

Structure spatiale et cartographie des peuplements benthiques du bassin de Marennes-Oléron: première approche par la méthode du krigeage

Cédric Bacher et Pierre-Guy Sauriau

Bacher, C., et Sauriau, P. G. 1995. Structure spatiale et cartographie des peuplements benthiques du bassin de Marennes-Oléron: première approche par la méthode du krigeage. – ICES mar. Sci. Symp., 199: 231–246.

Les peuplements benthiques du bassin de Marennes-Oléron ont été échantillonnés au printemps 1984 dans le but d'étudier le rôle des compétiteurs des populations de filtreurs cultivés (huître *Crassostrea gigas* et moule *Mytilus edulis*). 370 échantillons ont été prélevés sur une surface d'étude de 180 km² en utilisant un plan aléatoire stratifié. Les résultats ont été regroupés en deux groupes d'espèces ayant des stratégies nutritionnelles différentes (mollusques dépositivores ou suspensivores). Ces deux groupes trophiques ont été cartographiés, après une transformation logarithmique, en utilisant la technique du krigeage. Pour chaque groupe, trois modèles de structure spatiale ont été utilisés: covariance généralisée, semi-variogramme unidirectionnel ou multidirectionnel. Chaque modèle a donné lieu à un krigeage sur un réseau maillé de 693 points couvrant la zone d'échantillonnage. Leurs performances ont été comparées en termes de variance de krigeage ponctuel. Il ressort de ces différents calculs des structures spatiales différentes selon les groupes. Dans les deux cas la recherche du meilleur modèle de covariance généralisée valide l'hypothèse intrinsèque (processus assimilé à une fonction aléatoire intrinsèque d'ordre 0). Le groupe des mollusques dépositivores est correctement décrit par une structure spatiale isotrope. Un modèle sphérique de portée 5 km, dont la pépité représente 32% de la structure, est utilisé pour la cartographie. Les zones de biomasses maximales en dépositivores sont clairement identifiées au nord et à l'est de la zone étudiée. Le groupe des suspensivores est caractérisé par une forte anisotropie géométrique. Le demi-variogramme a été modélisé par la superposition de deux modèles sphériques, le deuxième subissant une dilatation dans la direction nord-sud. Ainsi, deux échelles spatiales apparaissent: 4 km dans la direction nord-sud et 2 km dans la direction est-ouest. La cartographie issue de ce modèle montre des secteurs de biomasses maximales en suspensivores sur la partie ouest de la zone (côtes d'Oléron) qui sont très différents du groupe des dépositivores. Ces résultats ont été commentés à la lumière des facteurs abiotiques et biotiques qui agissent sur la composition des spectres trophiques des peuplements benthiques. La variabilité spatiale et temporelle a également été discutée par rapport à ces mêmes facteurs et justifie une nouvelle étude afin de comparer les localisations actuelles de ces peuplements, leurs abondances et leurs structures spatiales. De fait, la présente étude montre l'importance de la stratification et de grille d'échantillonnage basées sur les structures spatiales pour améliorer les estimateurs des stocks benthiques et leur cartographie.

The benthic communities were sampled in the Marennes–Oléron Bay in the spring of 1984 so that their importance as competitors of the cultured mollusc populations could be studied. A stratified random sampling survey was designed to sample 370 units in a 180 km² area. Two groups of mollusc species were distinguished on the basis of different feeding strategies: deposit-feeding and suspension-feeding bivalves. The biomass of these feeding groups was mapped after kriging estimation of the logarithmic transformed biomass. The spatial structure for each group was represented by three different models: generalized covariance, unidirectional semi-variogram, and pluridirectional semi-variogram. Each model was used for the punctual kriging of the 693 nodes of a regular grid superimposed on the surveyed area. The variation in the kriging estimations allowed comparison of the three models. The spatial structures were different for the two groups. For both groups, estimation of the best generalized covariance function validated the intrinsic hypothesis (intrinsic random function of order 0). Therefore the spatial structure of deposit feeders was not affected by

anisotropy, and a spherical semi-variogram with a nugget representing 32% of the variance and a 5 km range was fitted to the data. Mapping of deposit feeders showed that the maximum biomass was located at the northern and eastern parts of the bay. In contrast, the spatial structure of suspension feeders showed geometric anisotropy. Modelling the semi-variogram was achieved with the superimposition of two nested spherical models. A stretching of the north to south direction enabled us to take into account the anisotropy. This computation resulted in two spatial scales: 4 km along the northern direction and 2 km along the eastern direction. Deriving the map of the biomass from this model showed that the maximum biomass areas of suspension feeders were different from those of deposit feeders and were located in the western part of the bay. These results were considered in relation to the abiotic and biotic factors controlling the zoobenthic communities. Some points about the spatial and temporal variability were also raised and a new study was defined on the global amount and spatial structure of the competitor's populations. This study therefore provides information on the importance of the stratification and on the suitable spatial scale that can be incorporated into a new sampling strategy.

Cédric Bacher: IFREMER, B.P. 1105, 44311 Nantes Cedex 03, France [tel: (+33) 40 37 41 86, fax: (+33) 40 37 40 75]. Pierre-Guy Sauriau: CREMA, Place du Séminaire, B.P. 5, 17137 L'Homeau, France.

Introduction

Les progrès des techniques d'inférence statistique en matière d'échantillonnage ont permis d'améliorer la qualité du traitement des données et d'enrichir la gamme des outils mathématiques applicables en écologie. La théorie du krigeage, largement appliquée dans les domaines géologiques (Matheron, 1972) se développe également en hydrologie (Delhomme, 1978; Gohin et Langlois, 1991) et en écologie (Conan *et al.*, 1989; Gros et Hamon, 1989; Simard *et al.*, 1992). Elle complète les techniques, utilisées en biogéographie, de description et d'explication des structures spatiales de peuplement d'espèces basées sur les analyses factorielles et la fonction d'autocorrélation (Legendre et Legendre, 1984).

Le krigeage peut être rangé dans la famille d'étude des interpolateurs exacts des variables spatiales et, comparé à d'autres méthodes (fonctions splines, polygones de Thiessen), présente l'avantage de fournir des estimateurs non biaisés dont la variance est connue, même s'ils ne sont pas nécessairement plus précis (Delhomme, 1978; Dubrule, 1983). Ses applications sont en outre intéressantes: cartographie des courbes d'isodensité et d'isovariance, simulations de cartes de distribution, calage et test de modèles (Delhomme, 1978), estimation de gisement (au sens large: matière inerte ou vivante) et précision de cette estimation, étude de la structure spatiale des données et prise en compte de cette structure ou de celle d'une variable concomitante (cokrigeage).

La principale innovation de cette méthode réside dans l'intégration de la structure locale (à différentes échelles spatiales) dans la représentation du phénomène analysé.

Le modèle utilisé tient en effet compte des corrélations spatiales de la variable étudiée, contrairement à l'hypothèse classique d'indépendance des résidus dans les modèles d'ajustement plus connus (moindres carrés, Matheron, 1972). De même, les éventuelles tendances locales (dérives) peuvent être incorporées au modèle de façon moins arbitraire que les méthodes d'optimisation courantes (Matheron, 1972). On passe ainsi du modèle de krigeage simple au modèle de krigeage universel linéaire ou non, éliminant les dérives globales (Journel et Huijbregts, 1978), jusqu'au modèle intrinsèque d'ordre k éliminant les dérives locales.

Cette étude porte sur l'analyse de la structure spatiale des peuplements benthiques du bassin de Marennes-Oléron (Fig. 1). Elle vient en complément de l'estimation de leurs stocks, basée sur un échantillonnage aléatoire stratifié (Sauriau, 1987) et de la description de leur organisation trophique (Sauriau *et al.*, 1989). Ainsi l'utilisation des techniques géostatistiques répond à deux objectifs. Le premier est d'analyser et de modéliser la structure spatiale des peuplements benthiques à diverses échelles géographiques (unité du kilomètre). Le second est de fournir des cartographies de biomasse des peuplements benthiques (espèces non cultivées) qu'il est possible de comparer aux estimations de stock des espèces cultivées (huître *Crassostrea gigas* et moule *Mytilus edulis*) dont les répartitions géographiques dans la baie sont déterminées par les activités conchylicoles (Fig. 1).

L'ensemble de ces informations sert alors de base de données benthiques aux analyses et modélisations visant à définir les capacités biotiques et trophiques de cet écosystème conchylicole (Héral *et al.*, 1989; Bacher 1989, 1991; Bacher *et al.*, 1991).

Matériels et méthodes

1. Plan d'échantillonnage

Du 10 mai 1984 au 22 juin 1984, 370 stations de prélèvement ont été réalisées dans la baie (Sauriau, 1987). La zone prospectée, d'une superficie de 180 km², est subdivisée en 68 strates: les critères de stratification correspondent à la bathymétrie (subtidal-intertidal), aux types sédimentaires définis par Chassé et Glémarec (1976) et à la présence ou l'absence de cultures de moules et d'huîtres (Fig. 1).

La stratégie d'échantillonnage utilisée est un échantillonnage aléatoire stratifié après allocation optimale de l'effort d'échantillonnage au sein des strates (Cochran, 1977). Cette stratification pour laquelle le nombre de prélèvements dans une strate dépend à la fois de sa taille et de la variance du critère biomasse semble garantir *a priori* une relative homogénéité de la densité des prélèvements favorable à l'utilisation des techniques de krigeage.

Chaque station comporte deux prélèvements de 0.1 m² (l'unité d'échantillonnage est de 0.2 m²) effectués soit avec une benne Smith McIntyre soit à l'aide d'un cadre de 0.1 m² dans le cas des parcs à huitres.

2. Sélection et codage des données benthiques

Du fait de la répartition géographique en mosaïque des populations des 60 espèces de mollusques benthiques recensées dans la baie, les données soumises au krigeage sont constituées de la biomasse des deux groupes trophiques les plus abondants (Sauriau *et al.*, 1989): les mollusques dépositives de surfaces (13 espèces) et les mollusques suspensivores (26 espèces). Les dépositives sont principalement représentés par *Abra alba*, *Abra nitida*, *Abra tenuis*, *Hydrobia ulvae* et *Nucula turgida* et les suspensivores par *Cerastoderma edule*, *Mytilus edulis*, *Solen marginatus* et *Crepidula fornicata*.

Les données sont exprimées en biomasse sèche sans cendre par unité de surface (mg/0.2 m²) et sont soumises à une transformation logarithme de base 10 de manière à stabiliser les variogrammes.

Le logiciel BLUEPACK (Géovariance, Fontainebleau, France) a été utilisé.

3. Interpolation linéaire et analyse des structures spatiales

La variable étudiée Z est une fonction aléatoire dont on connaît une réalisation $Z(x_i)$ en chaque point x_i échantillonné ($i = 1, \dots, n$). Une solution au problème de l'estimation linéaire optimale de Z fait intervenir le demi-variogramme, sous l'hypothèse intrinsèque que les deux premiers moments des accroissements de la fonc-

tion Z existent et ne dépendent que de la distance entre les points:

$$E(Z(x_2) - Z(x_1)) = m(h)$$

$$V(Z(x_2) - Z(x_1)) = 2.g(h),$$

où $E()$ et $V()$ désignent respectivement les estimateurs moyenne et variance, h la distance entre les points x_1, x_2 , $g()$ le demi-variogramme, et $m()$ la moyenne des accroissements.

On peut alors calculer en un point x inconnu une estimation $Z^*(x)$ à l'aide d'une pondération des valeurs des points situés dans un voisinage de x . L'estimateur linéaire non biaisé optimal Z^* de la fonction Z s'obtient par la classique résolution d'un problème d'optimisation sous contrainte qui fournit une pondération ne dépendant que de la distance entre les points. La solution de ce problème est explicitement reliée au demi-variogramme $g()$. Une étape préliminaire à la résolution des équations de krigeage consiste donc à estimer cette fonction, ce qui conduit à calculer $g()$ pour un ensemble de distances à partir de la réalisation de Z observée (demi-variogramme expérimental).

La résolution du problème d'optimisation a été étendue dans le cadre de l'hypothèse intrinsèque généralisée, selon laquelle il existe une transformation de variable Z_1 et une fonction $K()$ dépendant que de la distance entre les points, vérifiant:

$$E(Z_\lambda(x)) = 0$$

$$E(Z_\lambda(x))^2 = K(h)$$

On recherche les fonctions $Z_\lambda()$ de la forme:

$$Z_\lambda(x) = \sum \lambda_i \cdot Z(x_i + x),$$

telles que les coefficients λ_i permettent de filtrer les polynômes de degré k . $Z_\lambda()$ est appelé un accroissement généralisé de la fonction $Z()$, et $K()$ la covariance généralisée. L'hypothèse intrinsèque généralisée correspond à la possibilité de représenter les dérives locales du processus étudié par des fonctions polynômes dont il est possible de soustraire l'influence dans l'étude de la structure spatiale (c'est-à-dire la recherche de la fonction K). Si de telles combinaisons existent, $Z()$ est appelée fonction aléatoire intrinsèque d'ordre k (F.A.I.- k , voir par exemple pour plus de détails Shamsi *et al.*, 1988). L'hypothèse mentionnée ci-dessus est beaucoup plus faible que l'hypothèse stationnaire originale et conduit à rechercher l'estimateur Z^* de Z dans un ensemble de solutions plus vaste que dans le cas stationnaire. Les conditions de non biais et de variance d'estimation minimale font intervenir la covariance généralisée d'ordre k , équivalente (au signe près) dans le cas stationnaire au variogramme ($k = 0$). La procédure de détermination de k (analyse structurale) est exposée par exemple dans Gros et Hamon (1989) et ne sera pas détaillée ici. Il suffit

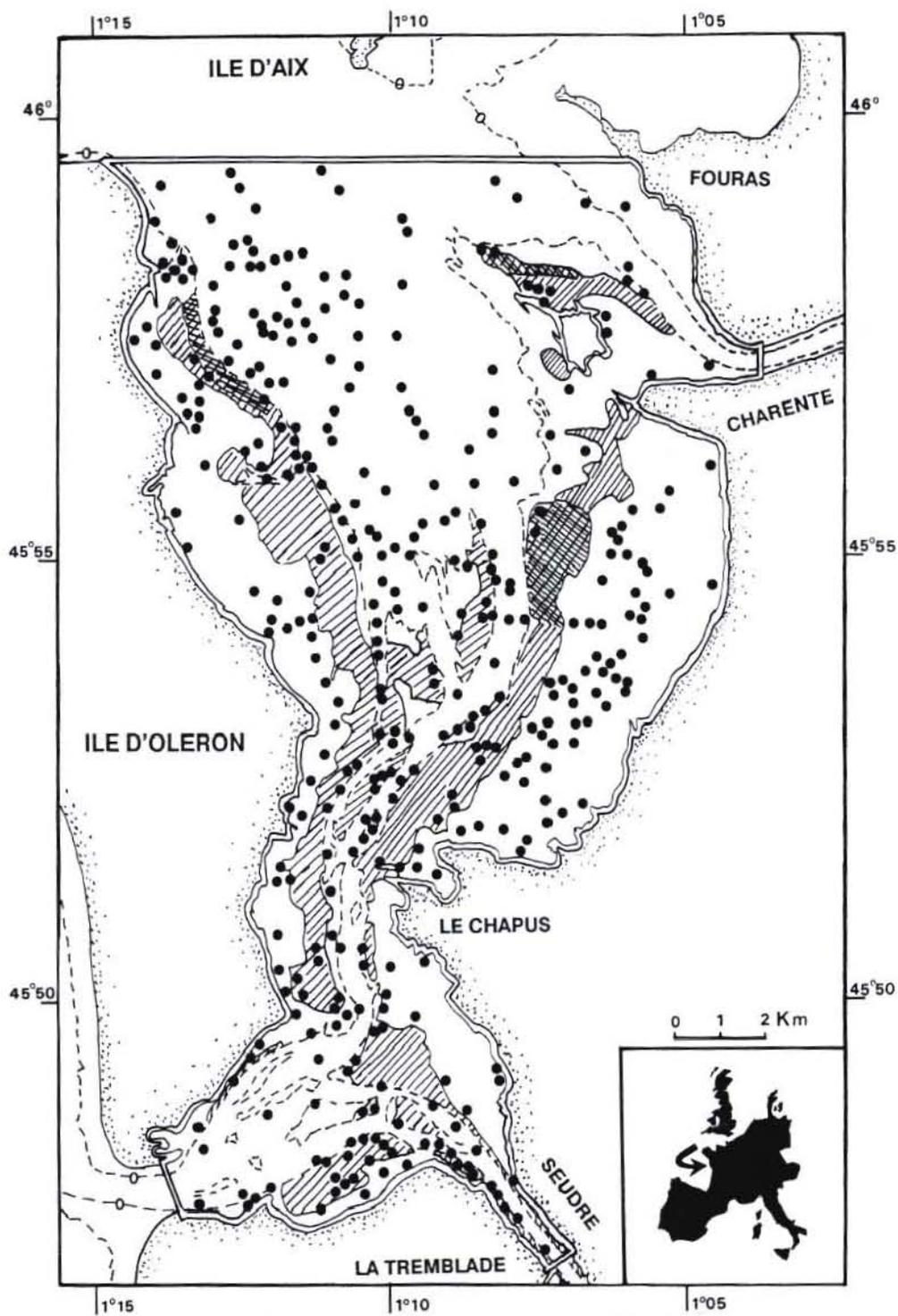


Figure 1. Bassin de Marennes-Oléron: limites de la zone échantillonnée (==); position des prélèvements (○); limites des zones conchylicoles d'huitres *Crassostrea gigas* (//) et des moules *Mytilus edulis* (XX).

de rappeler qu'une classe de modèles locaux est choisie parmi trois classes correspondant aux ordres 0, 1, 2 de la F.A.I., à l'aide d'une procédure de validation croisée. Le meilleur modèle est déterminé d'après la comparaison entre les observations et les estimations par krigeage (krigeage expérimental), en fonction des deux critères: écart moyen entre les valeurs prédites et observées (proche de zéro) d'une part, et d'autre part l'erreur quadratique moyenne (proche de 1):

$$1/n \cdot \Sigma(Z - Z^*) \sim 0$$

$$1/n \cdot \Sigma(Z - Z^*)^2/s^2 \sim 1,$$

où n désigne le nombre de valeurs krigées, s^2 la variance de krigeage, Z la valeur observée, Z^* son estimation.

4. Etapes de calcul

Pour cette étude, l'analyse des structures spatiales repose sur la validation de l'hypothèse intrinsèque par la recherche de l'ordre de la F.A.I. et l'analyse des structures spatiales à partir de la modélisation du demi-variogramme expérimental. En raison de l'irrégularité du schéma de prélèvement, les distances entre les couples de points ont été regroupées par classes. Ce regroupement permet de prendre en compte un assez grand nombre de couples dans les estimations de $g()$ et de lisser le demi-variogramme expérimental.

Le demi-variogramme a également été étudié selon les 2 directions est-ouest et nord-sud (respectivement appelées par la suite 0° et 90°) et les directions bissectrices (45° et 135°) afin d'identifier des différences de structure selon ces directions (étude de l'anisotropie).

Le demi-variogramme, omni- ou pluri-directionnel, a été modélisé par un modèle sphérique:

$$g(h) = c_0 + c_1 \cdot (3h/2a - h^3/2a^3) \text{ pour } h < a$$

$$g(h) = c_0 + c_1 \quad \text{pour } h > a,$$

où h désigne la distance entre les couples de points.

c_0 , c_1 , a sont les paramètres du modèle à estimer. c_0 (pépite) représente la part aléatoire pure (à distance nulle) qui ne peut être expliquée par l'information disponible quels que soient les points voisins considérés. A cette pépite, se superpose une structure caractérisée par les paramètres c_1 (palier) et a (portée) qui indique à partir de quelle distance les points voisins du point à estimer n'ont plus d'influence. La structure est d'autant plus accentuée que le rapport $c_1/(c_0 + c_1)$ est élevé.

Les différents modèles ont été utilisés pour la cartographie. Le calcul consiste à estimer la fonction $Z()$ sur un réseau régulier de points, en utilisant les valeurs observées voisines de chaque noeud et pondérées suivant les coefficients fournis par la résolution des équations du krigeage. Cette étape s'accompagne également des estimations de la variance ponctuelle de kri-

geage. Les performances des modèles sont comparées globalement d'après les variances ponctuelles moyennes obtenues dans cette étape de krigeage du réseau maillé. Seules les cartographies issues des deux modèles les plus précis sont présentées. Une maille de 0.5 km de côté a conduit à estimer les estimations de $Z()$ et les variances ponctuelles en 693 points. On montre que la variance ne dépend que de la structure spatiale (demi-variogramme ou covariance généralisée) et de la distribution des points (Journel et Huijbregts, 1978). Les cartes des variances ponctuelles ne sont pas présentées car elles reproduisent principalement la répartition des unités d'échantillonnage.

Resultats

1. Groupe trophique dépositives de surface

L'histogramme de fréquences des données brutes exprimées en unités standard (grammes de poids sec/m², Figure 2a) montre un fort déséquilibre de la distribution (45 valeurs nulles) qui n'est que partiellement corrigé par la transformation logarithmique (Figure 2b). La biomasse moyenne issue de l'échantillonnage stratifié est de l'ordre de 0.7 ± 0.2 g/m², pour des valeurs variant de 0 à 126 g/m².

1.1. Ordre de la F.A.I.

L'analyse de structure a conduit à sélectionner un modèle de F.A.I.-0 comprenant un effet pépite et un terme linéaire:

$$K(h) = 0.35 - 0.444 \cdot h$$

A la suite de l'identification de structure, une étape de validation a permis de mesurer l'adéquation du krigeage ponctuel basé sur le modèle de covariance généralisée précédent. L'écart moyen est ainsi:

$$1/n \cdot \Sigma(Z - Z^*) = -0.0021,$$

et l'erreur standard

$$1/n \cdot \Sigma(Z - Z^*)^2/s^2 = 0.705$$

L'ordre 0 de la F.A.I. montre qu'il n'y a pas de dérives locales et que le processus est correctement décrit par le demi-variogramme expérimental.

1.2. Demi-variogramme omnidirectionnel

Le choix du pas d'espace est à déterminer en fonction du nombre de couples de points disponibles pour l'estimation du demi-variogramme expérimental et de la portée du demi-variogramme. Dans le cas présent, étant donné le grand nombre d'échantillons (370), un pas de 0.8 km a été retenu, la première distance étant de 0.5 km. Une

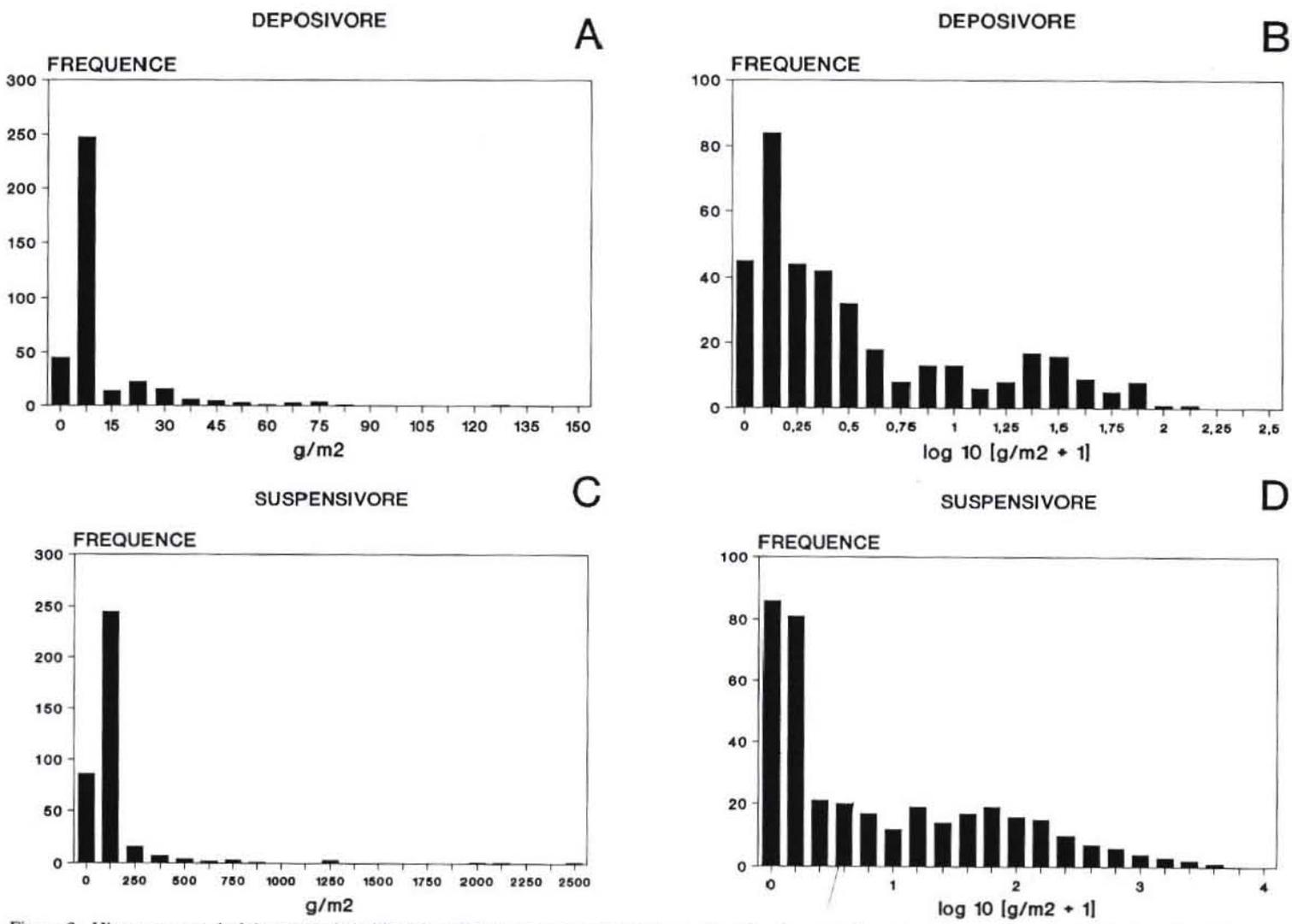


Figure 2. Histogrammes de fréquences de la biomasse sèche sans cendre (BSSC) pour les déposivores et les suspensivores. Données brutes (A-C) et données transformées (logarithme base 10) (B-D).

certaine tolérance sur les distances est considérée du fait de l'hétérogénéité de la répartition spatiale des échantillons.

Le demi-variogramme omnidirectionnel (toutes directions confondues) présente une régularité typique d'un processus stationnaire (Fig. 3a). Le calage manuel du modèle conduit à une pépite égale à 0.44, portée de 4.87 km, palier de 1.07. La variance du processus (1.38) est ainsi proche de la somme des effets pépites et du palier (1.51), dont 32% sont expliqués par le premier terme. Le nombre de couples pris en compte assure une certaine stabilité du demi-variogramme et garantit la validité du modèle choisi, quoique ce nombre soit relativement plus faible pour les couples de points proches.

1.3. Demi-variogramme multidirectionnel

Bien que le demi-variogramme omnidirectionnel soit très régulier, les demi-variogrammes expérimentaux des directions 0°, 45°, 90°, 135° (tolérance $\pm 10^\circ$) ont été calculés (Fig. 3b, 3c). Un modèle de demi-variogramme a été ajusté sur les 2 directions 0° et 90° uniquement (Fig. 3b). La différence de palier entre les 2 directions, alors que les portées sont voisines (anisotropie zonale) amène à construire un modèle comme la somme de deux modèles sphériques: pépite 0.40, portée 5 km, palier 1.55 pour la direction est-ouest (angle 0°), pépite 0.40, portée 5.5 km, palier 1.0 pour la direction nord-sud (angle 90°). La comparaison du modèle et des demi-variogrammes expérimentaux selon les directions 45° et 135° montre que le modèle représente mal le demi-variogramme expérimental selon la direction 45° (Fig. 3c). Dans ce dernier cas, la portée apparaît bien plus importante (anisotropie géométrique), ce qui traduit une influence spatiale à une échelle supérieure à 5 km.

1.4. Krigeage et cartographie

La modèle de demi-variogramme selon plusieurs directions a ensuite été utilisé dans les équations de krigeage ponctuel, en limitant le rayon des voisinages à 2.5 km. 6 noeuds n'ont pu être estimés. Les résultats du krigeage ponctuel sont comparés aux autres calculs (tableau 1). La variance de krigeage est plus forte que celle obtenue à partir du demi-variogramme omnidirectionnel ou de la covariance généralisée (cf. ci-dessous).

Les résultats comparés dans le tableau 1 montrent que, en moyenne, les estimations sont très voisines. Les variances d'estimation ponctuelles sont en moyenne légèrement plus faibles avec le modèle de covariance généralisée. Le rapport écart-type moyen sur moyenne ponctuelle est de l'ordre de 0.4. Le modèle de F.A.I.-0 conduit à une faible baisse de variance moyenne de 7% par rapport au résultat dérivé du demi-variogramme omnidirectionnel, ce qui est à relier à la part moins

importante prise par la pépite dans l'expression de la covariance.

Le modèle de demi-variogramme omnidirectionnel a été finalement retenu pour estimer les valeurs aux points du réseau maillé à partir des points observés. Une distance maximale de 5 km, donnée par la limite de l'influence spatiale fournie par le modèle de demi-variogramme, est en outre imposée. La carte obtenue fait apparaître deux zones de fort peuplement (Fig. 4): zone intertidale de l'est, où apparaît un fort gradient perpendiculaire au trait de côte, estuaire et panache de la Charente. De fortes densités sont notées localement en zone intertidale le long de l'île d'Oléron. Les secteurs de centre et du sud-ouest sont peu colonisés par les déposivores, ce sont des zones de transit rapide des masses d'eau. En revanche des gradients très accentués de biomasse sont observés sur les zones intertidales du sud, en retrait des chenaux.

2. Groupe trophique des suspensivores

Pour ce groupe, on observe nettement plus de valeurs nulles (87) que dans le cas précédent. L'histogramme des valeurs transformées montre aussi un fort déséquilibre dû aux valeurs nulles (Fig. 2c, d). La moyenne issue de l'échantillonnage stratifié des biomasses est de l'ordre de $3.5 \pm 1.2 \text{ g/m}^2$, mais localement la biomasse (en poids sec sans cendre) peut atteindre 2665 g/m^2 .

2.1. Ordre de la F.A.I.

Comme pour le groupe des déposivores, l'analyse structurale conduit à retenir une F.A.I.-0 dont la fonction de covariance généralisée comporte un terme linéaire et une pépite égale à 1.89. Cette fonction permet de valider la structure retenue: l'écart moyen entre valeurs observées et prédites est de 0.02, représentant environ 1% de la valeur moyenne des observations, et le rapport des variances est égal à 1.007. L'ordre 0 de la F.A.I. montre aussi qu'il n'y a pas de dérives locales que l'on pourrait représenter par une fonction polynôme d'un degré supérieur à 1. Cela justifie l'utilisation du variogramme pour étudier la structure spatiale du processus.

2.2. Demi-variogramme omnidirectionnel

Le demi-variogramme omnidirectionnel a été ajusté à l'aide de deux modèles sphériques superposés, le premier ayant une portée de 1.8 km et un palier de 0.9, le deuxième une portée de 5.2 km et un palier de 0.5 (Fig. 5a). Cet ajustement manuel est apparu comme la seule possibilité d'expliquer la rupture de pente visible pour les faibles distances. Les valeurs de palier ont un sens relatif: celui de la première structure est presque le double du deuxième, ce qui renforce l'idée d'une struc-

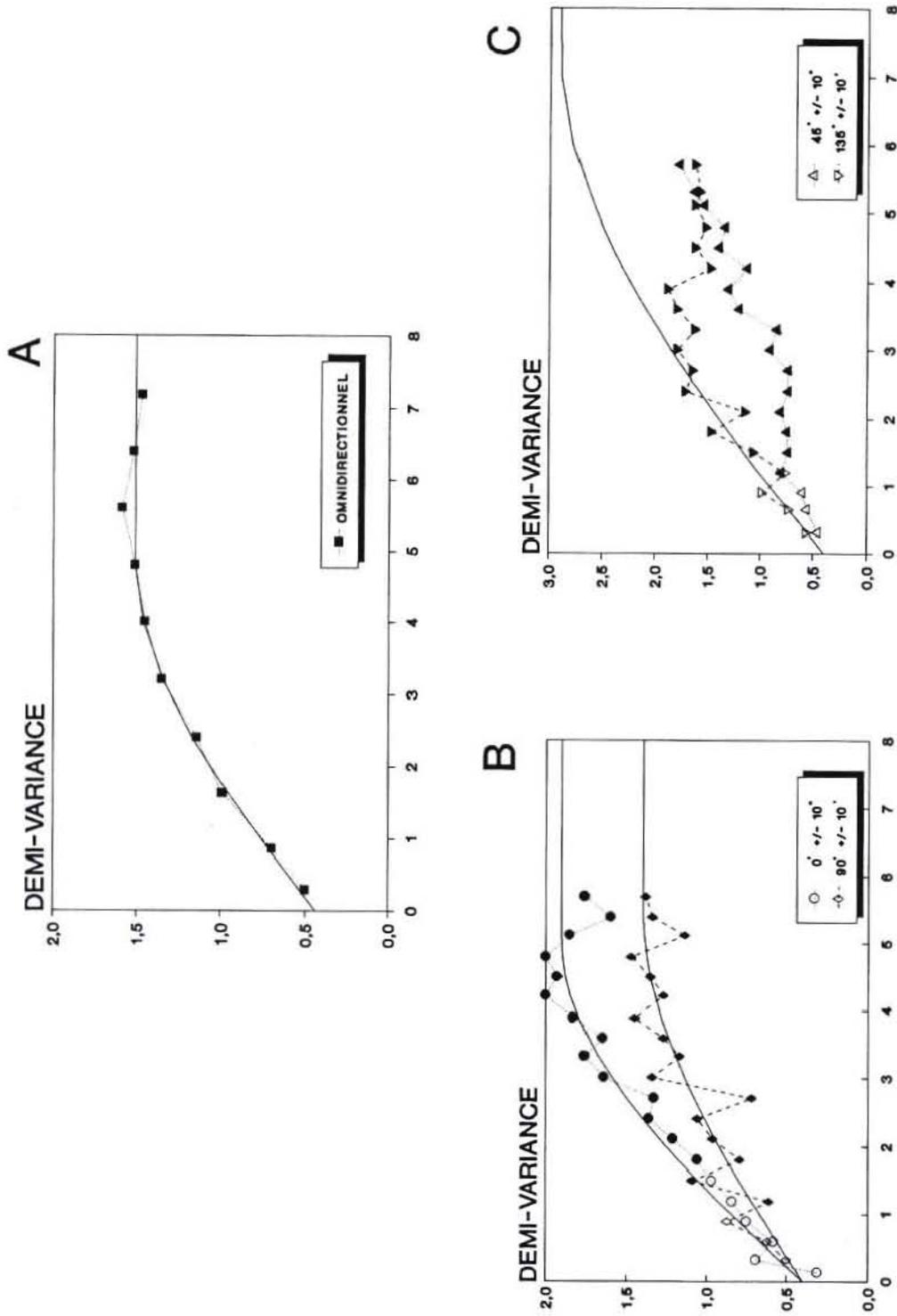


Figure 3. Demi-variogramme de la biomasse sèche sans centre des espèces déposivores. Demi-variogramme omnidirectionnel ($0^\circ \pm 180^\circ$, carré) (A) et demi-variogrammes pluridirectionnels (B-C) selon les directions $0^\circ \pm 10^\circ$ (losange), $45^\circ \pm 10^\circ$ (triangle haut) et $135^\circ \pm 10^\circ$ (triangle bas). Les symboles ouverts indiquent que moins de 100 paires de points sont disponibles pour le calcul du demi-variogramme. Dans le cas contraire (plus de 100 paires de points) les symboles sont fermés.

Tableau 1. Comparaison des moyennes des valeurs et variances de krigeage obtenues aux noeuds du réseau maillé (500 × 500 m) en fonction des modèles étudiés pour les deux groupes trophiques. Les fortes variances sont en bonne partie dues aux valeurs plus élevées de la pépite introduite dans chaque modèle.

		F.A.I.O	Demi-variogramme omni-directionnel	Demi-variogramme pluri-directionnel
Groupe déposivores	Moyenne ponctuelle	2.140	2.137	1.196
	Variance ponctuelle	0.651	0.699	0.706
Groupe suspensivores	Moyenne ponctuelle	2.141	2.144	2.135
	Variance ponctuelle	2.337	2.279	2.040

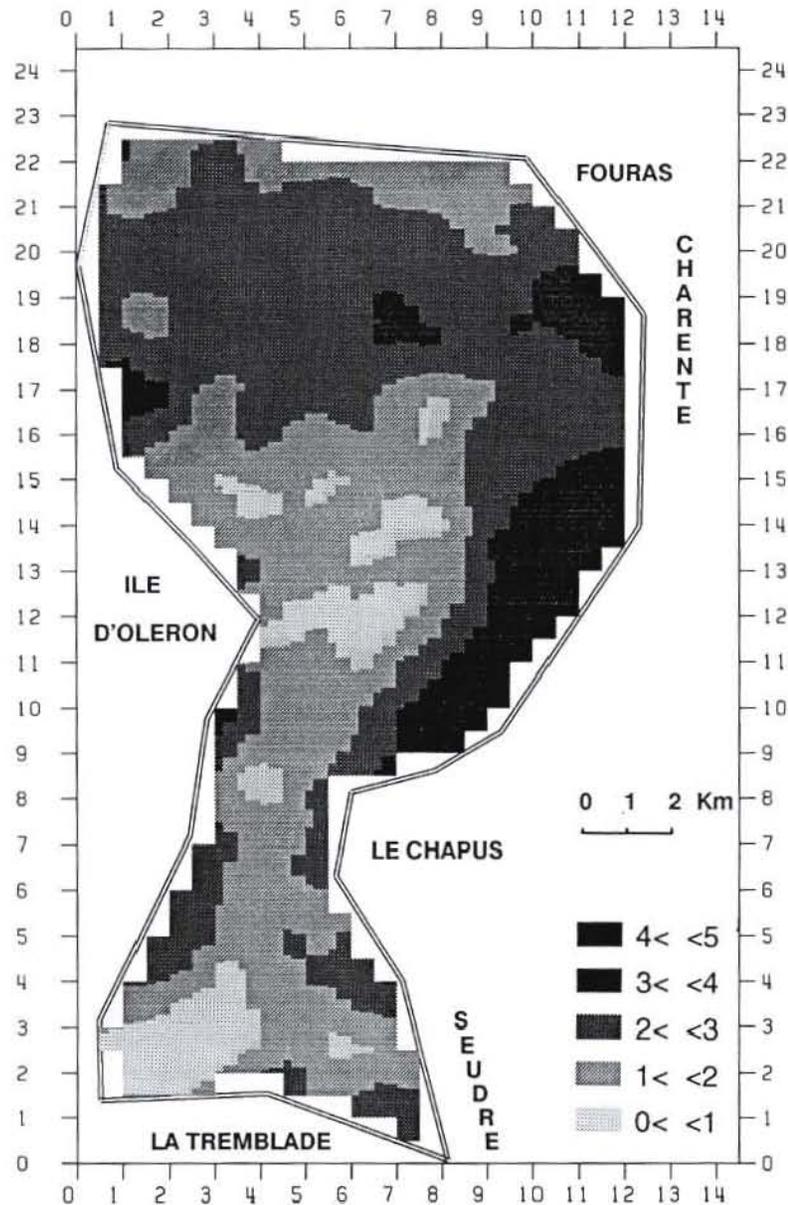


Figure 4. Cartographie des biomasses des mollusques déposivores selon le modèle omnidirectionnel. La transformation de variable $LOG_{10}[x + 1]$ a été utilisée (x en $mg/0.2 m^2$).

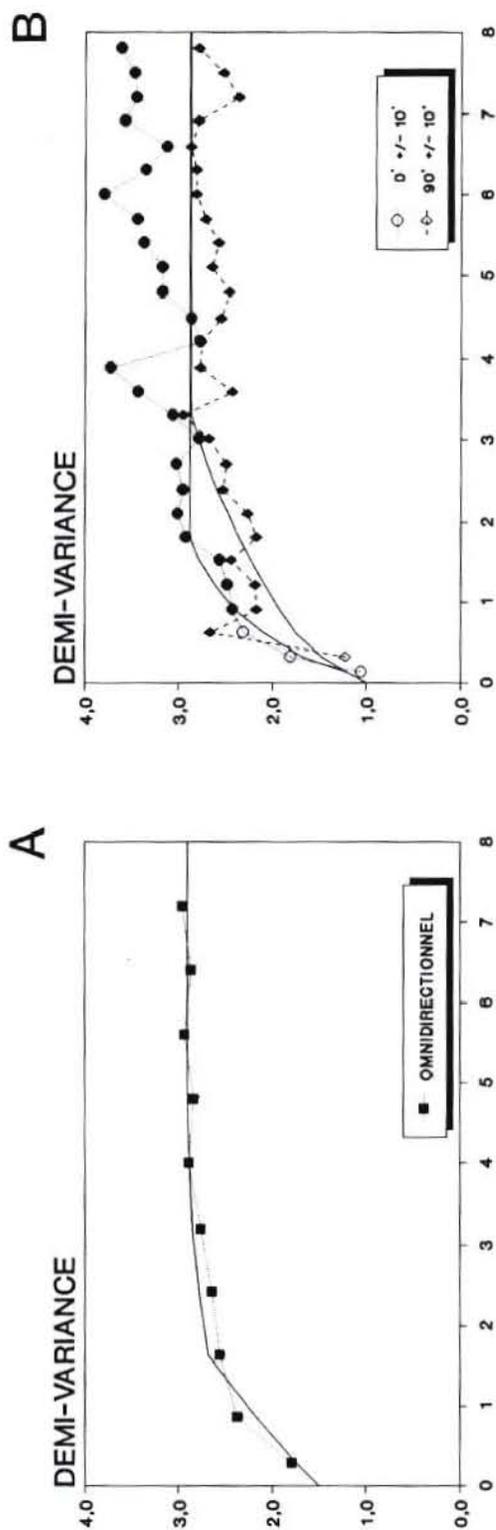


Figure 5. Demi-variogramme de la biomasse sèche sans centre des espèces suspensives. Demi-variogramme omnidirectionnel (A) et demi-variogrammes pluridirectionnels (B-C) selon les directions $0^\circ \pm 10^\circ$ (rond) et $90^\circ \pm 10^\circ$ (losange). Les symboles ouverts indiquent que moins de 100 paires de points sont disponibles pour le calcul du demi-variogramme. Dans le cas contraire (plus de 100 paires de points) les symboles sont fermés.

ture spatiale à faible distance. La pépite a été estimée à 1.5, ce qui représente 52% de la variance totale, égale à la somme de la pépite et des deux paliers différents. Là encore c'est cette valeur relative qui doit attirer l'attention: une forte indétermination demeure sur la structure spatiale.

2.3. Demi-variogramme multidirectionnel

Malgré la régularité du demi-variogramme omnidirectionnel, l'anisotropie a été étudiée selon les deux directions nord-sud (direction 90°) et est-ouest (direction 0°) (Fig. 5b). Les paliers de ces demi-variogrammes expérimentaux sont à peu près identiques. La pépite est sensiblement diminuée (1.0). Les ruptures de pente sont toujours observées mais à plus faible distance (0.6 km), rendant nécessaire la superposition de deux modèles sphériques. Le premier modèle est le même pour les deux directions et décrit une structure à très courte échelle, de palier égal à 0.4, et de portée de 0.6 km. La deuxième structure tient compte de la différence entre les portées des demi-variogrammes expérimentaux (anisotropie géométrique). Le même modèle est utilisé pour les deux directions, après dilatation d'un facteur 2 de la direction nord-sud, le palier étant fixé à 1.5. Ainsi le même modèle comporte une portée de 2 km dans la direction est-ouest (0°) et une portée de 4 km dans la direction nord-sud (90°). En raison du nombre de paramètres introduits, il est vraisemblable que cela n'est pas le seul modèle possible. On retiendra que la part de la pépite s'est trouvée abaissée et ne représente plus que 35% de la variance, et d'autre part que les structures spatiales n'ont pas la même échelle selon les deux directions.

2.4. Krigeage et cartographie

Les trois modèles étudiés précédemment ont permis de kriger l'ensemble des points observés. Les résultats synthétiques des moyennes ponctuelles et des variances moyennes sont présentées dans le tableau 1. Ces résultats font ressortir que le modèle prenant en compte l'anisotropie est plus précis que les deux autres. La variance moyenne est plus élevée pour ce groupe trophique que pour le premier groupe étudié. Le rapport de l'écart-type moyen sur la moyenne ponctuelle atteint, pour le cas le plus favorable, 0.7.

Une seule cartographie est présentée. Elle est établie à partir du modèle pluridirectionnel qui est apparu comme le modèle le plus représentatif de la structure. La cartographie fait apparaître des pics de biomasse d'espèces suspensivores sur les estrans ouest et du centre de la zone échantillonnée, ainsi qu'une aire très localisée au sud (Fig. 6).

Discussion

La problématique générale des études pluridisciplinaires engagées sur le bassin ostréicole de Marennes-Oléron concerne la définition d'un niveau du stock conchylicole (huîtres et moules) compatibles avec les capacités biotiques et trophiques de la baie (Héral *et al.*, 1989). L'étude des peuplements benthiques s'inscrit dans cette voie et concerne plus particulièrement l'estimation du niveau de la compétition trophique entre les espèces cultivées (huîtres et moules) et les espèces non cultivées des peuplements benthiques. Ainsi l'échantillonnage de ces peuplements et la partition des espèces en groupes de même activité alimentaire ont permis d'apporter deux types de réponse selon l'échelle géographique considérée. A l'échelle du bassin, le stock des mollusques non cultivés ne représente que 15% (en biomasse vivante) du stock des mollusques cultivés (Sauriau, 1987). Ceci laisserait supposer une faible compétition entre les stocks cultivés et non cultivés pour l'utilisation des ressources nutritives. En revanche, à l'échelle locale, en particulier dans le centre de la baie, la répartition géographique des stocks des mollusques suspensivores non cultivés serait susceptible de jouer un rôle significatif dans la déplétion de nourriture disponible pour les espèces cultivées (Sauriau *et al.*, 1989), ce que confirme Bacher (1991) par modélisation de la croissance des huîtres.

La dispersion géographique des deux groupes trophiques déposivores et suspensivores dans le bassin de Marennes-Oléron illustrée par les cartographies de biomasse (Figs 4, 6) concorde avec ce qui est généralement admis des facteurs qui influencent leurs répartitions: les mangeurs de dépôts dominant dans les sédiments vaseux intertidaux et/ou subtidaux (Sanders, 1958; Wolff, 1973) et les filtreurs dans les sédiments sableux et les zones de transit (Wolff, 1973; Wildish et Peer, 1983; Thouzeau *et al.*, 1991). Comparativement, la dispersion géographique des déposivores dans la baie semble plus homogène (zone intertidale de l'est et subtidale du nord) que celle des suspensivores. Comme déjà noté par Sauriau et Bacher (1991), la plurispécificité du stock des suspensivores expliquerait une part de cette variabilité. En effet, les différents "pics" de biomasse de suspensivores (Fig. 6) correspondent à des populations spécifiques mutuellement exclusives: *Cerastoderma edule* (zone intertidale sud, sud-ouest et nord-ouest), *Crepidula fornicata* (centre), *Mytilus edulis* (est) et *Solen marginatus* (zone subtidale du nord-ouest). De même, les cultures ostréicoles situées sur la frange inférieure des zones intertidales de la baie ne sont pas sans influencer, par leur production de biodépôts (Sornin *et al.*, 1983, 1986), les peuplements benthiques intertidaux directement sous-jacents ou sous leur influence. La plurispécificité des

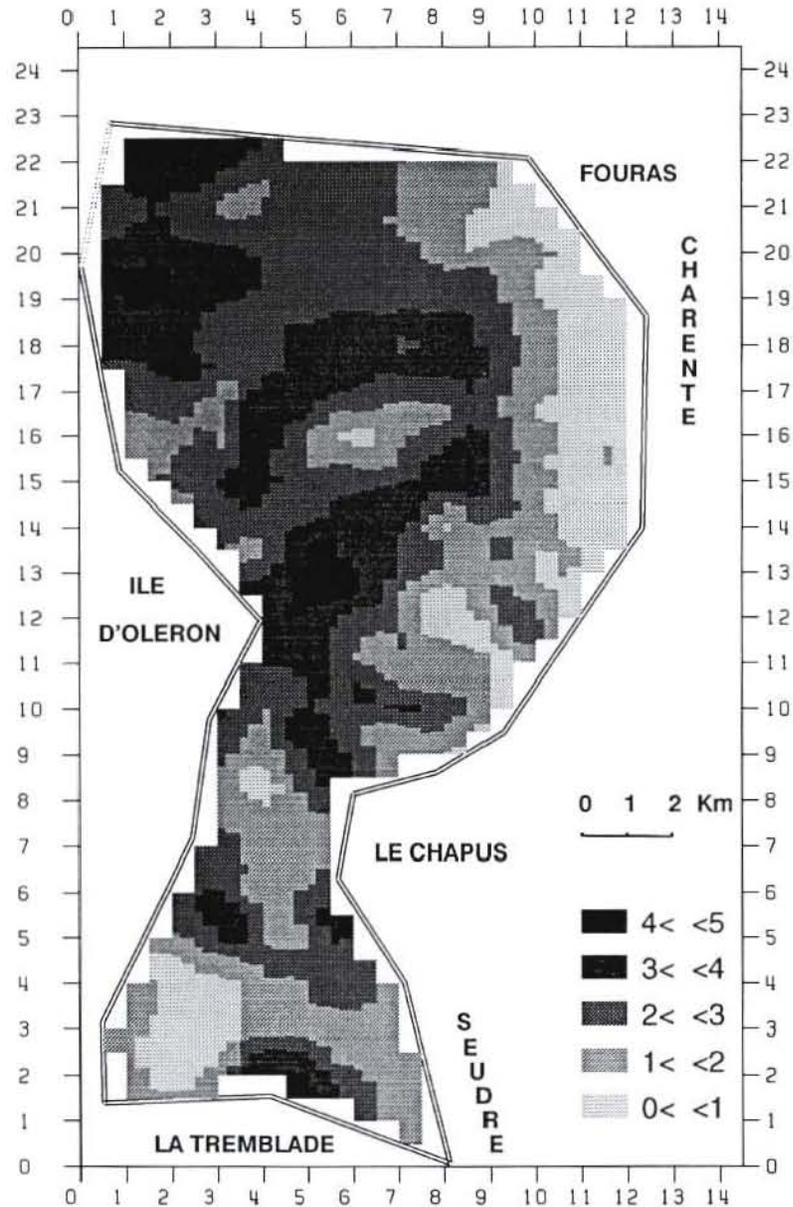


Figure 6. Cartographie des biomasses des mollusques suspensivores selon le modèle multidirectionnel. La transformation de variable $\text{LOG}_{10}[x + 1]$ a été utilisée (x en $\text{mg}/0.2\text{m}^2$).

dépositives est alors favorisée aux dépens des espèces suspensivores (Sauriau *et al.*, 1989).

Ainsi, de même que la dispersion géographique des groupes trophiques peut être expliquée par des facteurs abiotiques ou biotiques (Sanders, 1958; Hines *et al.*, 1989; Thouzeau *et al.*, 1991), les caractéristiques des structures spatiales mises en évidence par le krigeage (propriétés des variogrammes: pépites, portée, anisotropie) semblent être le résultat de la combinaison de ces facteurs. Le demi-variogramme multidirectionnel du

groupe des suspensivores fait apparaître deux directions privilégiées nord-sud et est-ouest qui ont des structures spatiales propres. Cela se traduit d'une part par un étirement du demi-variogramme dans la direction nord-sud, d'autre part par des structures emboîtées. Ces deux caractéristiques sont à relier aux observations rappelées précédemment. L'axe principal de peuplement de ces populations suit en effet la direction nord-sud. Le long de cet axe, la spécificité des peuplements se traduit par une structure à faible échelle, donnée par le demi-vario-

gramme à courte portée (0.6 km). La deuxième structure révélée par l'analyse (portée de 2 km) explique l'anisotropie de la structure spatiale. Pour le groupe des dépositives, si le modèle multidirectionnel n'est finalement pas retenu pour la cartographie, des différences de palier sont notées entre les directions nord-sud et est-ouest (anisotropie zonale liée à des variances de population différentes). Si l'on considère la carte des biomasses (Fig. 4), on relève deux secteurs principaux: nord du bassin et estran de l'est, dont les orientations sont est, ouest et sud-est, nord-ouest respectivement. Pour cette deuxième zone, on peut remarquer qu'elle coïncide avec la taille de l'estran. Ces indications incitent à penser qu'une étude de structure menée indépendamment sur ces deux secteurs permettrait de mieux modéliser ces structures.

L'estimation de la pépite dépend du modèle choisi. On a vu que la prise en compte de l'anisotropie conduit à une pépite plus faible pour le groupe des suspensives. De manière générale, la pépite a un effet important sur la précision du krigeage, et sa détermination dépend de l'échelle spatiale de l'échantillonnage. Le faible nombre de couples de points utilisés pour le calcul du demi-variogramme à des distances faibles ne permet pas, sans hypothèse supplémentaire, d'estimer convenablement la pépite. Ainsi, Armstrong *et al.* (1989) considèrent une pépite nulle dans l'étude des stocks de mollusques suspensives *Spisula ovalis* près de l'île d'Yeu. Gros et Hamon (1989) trouvent une pépite représentant jusqu'à 66% de la variance pour une population de mollusques suspensives *Cerastoderma edule* en baie de Saint-Brieuc. Dans l'estimation du stock du poisson *Merluccius merluccius* dans le golfe de Gascogne, Petitgas et Poulard (1989) utilisent différents demi-variogrammes, allant de la pépite pure à des pépites voisines de zéro. Simard *et al.* (1992) trouvent également des valeurs de la pépite variables en fonction des strates géographiques. Cette variabilité de l'ordonnée à l'origine du demi-variogramme correspond à un manque d'information sur la structure spatiale à faible échelle. En fait, le demi-variogramme expérimental calculé et modélisé ne permet que d'approcher la structure spatiale vraie à l'aide du protocole d'échantillonnage appliqué *in situ*. On retrouve l'importance de l'effet pépite dans l'incertitude des estimations ponctuelles (tableau 1). Quels que soient les modèles testés, la précision des cartes est (en moyenne) de l'ordre de 40% pour le groupe des dépositives et de 70% pour le groupe des suspensives. Il faut cependant nuancer ces résultats, dans la mesure où l'imprécision reflète également l'hétérogénéité de la distribution des échantillons (Journal et Huijbregts, 1978). La répartition des points est ainsi très lâche dans le secteur nord-est de la zone échantillonnée (Fig. 1), où par ailleurs les biomasses restent faibles. Pour le groupe des dépositives par exemple, la précision est de l'ordre

de 20% sur l'estran est de la baie où les biomasses les plus importantes sont mesurées.

Le choix d'une stratégie d'échantillonnage adéquate puis, dans l'analyse des structures, d'un modèle pertinent, demeure d'actualité autant pour les estimations de stocks que pour la précision des cartographies krigées. L'utilisation de la stratification offre un bénéfice certain aussi bien pour une stratégie classique (Cochran, 1977), dans la mesure où la variance estimée varie selon les zones géographiques, que pour les techniques de géostatistique. Simard *et al.* (1992), Petitgas et Poulard (1989) sont amenés à découper leur zone d'étude en strates géographiques, pour lesquelles des structures spatiales propres sont mises en évidence. La considération d'un modèle unique rend alors moins bien compte des structures, ce qui entraîne une estimation globale moins précise. Dans la présente étude, la distinction entre les deux groupes trophiques principaux s'apparente également à une stratification. Les structures spatiales sont clairement différentes et l'on peut s'attendre à une cartographie plus précise des secteurs de forte biomasse en prenant en compte les différences de structure de chaque groupe trophique. Des localisations propres à certaines espèces sont cependant notées pour le groupe des suspensives. Le regroupement de ces espèces au sein d'un même groupe, s'il a un sens biologique et physiologique, risque donc d'occulter les caractéristiques structurelles propres à ces espèces. C'est sans doute une voie d'interprétation des structures emboîtées aussi bien que de l'anisotropie mises en évidence. La stratification *a posteriori* des données d'échantillonnage en groupes trophiques ne permet donc que d'obtenir une image partielle des structures spatiales multiples. Il est également vraisemblable qu'une régionalisation du demi-variogramme (Petitgas et Poulard, 1989), conduirait à une meilleure description des structures. D'une part, elle permettrait de mieux prendre en compte les peuplements spécifiques mentionnés précédemment. D'autre part, ainsi que ces auteurs l'ont souligné, la stratification en fonction des niveaux de biomasse permet de filtrer les tendances spatiales, dans la mesure où moyennes et variances d'estimation classiques sont liées. La stratification géographique peut donc se donner pour objectif d'identifier des secteurs au sein desquels la variance d'estimation est homogène, ce qui conduirait à s'affranchir de la transformation logarithmique utilisée dans l'étude.

Le choix d'un modèle est dicté en partie par l'estimation des paramètres du modèle de demi-variogramme expérimental. On a vu que l'utilisation des fonctions aléatoires intrinsèques apportait peu d'informations, dans la mesure où l'ordre était égal à 0. Localement, la variabilité spatiale peut être représentée par un processus quasi-stationnaire, dont les caractéristiques sont décrites par le demi-variogramme expérimental. Dans

notre étude, le choix d'un modèle a consisté à comparer les précisions moyennes des estimations ponctuelles. Les écarts entre les résultats des modèles sont surtout notables pour le groupe des suspensivores. Le modèle d'anisotropie permet de réduire dans ce cas la variance moyenne d'estimation de 10%.

L'étude structurale amène à poser la question de la stabilité temporelle des estimations d'abondance, des structures spatiales et des cartographies obtenues. Par exemple, Dörge *et al.* (1986) montrent, sur un site intertidal, que les biomasses du zoobenthos peuvent varier d'un facteur 10 sur quelques années d'intervalle. Cette variabilité spatio-temporelle des peuplements dépend pour partie des fluctuations hydroclimatiques saisonnières et/ou interannuelles (Princz *et al.*, 1983; Gros et Hamon, 1989; Thouzeau, 1991) ainsi que de la réussite ou de l'échec du recrutement (Bachelet, 1990; Lefèvre, 1990; Thouzeau, 1991). Ainsi le couplage entre les contraintes physiques (hydrodynamisme, stratification verticale, type sédimentaire) et les caractéristiques biologiques des espèces (date et durée de la ponte, flottabilité et comportement actif ou passif des larves, durée de la phase pélagique) détermine si un estuaire ou une baie retient ou exporte ses populations. Salomon (1990), en utilisant un modèle de circulation des masses d'eau, montre que certaines populations sont dispersées, transportées ou confinées en fonction de l'existence de zones dispersives, advectives ou tourbillonnaires. Lagadeuc *et al.* (1990) observent que les exportations de larves de *Pectinaria koreni* hors de l'estuaire de la Seine (France), du fait de conditions météorologiques défavorables, sont compensées par des pontes échelonnées qui garantissent à cette population de rester localisée dans des secteurs à l'hydrodynamisme généralement faible dominé par des courants de densité. Il peut alors exister des flux géniques entre populations localisées comme montré par Epifano *et al.* (1989) pour des populations de *Callinectes sapidus* localisées dans des baies de la côte atlantique des U.S.A.

Dans le bassin de Marennes-Oléron, la circulation des masses d'eau a été décrite à plusieurs reprises (Bacher, 1989). Elle montre une nette orientation des courants résiduels dans le sens nord-sud, accompagnés de zones tourbillonnaires au nord de la zone échantillonnée. Les temps de résidence des masses d'eau sont ainsi inférieurs à 8 jours en moyenne (Bacher, données non publiées.). Le mélange entre les masses d'eau n'est cependant pas négligeable, du fait de l'excursion de marée (de l'ordre de 3 km) entraînant une forte dispersion qui se traduit par une variabilité du temps de résidence du même ordre que le temps moyen. En conséquence et bien qu'une comparaison directe entre temps de résidence des masses d'eau et durée de vie méroplanctonique doive rester prudente (Lefèvre, 1990), seule une faible partie des larves émises dans le bassin serait susceptible d'y

demeurer. Il n'est alors pas possible de préciser si cette fraction permet le maintien d'une année à l'autre des peuplements, de leurs structures spatiales et de leurs compositions trophiques. De même, les fortes similitudes de composition faunistique de l'ensemble des peuplements des pertuis charentais, comme noté par Faure (1969) pour la zone intertidale, laisseraient supposer l'existence d'apports de larves allochtones à la baie de Marennes-Oléron.

En raison de ces multiples sources de variabilité temporelle et spatiale concernant les conditions environnements, un nouveau plan d'échantillonnage du zoobenthos sera proposé en 1993. Une cartographie des groupes suspensivores et déposivores sera réalisée à cette occasion et comparée aux cartes de 1984, permettant de noter une possible modification des structures spatiales et des peuplements locaux, dont le rôle dans la compétition local avec les espèces cultivées abordé.

Conclusion

Les modèles de krigeage utilisés dans la cartographie des peuplements benthiques du bassin de Marennes-Oléron ont conduit à mettre en évidence des structures spatiales à une échelle de 2 à 5 km selon les modèles et les groupes trophiques. Ces structures se caractérisent notamment par des directions privilégiées de peuplements suspensivores à une échelle spatiale de l'ordre de 2 km, une isotropie pour le groupe des déposivores à une échelle de 5 km et une variabilité locale (effet pépite) important dans les deux cas.

Les informations apportées par l'anisotropie des structures, les différentes échelles emboîtées et les différences de structure entre les groupes trophiques conduisent à proposer une nouvelle stratification pour de futures cartographies et estimations des stocks. Trois strates géographiques se dégagent: la zone nord subtidale, la zone intertidale de l'est et l'ensemble de la zone centrale nord et sud. La stratégie d'échantillonnage intra-strate doit alors dépendre de l'objectif recherché. De fait, l'étude des structures spatiales est optimale lorsque les échantillons sont répartis régulièrement et le krigeage qui rend compte de les structures complexes fournit alors des estimateurs globaux précis. Ainsi, un échantillonnage systématique pour l'ensemble des trois strates serait préconisé. De plus, il serait nécessaire de disposer pour la strate centrale nord-sud d'un maillage dont la taille de maille horizontale (est en ouest) serait divisée par deux. Ceci permettrait de tenir compte de l'anisotropie géométrique observée en particulier chez les espèces suspensivores de ce secteur de la baie.

Acknowledgements

Les auteurs remercient les réfères et F. Gohin pour leurs commentaires qui ont permis d'améliorer le manuscrit.

Références

- Armstrong, M., Renard, D., et Berthou, P. 1989. Applying geostatistics to the estimation of a population of bivalves. ICES CM 1989/K: 37.
- Bachelet, G. 1990. Recruitment of soft-sediment infaunal invertebrates: the importance of juvenile benthic stages. *La Mer*, 28(4): 199-210.
- Bacher, C. 1989. Capacité trophique du bassin de Marennes-Oléron: couplage d'un modèle de transport particulaire et d'un modèle de croissance de l'huître *Crassostrea gigas*. *Aquat. Living Resour.*, 2: 199-214.
- Bacher, C. 1991. Etude de l'impact du stock d'huîtres et des mollusques compétiteurs sur les performances de croissance de *Crassostrea gigas*, à l'aide d'un modèle de croissance. ICES mar. Sci. Symp., 192: 41-47.
- Bacher, C., Héral, M., Deslous-Paoli, J.-M., et Razet, D. 1991. Modèle énergétique uniboîte de la croissance des huîtres (*Crassostrea gigas*) dans le bassin de Marennes-Oléron. *Can. J. Fish. aquat. Sci.*, 48: 391-404.
- Chassé, C., et Glémarec, M. 1976. Principes généraux de la classification des fonds pour la cartographie biosédimentaire. *J. Rech. Océanogr.*, 1(3): 1-18.
- Cochran, W. G. 1977. Sampling techniques. 3rd ed. John Wiley & Sons, New York. 428 pp.
- Conan, G. Y., Parsons, D. G., et Wade, E. 1989. Geostatistical analysis, mapping and global estimation of harvestable resources in a fishery of northern shrimp (*Pandalus borealis*). ICES CM 1989/D1.
- Delhomme, J.-P. 1978. Applications de la théorie des variables régionalisées dans les sciences de l'eau. *Bull. B.R.G.M. (2) III*, 4: 341-375.
- Dörjes, J., Michaelis, H., et Rhode, B. 1986. Long-term studies of macrozoobenthos in intertidal and shallow subtidal habitats near the island of Norderney (East Frisian coast, Germany). *Hydrobiologia*, 142: 217-232.
- Dubrule, O. 1983. Two methods with different objectives: splines and kriging. *Math. Geol.* 15(2): 245-257.
- Epifanio, C. E., Masse, A. K., et Garvine, R. W. 1989. Transport of blue crab larvae by surface currents off Delaware Bay, USA. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 54: 35-41.
- Faure, G. 1969. Bionomie et écologie de la macrofaune des substrats meubles de côte charentaise. *Téthys*, 1(3): 751-778.
- Gohin, F., et Langlois, G. 1991. Atlas mensuel des températures moyennes dans le golfe de Gascogne. *Oceanol. Acta*, 14(2): 181-187.
- Gros, P., et Hamon, D. 1989. Estimation de la biomasse des bivalves intertidaux (moule, coque) exploités en baie de Saint-Brieuc. *Rapp. IFREMER DERO-EL/89-25*. 137 pp.
- Héral, M., Bacher, C., et Deslous-Paoli, J.-M. 1989. La capacité biotique des bassins ostréicoles. In *L'homme et les ressources halieutiques. Essai sur l'usage d'une ressource renouvelable*. Ed. by J.-P. Troadec. IFREMER Brest, 7: 225-259.
- Hines, A. H., Posey, M. H., et Haddon, P. J. 1989. Effects of adult suspension- and deposit-feeding bivalves on recruitment of estuarine infauna. *The Veliger*, 32(2): 109-119.
- Journel, A. G., et Huijbregts, C. J. 1978. Mining geostatistics. Academic Press, London. 600 pp.
- Lagadeuc, Y., Conti, P., Retière, C., Cabioch, L., et Dauvin, J.-C. 1990. Processus hydrodynamique et recrutement de *Pectinaria koreni*, annélide polychète à cycle benthopélagique, en baie de Seine orientale. *Océanis*, 16(3): 245-256.
- Lefèvre, M. 1990. Interférence sur le recrutement benthique entre hydrodynamisme des masses d'eau et comportement larvaire. *Océanis*, 16(3): 135-148.
- Legendre, L., et Legendre, P. 1984. *Ecologie numérique*. Masson, Paris, et les Presses de l'Université du Québec, T. I, 260 pp., T. II, 334 pp.
- Matheron, G. 1972. Théorie des variables régionalisées. In *Traité d'informatique géologique*. Ed. by P. Laffitte, Masson, Paris. 624 pp.
- Petitgas, P., et Poulard, J. Ch. 1989. Applying stationary geostatistics to fisheries: a study on hake in the Bay of Biscay. ICES CM 1989/G 62.
- Princz, D. A., Menesguen, A., et Glémarec, M. 1983. Temporal evolution over ten years in the macrobenthos of muddy sands in the Bay of Concarneau (France). *Oceanol. Acta n SP*: 159-163.
- Salomon, J.-C. 1990. Role of instantaneous and long-term water movements on the recruitment and life of benthic fauna in the English Channel. *La Mer*, 28(4): 211-217.
- Sanders, H. L. 1958. Benthic studies in Buzzards Bay. I: Animal-sediment relationships. *Limnol. Oceanogr.*, 3(3): 245-258.
- Sauriau, P.-G. 1987. Les mollusques non-cultivés du bassin de Marennes-Oléron: quantification et répartition géographique des stocks. *Haloties*, 16: 527-541.
- Sauriau, P.-G., et Bacher, C. 1991. Cartographie krigée des mollusques suspensivores compétiteurs trophiques des huîtres du bassin de Marennes-Oléron: implications pour la planification de l'échantillonnage. *J. Rech. Océanogr.*, 16(1,2): 1-4.
- Sauriau, P.-G., Mouret, V., et Rincé, J.-P. 1989. Organisation trophique de la malacofaune benthique non cultivée du bassin ostréicole de Marennes-Oléron. *Oceanol. Acta*, 12(2): 193-204.
- Shamsi, U. M., Quimpo, R. G., et Yoganarasimhan, N. 1988. An application of kriging to rainfall network design. *Nord. Hydrol.*, 19: 137-152.
- Simard, Y., Legendre, P., Lavoie, G., et Marcotte, D. 1992. Mapping, estimating biomass, and optimizing sampling programs for spatially autocorrelated data: case study of the northern shrimp (*Pandalus borealis*). *Can. J. Fish. aquat. Sci.*, 49: 32-45.
- Sornin, J.-M., Feuillet, M., Héral, M., et Deslous-Paoli, J.-M. 1983. Effet des biodépôts de l'huître *Crassostrea gigas* (Thunberg) sur l'accumulation de matières organiques dans les parcs du bassin de Marennes-Oléron. *J. Molluscan Stud. (Suppl.)*, 12A: 185-197.
- Sornin, J.-M., Feuillet, M., Héral, M., et Fardeau, J.-C. 1986. Influence des cultures d'huîtres *Crassostrea gigas* sur le cycle du phosphore en zone intertidale: rôle de la biodéposition. *Oceanol. Acta*, 9(3): 313-322.
- Thouzeau, G. 1991. Déterminisme du pré-recrutement de *Pecten maximus* (L.) en baie de Saint-Brieuc: processus régulateurs de l'abondance, de la survie et de la croissance des post-larves et juvéniles. *Aquat. Living Resour.*, 4: 77-99.
- Thouzeau, G., Robert, G., et Ugarte, R. 1991. Faunal assemblages of benthic megainvertebrates inhabiting sea scallop grounds from eastern Georges Bank, in relation to environmental factors. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 74: 61-82.

Wildish, D. J., et Peer, D. 1983. Tidal current speed and production of benthic macrofauna in the lower Bay of Fundy. *Can. J. Fish. aquat. Sci.*, 40 (Suppl. 1): 309-321.

Wolff, W. J. 1973. The estuary as a habitat. An analysis of data on the soft-bottom macrofauna of the estuarine area of the rivers Rhine, Meuse, and Scheldt. *Zool. Verh.*, 126. 242 pp.