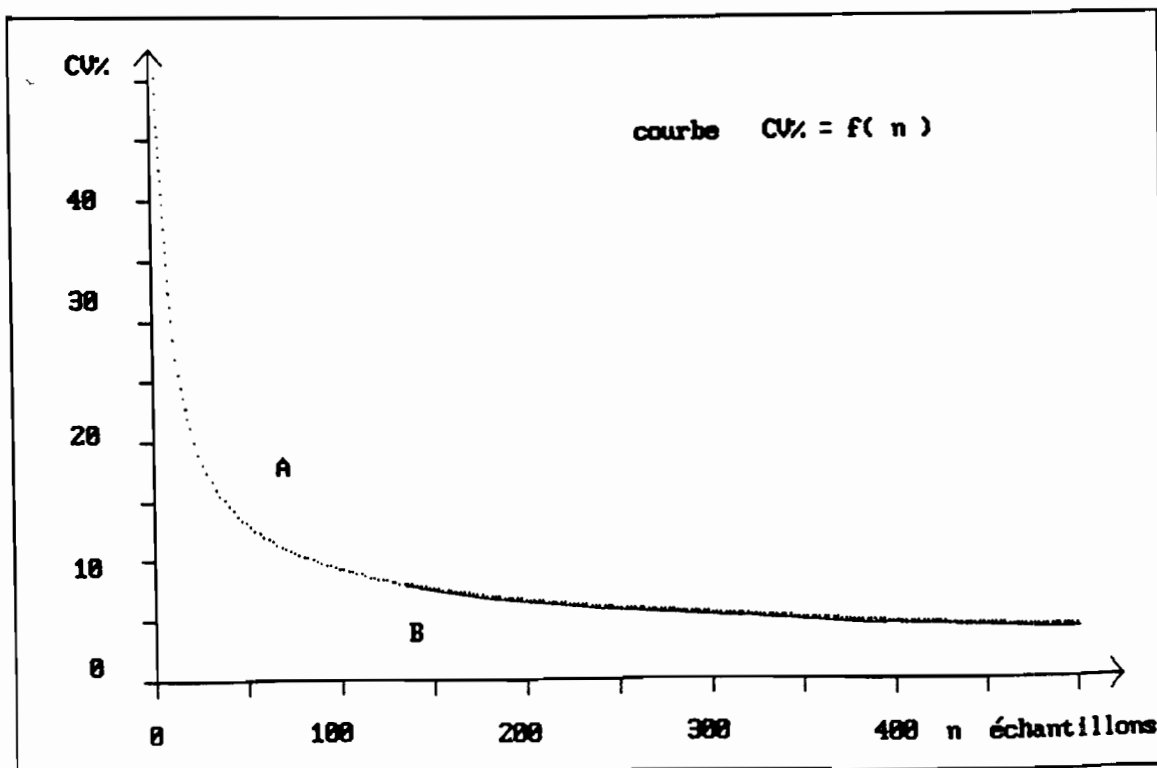


figure 3 : Relation coefficient de variation, nombre d'échantillons  
CV % = f( n )

présente des avantages (Massé, Plante, Reys, 1977) et des inconvénients (Downing, 1979, Menesguen, 1980) concernant la surestimation de la variabilité apparente des espèces vivant à l'interface eau-sédiment, la trop petite taille de l'échantillonneur vis à vis de la dispersion spatiale des mollusques benthiques (l'empreinte de 0,1 m<sup>2</sup> de la benne semble insuffisante pour de nombreuses espèces dont la densité au 0,1 m<sup>2</sup> est trop faible pour être échantillonnée correctement) le biais introduit par la benne (efficacité inférieure à 1) pour les espèces vivant enfouies profondément dans le sédiment.

- Le choix d'un échantillonnage aléatoire stratifié selon des critères biosédimentaires, bathymétriques (Hily, 1976 ; Glémarec, 1969) ou conchylicoles après optimisation s'avère long à réaliser du fait de l'étude pilote et de son dépouillement. Cela nécessite aussi le respect de certaines hypothèses :

- \* stabilité temporelle de la population statistique (surface des strates),
- \* stabilité de la population-cible (ensemble des peuplements qui en fait possède leur propre dynamique saisonnière...)
- \* homogénéité intrinsèque des strates (il faut que le critère de stratification soit corrélé au mieux avec la variable étudiée, biomasse ou densité),
- \* l'estimation des variances oblige la réalisation de deux échantillons minimum dans chaque strate,
- \* l'emploi des estimateurs théoriques (Cochran, 1977) ne doit en toute rigueur se faire que dans un cadre gaussien : soit des hypothèses simplificatrices sont adoptées, les données sont supposées se conformer à une loi normale, soit une transformation de données est utilisée pour se rapprocher du cadre gaussien

En préliminaire, l'étude pilote permet de dresser une première vue synthétique de la biomasse benthique du bassin de Marennes-Oléron :

- la grande majorité des estrans du bassin abrite la communauté à *Macoma balthica* (Thorson, 1957) dont le faciès à *Cerastoderma edule* prédomine.

- le milieu subtidal du bassin, de profondeur jamais supérieure à 10 mètres abrite la communauté à *Nucula turgida*, *Abra nitida*, *Sternaspis scutata* (Glémarec, 1969). Les autres peuplements des milieux intertidaux ou subtidaux appartenant aux communautés des sables fins à vases sableuses peuvent être négligés.

- les estimations quantitatives des abondances et biomasses par station ou par strate, s'avèrent peu précises (fortes variances), dû pour l'essentiel à la nature agrégative de la dispersion spatiale des espèces (*Crepidula fornicata*, *Mytilus edulis*, *Cerastoderma edule*, *Macoma balthica* ).

L'allocation optimale de l'effort d'échantillonnage au sein des strates permet de bénéficier pleinement de la stratification en accentuant cet effort dans les strates les plus étendues et les moins homogènes. Le calcul d'optimisation conduit à prédire dans le cadre de l'échantillonnage final en perspective du bassin de Marennes-Oléron, un coefficient de variation de l'ordre de 10 % (estimation exprimée en biomasse de tissu sec décalcifié) avec un échantillonnage total de l'ordre de 300 stations.

BIBLIOGRAPHIE

- BACHER C., 1984.- Echantillonnage du stock d'huîtres du bassin de Marennes-Oléron. Rapport D.E.A., Université Paris VII : 38p.
- BACHER C., BAUD J.P., BODOY A., DESLOUS-PAOLI J.M., DRENO J.P., HERAL M., MAURER D., PROU J., 1986.- A methodology for the stocks assessments of cultivated oysters along the French Atlantic coasts. C.I.E.M./C.M. 1986/K : 36 p.
- BAUDOIN R., 1949.- Observation sur les dépôts alvéolaires de sables marins dans la région de Ronce-les-Bains (Charente-Maritime). Bull. Soc. Géol. Fr. 5(19) : 189-194.
- BERTHOME J.P., DESLOUS-PAOLI J.M., HERAL M., RAZET D., 1982.- Absence de captage de Crassostrea gigas dans le bassin de Marennes-Oléron en 1981 : causes et conséquences. C.I.E.M./C.M. 1982/F 26 : 14 p.
- BERTHOME J.P., RAZET D., GARNIER J., 1981.- Description, évolution et importance des différentes techniques de captage en rivièrre Seudre (bassin de Marennes-Oléron) : incidence sur la production d'huîtres creuses Crassostrea gigas. C.I.E.M./C.M. 1981/K : 30p.
- BOROMTHANARAT S., 1986.- Les bouchots à Mytilus edulis Linnaeus dans l'écosystème estuarien du bassin de Marennes-Oléron (France) : Aspects biologique et énergétique. Thèse Doctorat 3 ème cycle, Aix-Marseille : 142 p.
- CALLAME B., 1961.- Contribution à l'étude du milieu meuble intertidal des côtes Charentaises. Travaux du C.R.E.O., 6 (1), (2), (3) : 1-113.
- CHASSE C., GLEMAREC M., 1976.- Atlas des fonds meubles du plateau continental du golfe de Gascogne. Cartes sédimentaires. I.C.A. Brest : 10 p.
- CHESEL D., 1978.- Description non paramétrique de la dispersion spatiale des individus d'une espèce. Biométrie et Ecologie : 45-135.
- COCHRAN W.G., 1977.- Sampling techniques. New-York, Ed. Wiley & Sons 3rd edition : 422 p.
- DESLOUS-PAOLI J.M., 1980.- Contribution à l'étude de la biologie de l'huître Crassostrea gigas Thunberg dans le bassin et les claires de Marennes-Oléron. Thèse Doctorat 3ème cycle, Aix Marseille : 121 p.
- DESLOUS-PAOLI J.M., 1982.- Croissance et qualité de l'huître Crassostrea gigas en élevage dans le bassin de Marennes-Oléron. Tethys, 10 (4) : 365-371.
- DESLOUS-PAOLI J.M., 1984.- Transferts énergétiques entre l'huître Crassostrea gigas de un an et la nourriture potentielle disponible dans l'eau d'un bassin ostréicole. Haliotis, 14 : 74-90.

- DESLOUS-PAOLI J.M., HERAL M., 1984.- Crepidula fornicata dans le bassin de Marennes-Oléron. Rapport I.S.T.P.M.-E.P.R Poitou-Charente : 80 p.
- DESLOUS-PAOLI J.M., HERAL M., MASSE H., 1983.- Bilan énergétique d'une population naturelle de Crepidula fornicata (L.) dans le bassin de Marennes-Oléron. Colloque Bases Biologiques de l'Aquaculture, Montpellier, 12-16 déc.1983. IFREMER (Actes coll.), 1 : 109-124.
- DESLOUS-PAOLI J.M., POPULUS J., L'HERROUX M., BRUSSIEUX M., 1985.- Estimation des stocks conchylicoles par télédétection : résultats et perspectives. 4<sup>ème</sup> Colloque Scientifique Interdisciplinaire Franco-Japonais d'Océanographie Marseille 16-21 septembre 1985 : 8 p.
- DOWNING J.A., 1979.- Aggregation, transformation, and the design of benthos sampling programs. J.Fish.Res.Board Can., 36 : 1454- 1463
- ELLIOT J.M., 1971.- Some methods for the statistical analysis of sample of benthic invertebrates. Freshwater Biological Association Scient. Publ., 25 : 160 p.
- FAURE G., 1969.- Bionomie et écologie de la macrofaune des substrats meubles de la côte Charentaise. Téthys, 1 (3) : 751-778.
- FEUILLET M., HERAL M., RAZET D., GUERGIN F., ABRIOUX M.F., 1979.- Les substances dissoutes dans les eaux du bassin de Marennes-Oléron et dans les eaux interstitielles de ses Hparcs conchylicoles : résultats préliminaires. C.I.E.M/C.M. 1979/ K 17 : 11 p.
- FRONTIER S., 1983.- Stratégie d'échantillonnage en écologie. Ed. Masson & Pul. Paris-Québec : 494 p.
- GLEMAREC M. 1969.- Les peuplements benthiques du plateau continental nord-Gascogne. Thèse Doctorat d'Etat en Science Naturelle Paris : 167 p.
- GROSSLEIN M.D., LAUREC A., 1982.- Etude par chalutage démersal. Planification, conduite des opérations et analyse des résultats. C.E.C.A.F. Rome n° 81/82 : 25 p.
- HERAL M., 1977.- Etude préliminaire des potentialités nutritives dans le bassin de Marennes-Oléron. Aquaculture et Conchyliculture Océano expo, Bordeaux.
- HERAL M., 1985.- L'ostréiculture française traditionnelle. In Aquaculture . Ed. Lavoisier (Paris) : 345-390 p.
- HERAL M., DESLOUS-PAOLI J.M., 1983.- Valeur énergétique de la chair de l'huître Crassostrea gigas estimée par mesures microcalorimétriques et par dosages biochimiques. Oceanologica acta 6 (2) : 193-199.
- HERAL M., DESLOUS-PAOLI J.M., PROU J. 1986. - Influence du climat sur le recrutement et sur la production d'huîtres cultivées (Crassostrea angulata et Crassostrea gigas) dans le bassin de Marennes-Oléron (France). C.I.E.M./C.M. 1986/F : 40 p.

- HERAL M., DESLOUS-PAOLI J.M., SORNIN J.M., 1983.- Transferts énergétiques entre l'huître Crassostrea gigas et la nourriture potentielle disponible dans un bassin ostréicole : premières approches. Océanis, 9 (3) : 169-194.
- HERAL M., PROU J., 1980.- Etude de la biomasse bactérienne dans le bassin de Marennes-Oléron. C.I.E.M./C.M. 1980/L 46 : 10 p.
- HERAL M., RAZET D., DESLOUS-PAOLI J.M., BERTHOME J.P., GARNIER J., 1983.- Caractéristiques saisonnières de l'hydrologie du complexe estuarien de Marennes-Oléron (France). Rev. Trav. Inst. Pêches marit., 3 : 25-66.
- HERAL M., RAZET D., MAESTRINI S.Y., GARNIER J., 1980.- Composition de la matière organique particulaire dans les eaux du bassin de Marennes-Oléron : apport énergétique pour la nutrition de l'huître. C.I.E.M./C.M. 1980/L 44 : 14 p.
- HERAL M., ROBERT J.M., TRUQUET I., BARBAROUX O., GARNIER J., RAZET D. 1981.- Composition en éléments azotés minéraux et organiques dissous de l'eau du bassin conchylicole de Marennes-Oléron. C.I.E.M./C.M. 1981/E 58 : 9p.
- HILY C., 1976.- Ecologie benthique des pertuis charentais. Thèse Doctorat 3ème cycle, U.B.O., Brest : 236 p.
- LATOURE E., 1983.- Mise au point d'une méthode d'estimation de la biomasse d'huître en élevage dans un site du bassin de Marennes-Oléron. Mémoire DAA, octobre 1983, E.N.S.A., Rennes : 39 p. + annexes.
- MASSE H., LAGARDERE J.P., 1981.- Recherches écologiques sur un écosystème estuarien à vocation aquicole, le bassin de Marennes-Oléron. Rapport CNEXO n° 81/2503 : 42-142.
- MASSE H., PLANTE R., REYS J.P., 1977.- Etude comparative de l'efficacité de deux benne et d'une suceuse en fonction de la nature du fond. In : Biology of benthic organisms. 11th E.S.M.B. Galway, october 1976 : 433-441.
- MATHERON G., 1965.- Les variables régionalisées et leur estimation. Ed. Masson & Cie, Paris : 305 p.
- MENESGUEN A., 1980.- La macrofaune benthique de la baie de Concarneau : Peuplements, Dynamique de population, Prédation exercée par les Poissons. Thèse Doctorat 3ème cycle U.B.O. Brest : 127 p.
- THORSON G., 1957.- Bottom communities(sub-littoral or shallow shelf). In Treatise on marine ecology and paleoecology. Geology Society of America, Memoir 67, 1 : 461-534.

