

Le programme Écothau : théorie écologique et base de la modélisation

Ecosysteme
Lagune méditerranéenne
Hiérarchie
Échantillonnage
Modélisation
Ecosystem
Mediterranean lagoon
Hierarchy
Sampling
Modelling

Michel AMANIEU ^a, Pierre LEGENDRE ^b, Marc TROUSSELLIER ^a,
Guy-François FRISONI ^c

^a Laboratoire d'hydrobiologie marine, unité associée au CNRS n° 694, Université des Sciences et Techniques du Languedoc, place Eugène-Bataillon, 34060 Montpellier Cedex, France

^b Département de Sciences biologiques, Université de Montréal, CP n° 6128, Succ. A, Montréal, Québec H 3 C 3 J 7, Canada.

^c Institut des Aménagements régionaux et de l'Environnement, Domaine de Lavalette, avenue du Val-de-Montferrand, 34100 Montpellier, France.

Reçu le 15/7/88, révisé le 19/12/88, accepté le 4/1/89.

RÉSUMÉ

Les lagunes littorales sont l'objet d'aménagements multiples et rarement coordonnés qui, décidés en vue d'objectifs limités, perturbent gravement le fonctionnement de l'écosystème lagunaire. Le programme Écothau (ÉCOlogie de l'étang de THAU) se propose de procéder à une étude écologique globale d'une vaste lagune méditerranéenne, l'étang de Thau, en prenant en compte la structuration spatio-temporelle des phénomènes ainsi que la hiérarchie des processus écologiques. A la base de cette hiérarchie se situent les processus physiques *sensu lato* qui sont les premiers à être perturbés par les aménagements anthropiques tels que le creusement de graus, la modification des berges, *etc.* Les phénomènes physiques formant les échelons inférieurs de la hiérarchie des processus, c'est alors tout le fonctionnement des étangs qui est perturbé par des aménagements dont on avait mal analysé les effets. Compte tenu de la difficulté d'une approche strictement déterministe de processus aussi complexes, le programme Écothau s'appuie plutôt sur une modélisation statistique du fonctionnement de l'étang par la méthode d'analyse des coefficients de direction (path analysis); après une série d'observations et de mesures *in situ*, cette méthode permet de vérifier la conformité des observations aux hypothèses formulées par l'écologiste dans un prémodèle conceptuel, et de quantifier les relations entre les différentes variables qui décrivent un processus donné ayant cours dans l'étang. Mis en œuvre à partir de 1986, le programme Écothau a déjà atteint une partie de ses objectifs. En particulier, l'analyse des relations globales entre les compartiments physiques et biologiques de l'écosystème lagunaire a débuté; d'autre part, nous avons établi une stratégie d'échantillonnage des variables chimiques et biologiques qui permet de rationaliser les choix les plus importants et, pour un coût donné, de recueillir le maximum d'informations quant à leur variabilité spatio-temporelle.

Oceanologica Acta, 1989. 12, 3, 189-199.

ABSTRACT

The Écothau programme: ecological theory and basis for modelling

Littoral lagoons are subjected to multiple and uncoordinated modifications which, planned with limited objectives in mind, are responsible for important disruptions in the functioning of the lagoon ecosystem. The Écothau programme (Ecology of the THAU lagoon) is designed a global ecological study of a large Mediterranean lagoon, Thau, taking into account the spatio-temporal structure of the phenomena as well as the hierarchy of the ecological processes involved. Physical processes *sensu lato* are situated at the basis of this hierarchy and are the first to be perturbed by anthropic transformations such as canal digging, bank modification, *etc.* Since physical pheno-

mena constitute the first step of the hierarchy of processes, physical transformations to lagoons modify their overall functioning. Given the difficulties inherent in a strictly deterministic approach to such complex processes, the Écothau programme instead relies on a statistical modelling of the functioning of the lagoon through path analysis; from a series of field observations and measures, this statistical method makes it possible to test the conformity of the observations to hypotheses formulated by the ecologist and spelled out in a conceptual model, and to quantify the relations among the variables used to describe a given process occurring in the lagoon. The Écothau programme was initiated in 1986 and has already fulfilled some of its objectives. On the one hand, relations between physical and biological processes have been investigated; on the other, a sampling design has been found that rationalizes choices between important alternatives and, for a given cost, makes it possible to sample more of the spatial and temporal variability of the target chemical and biological variables.

Oceanologica Acta, 1989. 12, 3, 189-199.

INTRODUCTION: BILAN ET ENJEUX

Les écosystèmes lagunaires méditerranéens constituent des ensembles importants en raison de leur étendue, de leur rôle historique dans l'occupation du littoral par l'homme, de l'intérêt renouvelé qu'ils présentent de nos jours, tant pour la valorisation des exploitations traditionnelles que pour le développement d'activités nouvelles liées au tourisme et à l'urbanisation.

Du point de vue de l'aménagement, les lagunes littorales comptent parmi les milieux qui supportent la plus forte agression anthropique; on déboise, cultive ou urbanise leur bassin versant; on approfondit, élargit ou multiplie leurs ouvertures sur la mer; on intervient massivement sur leurs berges, leur taille, leur profondeur.

Ces aménagements, qui bénéficient des moyens puissants du génie civil, modifient profondément l'environnement physique et biologique des lagunes littorales et leurs effets vont très au-delà des objectifs partiels et limités qu'ils visent, de telle sorte que l'on ne peut ni en mesurer les conséquences à court et moyen terme, ni *a fortiori*, maîtriser une évolution à long terme généralement fatale.

D'un point de vue scientifique, les lagunes littorales ont été cependant bien étudiées, tant au niveau mondial (Lasserre et Postma, 1982) que, plus particulièrement, méditerranéen (Amanieu, 1981; Bellan, 1986). L'étang de Thau a lui-même inspiré, depuis une centaine d'années, près de deux cents publications scientifiques. Cependant, la plupart de ces travaux restent conjoncturels et portent sur des aspects limités, qui témoignent de la préoccupation de chaque auteur, naturellement porté à progresser dans le cadre de sa discipline. En effet, malgré un mouvement déjà formalisé voici plus d'un demi-siècle (von Bertalanffy, 1932) et dont l'actualité ne se dément pas (Lamotte *et al.*, 1985), la recherche aborde encore trop souvent les problèmes d'environnement à travers les multiples facettes correspondant au découpage des disciplines et des compétences des chercheurs. Les synthèses, simples additions des parties

dont on sait pourtant qu'elles sont moins que le tout, se limitent à des conclusions générales, souvent intéressantes mais souvent trop spéculatives pour être opérationnelles au plan de la compréhension et *a fortiori* de l'action. Ainsi, bien que l'on s'accorde, et sans doute à juste titre, à considérer que les lagunes littorales sont des écosystèmes physiquement contrôlés (Lasserre, 1977), peu homéostatiques, robustes mais en même temps très vulnérables aux modifications de l'environnement (Amanieu *et al.*, 1980), on ignore à peu près tout des mécanismes, même les plus grossiers, sous-jacents à leur fonctionnement global.

C'est précisément l'étude globale d'un écosystème lagunaire que nous nous proposons d'aborder dans le cadre du programme Écothau (ÉCOlogie de l'étang de THAU). Par étude globale, nous entendons des recherches dont l'objet soit le fonctionnement de l'ensemble de l'étang et qui donc prennent en compte les phénomènes perceptibles et significatifs à l'échelle de cet étang. Le choix de l'étang de Thau tient à diverses opportunités; par sa taille il constitue un ensemble significatif en matière d'études d'environnement, tout en restant accessible à des études relativement fines; il bénéficie en outre de la proximité d'institutions scientifiques [universités, CNRS (Centre National de la Recherche Scientifique), IFREMER (Institut Français de Recherche pour l'Exploitation de la Mer), ORSTOM (Institut Français de Recherche Scientifique pour le Développement en Coopération)], dont les chercheurs sont impliqués dans le programme; enfin la vigueur des compétitions entre les activités traditionnelles (pêche, conchyliculture), d'une part, et le récent développement urbain, touristique et industriel, d'autre part, posent en termes concrets les critères des choix qui engageront l'avenir. C'est dans ce contexte que le programme Écothau se propose d'aboutir à la mise en forme d'une étude intégrée des sites lagunaires, tout autant qu'à des résultats utiles au développement régional. Cette note constitue une introduction à la problématique générale du programme et à la présentation des résultats ultérieurs.

LES PROBLÉMATIQUES

Depuis la révolution darwinienne, la biologie *sensu lato* qui était avant tout une science des formes (privilegiant l'anatomie et la morphologie), est devenue progressivement une science des processus; or les processus sont des ensembles de phénomènes actifs et organisés dans le temps et dans l'espace (dictionnaire Robert).

Structuration spatio-temporelle des phénomènes écologiques

Tout observateur de la nature sait que les êtres vivants n'y sont répartis ni au hasard, ni de façon uniforme. On les trouve plutôt agglomérés en tâches (agrégats), en gradients ou suivant d'autres types de structures spatiales ou temporelles. Ces structures, si elles sont éventuellement utilisées comme cadre descriptif, ne sont généralement pas prises en compte comme l'un des éléments essentiels du fonctionnement du système écologique; à tel point que la plupart des modèles écologiques supposent encore de nos jours que les organismes biologiques, de même que les variables qui les contrôlent, possèdent une répartition spatiale aléatoire ou encore uniforme: tel est le cas des modèles simples de dynamique des populations, de plusieurs modèles de gestion des pêcheries et des forêts, des modèles de production primaire, etc. Cette supposition simplificatrice est cependant très éloignée de la réalité des écosystèmes, puisque le milieu est lui-même spatialement structuré par les différents apports énergétiques, et plus généralement par le cadre physique du système. La remise en cause de ces concepts simplificateurs a été tardive mais vigoureuse. Ainsi, Legay et Debouzie (1985) écrivent: «On s'est contenté très souvent des hypothèses d'uniformité et de continuité (...) Nous ne nous considérons pas comme renseignés par quelques échantillons tirés au hasard, ni satisfaits de quelques statistiques globales; car c'est justement l'hypothèse de non uniformité que nous faisons (...) Passant des hypothèses d'uniformité et d'homogénéité à celles de discontinuité et d'hétérogénéité, il s'est produit toute une série de ruptures au plan des concepts, il s'est révélé toute une série de manques ou d'inadéquations au plan méthodologique.»

Des travaux récents suggèrent en effet que le fonctionnement même de l'écosystème dépend de l'interaction des structures fines dans l'espace (e.g., Carlson, 1983: rôle des micro-couches en milieu aquatique; Longhurst, 1981: agrégats de plancton; Whittaker *et al.*, 1979: rôle de l'interface forêt-savane; Frontier, 1978: autres écosystèmes) ce qui constituerait une condition essentielle à leur fonctionnement (Margalef, 1979).

Hiérarchie des processus

Dans les systèmes que Weinberg (1975) appelle «middle-number systems», soit les systèmes possédant trop de parties constituantes pour être analysés convenablement par des équations différentielles, mais trop

peu pour être soumis à l'approche statistique, la complexité s'exprime la plupart du temps de façon hiérarchique (Allen et Starr, 1982), les niveaux supérieurs affectant, mais aussi étant affectés, de façon asymétrique, par les membres du niveau inférieur: «The basis of hierarchy is that most interactions decrease in strength with distance. Components in a network have their strongest interactions with nearby components, and systems typically behave as collections of localized subsystems with graded bond strengths at successive levels of organization» (Patten *et al.*, 1976). On peut donc s'attendre à découvrir une hiérarchie de processus générateurs, correspondant à la hiérarchie spatiale (ou temporelle) des structures. On commence à percevoir l'importance de l'organisation hiérarchique de ces structures interfacées dans l'espace (Allen et Starr, 1982) et dans le temps (Legendre *et al.*, 1985) pour le fonctionnement des écosystèmes.

A la base de la hiérarchisation des processus qui structurent l'écosystème lagunaire, se place le sous-système physique *sensu lato* dont nous reconnaitrons avec Chahuneau *et al.* (1980) qu'il influence fortement le sous-système biologique, alors qu'à l'inverse l'action du biologique sur le physique est, ici du moins, négligeable ou modeste. Dans les milieux aquatiques en particulier, l'énergie provient de sources multiples: thermique, mécanique, gravitationnelle, chimique, en plus de la lumière qui est à la base de la plupart des chaînes alimentaires. L'hétérogénéité spatio-temporelle des apports énergétiques génère des courants de convection et d'advection dans les masses d'eau qui provoquent des discontinuités spatiales (interfaces) entre des zones par ailleurs plus homogènes; ces interfaces sont le site d'une forte activité biologique (Legendre et Demers, 1985). A l'intérieur de ces zones relativement homogènes du point de vue physique, les processus biologiques contagieux, comme la reproduction ou l'activité trophique, produisent des structures agrégées d'organismes à différentes échelles; en tant que constituant d'un système dissipatif, ces structures restent encore dépendantes des flux énergétiques nécessaires à leur maintien (Morowitz, 1968; Frontier, 1977).

La hiérarchie des processus offre un cadre simplificateur approprié à la modélisation écologique. Cependant, il ne faut pas laisser aux modélisateurs le soin d'imposer une structure hiérarchique. Pour que celle-ci représente une réalité écologique, elle doit se dégager «naturellement» des données issues des campagnes de mesure.

Deux lignes d'approche s'offrent à nous pour ce faire. L'approche hypothético-déductive, d'une part, permet de tester la conformité des données aux conséquences de l'imposition de certains éléments hiérarchiques prévus par hypothèse. Si on préfère employer plutôt l'approche descriptive, les méthodes de groupement avec contrainte de contiguïté spatiale ou temporelle (voir Legendre, 1987, pour une revue de ces méthodes), ont justement été conçues pour mettre en évidence une hiérarchie dans les processus générateurs des structures écologiques temporelles ou spatiales.

C'est ici que s'opposent les approches ascendante (bottom-up) et descendante (top-down) en modélisation écologique. Les modèles ascendants suivent les flux de matière et d'énergie au sein de la classique pyramide trophique et présument (hypothèse), par exemple, que les variations d'abondance d'un niveau trophique donné sont contrôlées par les variations de ses sources énergétiques. Dans les modèles descendants au contraire, la variance des proies est contrôlée par celle de leurs prédateurs (par exemple dans les modèles de Langeland, 1982, ou de Reinertsen *et al.*, 1986). Puisqu'un modèle à tester constitue un assemblage logique d'une série d'hypothèses écologiques quant aux facteurs qui contrôlent une variable à expliquer donnée, nous proposons de contourner la querelle entre tenants de l'approche ascendante et ceux de l'approche descendante en incluant dans les modèles toutes les variables explicatives qui semblent écologiquement plausibles, laissant ensuite « parler » les données. Celles-ci devraient permettre de décider, pour une échelle donnée de perception de l'écosystème (qui dépend elle-même du plan d'échantillonnage), quelles sont les hypothèses supportées par les observations, parmi toutes celles qui ont été incluses dans le modèle (*voir à ce sujet Troussellier et al.*, 1986).

La contradiction apparente entre les approches ascendante et descendante en modélisation écologique se résume à un problème d'échelles d'observation. Ainsi par exemple, si l'échantillonnage a été réalisé à l'échelle d'action des prédateurs, un modèle descendant devrait être adéquat; à l'échelle des proies, c'est le modèle ascendant qui le serait.

Modélisation

Malgré les développements spectaculaires de la modélisation écologique au cours des dernières années, les modèles déterministes, à base d'équations différentielles, restent d'utilisation difficile dans bien des cas, à cause de la nécessité d'établir, bien souvent en laboratoire, la valeur des paramètres à inclure dans ces modèles. En outre, les processus écologiques complexes restent difficiles à modéliser de cette façon, simplement parce que le nombre d'interactions à prendre en compte est trop grand dans les « middle number systems » (*voir plus haut*). Enfin, si de tels modèles prennent éventuellement en compte l'hétérogénéité de l'écosystème comme cadre descriptif, en revanche, ils ne l'étudient pas en tant qu'élément causal de son fonctionnement.

Pour toutes ces raisons, nous avons opté pour une forme de modélisation qui, tout en restant de type explicatif (modélisation « causale », si l'on suit la terminologie des sciences humaines), permet quand même de trouver les paramètres du modèle par l'analyse statistique des données recueillies. Cette méthode s'appelle l'analyse statistique des coefficients de direction (ou « path analysis » en anglais: Wright, 1921; 1960). Cette méthode, que nous avons expérimentée lors d'une étude précédente (Troussellier *et al.*, 1986), permet d'une part de vérifier les effets globaux d'une série d'hypothèses

spécifiques formulées par l'écologiste, et d'autre part de trouver les paramètres du modèle pour les variables explicatives (hypothèses) retenues comme significatives. Dans sa forme classique, elle a l'inconvénient de ne permettre la modélisation que de relations linéaires entre variables. De Leeuw (1984; 1987) a proposé récemment une extension de cette méthode aux relations non-linéaires, sans perte d'information quant aux causalités impliquées.

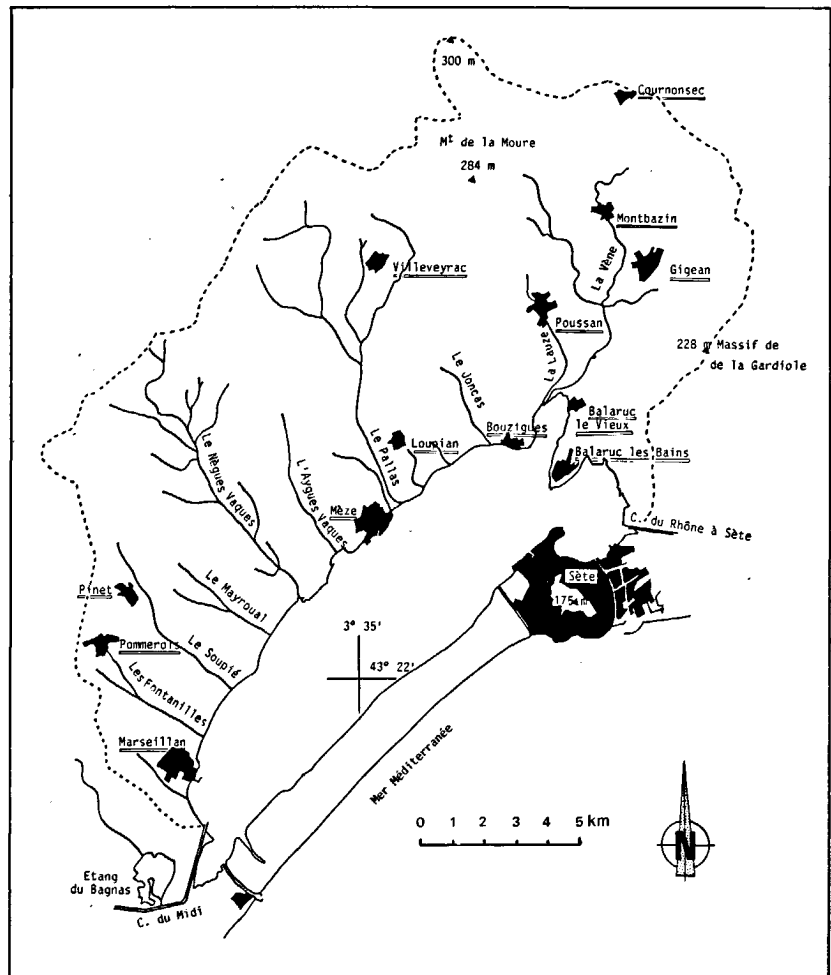
Il nous reste à trouver comment inclure les effets de l'espace dans les modèles au même titre que les variables explicatives environnementales. Une première approche consiste à considérer la position spatiale des stations, qui correspond à une variable contrôlée lorsque la position des stations est fixée par le plan d'échantillonnage, et à les représenter dans les calculs par une matrice de distances géographiques entre les stations.

Le mode de calcul de l'effet d'une variable explicative sur une variable à expliquer, en contrôlant pour l'effet de l'espace, peut alors être dérivé des tests de Mantel partiels (Smouse *et al.*, 1986) comme nous l'avons fait dans un travail récent (Legendre et Troussellier, 1988) pour des modèles impliquant un petit nombre de variables seulement. Cette façon de faire présente les avantages suivants: elle permet de distinguer parmi l'ensemble des relations supposées entre variables d'un modèle, celles qui sont dues à l'influence d'un même gradient spatial, de celles résultant d'une relation fonctionnelle; dans un univers écologique où l'autocorrélation joue le rôle essentiel que nous avons évoqué plus haut, ce type de modélisation permet par ailleurs de mettre en évidence la part de la variance de la variable à expliquer qui, tout en étant de nature spatiale, n'est pas encore expliquée par l'une des variables explicatives du modèle. Cette solution est préférable à celle qui consiste à éliminer le gradient spatial par la méthode de l'analyse des surfaces théoriques (trend surface analysis) puis à employer les résidus de ces régressions pour la suite des calculs. Dans ce cas on imposerait un modèle particulier (polynôme du premier degré, du second degré, . . . *etc.*); celui-ci pourrait d'ailleurs différer d'une variable écologique à une autre, contrairement à la méthode proposée qui prend en compte l'effet éventuel d'une même structure spatiale sur l'ensemble des variables d'un modèle. Au-delà de ces méthodes, l'étude des phénomènes écologiques (et notamment leur modélisation) qui se déroulent dans un cadre spatial, nécessite de développer des modèles qui confronteront directement la part de l'évolution spatiale des variables causée par la structuration hydrodynamique du système à celle qui serait due aux interactions écologiques.

Plus précisément, les différentes formes de la méthode d'analyse des coefficients de direction (path analysis) permettront d'atteindre les objectifs suivants:

- 1) discerner quelles sont les variables explicatives qui ont une influence statistiquement significative, directe ou indirecte, sur la variable à expliquer, parmi l'ensemble de celles contenues dans le pré-modèle (phase de description);
- 2) estimer quantitativement l'intensité des relations

Figure 1
Le bassin versant de l'étang de Thau.
Catchment area of the Thau lagoon.



entre variables explicatives et variables à expliquer (phase d'estimation);

3) prédire l'évolution spatio-temporelle des variables à expliquer (phase de validation et d'extrapolation).

PRÉSENTATION DE L'ÉTANG DE THAU

L'objet de notre étude, comme nous l'avons indiqué en introduction, est l'étang de Thau. Cet étang occupe une superficie de 7 000 ha environ; il mesure 19,5 km dans sa plus grande longueur, 4,5 km dans sa plus grande largeur et représente un volume d'environ 250 000 000 m³. Il s'allonge selon un axe Nord-Est-Sud-Ouest, du 43°20' au 43°28' de latitude Nord et du 3°31'50" au 3°42'30" de longitude Est, derrière un cordon littoral édifié entre le mont Saint-Clair et le cap d'Agde. Ce cordon était jadis entaillé de plusieurs graus dont il ne subsiste actuellement que le grau de Pisses-Saumes, à l'extrémité sud du bassin, ainsi que le canal des Quilles, plus récemment ouvert (été 1984) à l'ouest de Sète. L'essentiel des échanges avec la mer (facteur 15 à 20 par rapport au grau de Pisses-Saumes) se fait au Nord-Est par l'intermédiaire des canaux du port de Sète, creusés au XVII^e siècle et modifiés depuis (Audouin, 1962).

L'étang de Thau constitue l'exutoire d'un petit bassin

versant de 30 000 ha environ qui culmine à 250-300 m d'altitude (collines de Villeveyrac, massif de la Gardiole). Les cours d'eau (fig. 1) de taille modeste (3 à 12 km de long) sont, d'Ouest en Est, les Fontanilles ou le Bouzidou, le Soupié, le Mayroual, le Nègues Vaques ou Valat, l'Aygues Vaques, le Pallas, le Joncas, La Lauze et la Vène ou Issanka, seul ruisseau permanent du bassin versant. Leurs eaux sont fortement minéralisées en raison de la nature des terrains traversés (argiles: Ringelet, 1975). A ces tributaires s'ajoutent le canal du Midi au Sud-Ouest et le canal du Rhône à Sète au Nord-Est. Il faut également signaler l'existence de sources à la périphérie ou sur les fonds de l'étang. Ainsi la source subaquatique de la Bise débouche au nord de l'étang au fond d'un gouffre de 30 m.

La périphérie et le bassin versant de cet étang sont relativement urbanisés; la population riveraine totale représente en effet, en été, plus de 130 000 habitants. Les agglomérations principales sont Sète, Balaruc, Bouzigues, Mèze et Marseillan.

L'étang lui-même est composé de deux bassins, l'étang des Eaux Blanches (600 ha) au Nord-Est et le Grand Étang au Sud-Ouest (fig. 2). L'étang des Eaux Blanches se situe au débouché immédiat des canaux de Sète. Sa profondeur n'excède pas 6 m, mais il est traversé par un canal de navigation creusé à 9 m. Il est séparé du Grand Étang par un détroit situé entre la pointe du

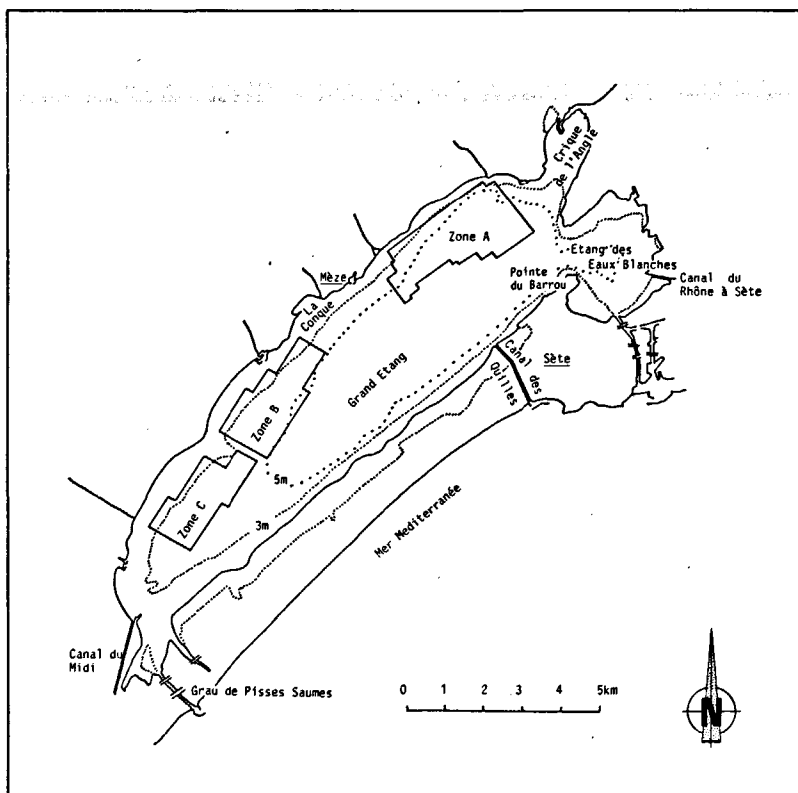


Figure 2
Les secteurs de l'étang de Thau.
Sectors of the Thau lagoon.

Barrou et celle de Balaruc. Le Grand Étang peut être lui-même subdivisé en trois secteurs (Audouin, 1962):

— la Crique de l'Angle, au Nord, peu profonde (1 à 3 m, sauf le gouffre de la Bise, 30 m) reçoit les eaux de la Vène;

— le secteur Est, entre Bouzigues et Mèze. Dans cette partie, la profondeur atteint 10 m. Ses fonds sont en outre caractérisés par la présence de « cadoules », buttes au sommet arrondi ayant jusqu'à 150 m de diamètre à la base et apparaissant au-delà de l'isobathe de 7 m; Kurc (1961) estime leur nombre à plus de 400;

— le secteur Ouest s'étend entre Mèze et Marseillan; sa profondeur décroît d'Ouest en Est, sans dépasser 6 m.

La rive continentale est une alternance de petites falaises et de dépressions marécageuses correspondant aux débouchés des tributaires. La rive du cordon littoral est constitué d'une large bande de petits fonds, limitée côté étang par des bancs de sable, côté lido par des dunes basses. C'est dans cette partie qu'ont été aménagés les salins de Villeroy.

Cette description de l'étang serait incomplète si l'on omettait la présence sur près d'un cinquième de sa superficie de parcs conchylicoles. Constitués de tables métalliques supportant des élevages d'huîtres et de moules, ces parcs s'étendent le long de la rive nord du Grand Étang. Ils sont subdivisés en trois zones: la zone A dans le secteur Est, les zones B et C dans le secteur Ouest (fig. 2). L'étang de Thau est un des premiers centres français en matière de conchyliculture, et le leader incontesté sur la façade méditerranéenne. En outre, il présente de remarquables possibilités non seulement dans les élevages traditionnels, tels que

moules et huîtres, mais dans une diversification plus récente portant sur la culture de la palourde ou la pisciculture marine.

MISE EN OEUVRE OPÉRATIONNELLE DU PROGRAMME ÉCOTHAU

Sous-système physique et sous-système biologique

Nous avons souligné au paragraphe intitulé « Hiérarchie des processus » que les contraintes physiques se situaient à la base de la hiérarchie des processus qui structurent l'écosystème lagunaire. Ainsi, il nous est apparu que l'étude de l'environnement physique de la lagune constituait un préalable (thématique et si possible chronologique) à l'étude de la structure et de la dynamique du sous-système biologique. Cependant une telle option reste insuffisante; toute étude écologique commence traditionnellement par un inventaire plus ou moins exhaustif des « facteurs du milieu » dont l'utilité, autre qu'académique, apparaît rarement.

Écouthau a l'ambition d'aborder de manière plus opérationnelle les liens entre la physique et la biologie, et d'abord de vérifier globalement, à l'échelle de l'étang, la réalité de ces liens. A cet effet on part de l'hypothèse que chaque sous-système, physique et biologique, fragmente ou « maille » le milieu à différentes échelles spatio-temporelles; l'existence de liaisons fortes entre physique et biologie se traduit obligatoirement par un recouvrement des maillages physique et biologique. Cependant, *a priori*, les deux maillages ne sont pas nécessairement identiques à toutes les échelles; par exemple, le sous-système biologique peut créer des hété-

rogénéités locales dans un espace physiquement homogène ou, inversement, intégrer dans un peuplement homogène des hétérogénéités locales de la physique. Cependant si les deux sous-systèmes sont étroitement liés, on doit identifier un réseau commun, perceptible et significatif, à des échelles qu'il convient de rechercher. Cette démarche, qui sous-tend en particulier la première phase de notre programme, débouchera sur une cartographie thématique et permettra d'optimiser le choix des sites retenus pour la phase suivante.

Les compartiments écologiques

C'est donc dans un environnement physique dont il dépend et qu'il influence peu, que se développe un sous-système biologique original, dont le fonctionnement se manifeste à travers de grandes fonctions écologiques telles que la production, notamment la production exploitée, l'eutrophie ou la dystrophie, ou encore la prolifération de certains micro-organismes, etc. Étant donnée la complexité de cet ensemble biologique, il est suggéré de l'aborder à travers divers compartiments, par exemple des compartiments représentant une stratification spatiale verticale de l'étang, tels le benthos ou le pélagos, ou encore des compartiments tels que le plancton ou la macrofaune qui pourraient être traités par le biais des spectres de tailles. Le caractère réductionniste d'une telle démarche ne peut être méconnu. On en évite les inconvénients les plus graves en définissant des compartiments « fonctionnels », entre lesquels se conçoit un réseau d'interactions. Nous avons donc identifié un certain nombre de compartiments biologiques, définis à partir d'une variable dite « à expliquer », susceptibles d'être classés *a priori* selon un ordre de dépendance hiérarchique. A titre indicatif, on peut envisager la liste des compartiments suivants, accompagnés de leurs variables à expliquer ou « caractéristiques » :

- macrobenthos (par exemple, biomasse des mollusques benthique);
- mollusques d'élevage (par exemple, biomasse d'huîtres);
- zooplancton (par exemple, biomasse du zooplancton);
- phytoplancton (par exemple, biomasse phytoplantonique);
- bactéries (par exemple, abondance des bactéries hétérotrophes);
- matière organique (par exemple, concentration en carbone organique);
- sels minéraux (par exemple, concentration en azote ou en phosphore).

Une telle liste des compartiments et de leurs variables caractéristiques n'est évidemment pas exhaustive. Elle résulte des choix de l'équipe d'Écothau.

Les spécialistes de chacun de ces compartiments ont été amenés à proposer ensuite un diagramme conceptuel des variables environnementales (variables explicatives), dont on pouvait faire l'hypothèse qu'elles avaient une influence sur la dynamique des variables à expliquer de chacun des compartiments. Un exemple de ce

type de diagramme conceptuel, que nous appelons aussi pré-modèle, dont la construction est basée sur les connaissances des différents spécialistes, est présenté à la figure 3.

Le choix opérationnel des compartiments, qui conditionne la mise en œuvre de leur étude, ne peut cependant être entièrement réalisé *a priori* par raisonnement cartésien. Conjointement à la structuration hiérarchique telle que nous venons de l'exposer, ce choix repose en effet sur une étude préalable qui, ayant listé les variables à expliquer de manière très large, permet d'explorer celles qui, d'une part, sont opérationnellement accessibles pour un coût raisonnable et qui, d'autre part, présentent sur le terrain une variabilité spatio-temporelle suffisante et significative à l'échelle des observations. Une étude préalable est donc mise en œuvre à cet effet dans la première phase du programme, dite phase de pré-échantillonnage.

Les différentes hypothèses contenues dans les « pré-modèles » seront ensuite testées au moyen des données qui seront recueillies dans une phase d'échantillonnage proprement dite, dont le cadre spatio-temporel sera établi à l'issue et à l'aide des résultats du pré-échantillonnage. La méthode numérique qui sera utilisée a été déjà évoquée au paragraphe « Modélisation ».

Les différentes phases du programme

Le calendrier du programme Écothau est organisé en trois phases :

La phase initiale, dite de pré-échantillonnage, vise un double objectif : d'une part, rechercher les descripteurs physiques structurants des phénomènes biologiques; d'autre part, optimiser le choix des stations et des rythmes de prélèvement les plus représentatifs des variables à expliquer. Allen et Starr (1982) suggèrent d'ailleurs que la détermination de l'échelle significative

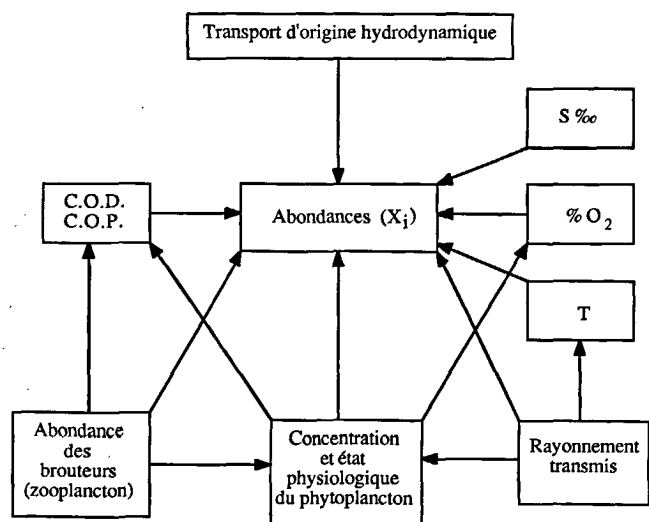


Figure 3

Pré-modèle des abondances bactériennes (X_1). A titre d'exemple, X_1 représente les bactéries hétérotrophes autochtones du milieu lagunaire recensées sur milieu de culture salé.

Premodel of bacterial abundances (X_1). For instance, X_1 may be the heterotrophic bacteria autochthonous to the lagoon, counted on salted culture medium.

Tableau 1

Liste des variables mesurées au cours de la phase de pré-échantillonnage.

List of variables measured during the pre-sampling phase.

Pélagos		
Physico-chimie des eaux		
Température	T	°C
Salinité	S	-
Oxygène dissous	O ₂	ml. L ⁻¹
Matière en suspension	MES	mg. L ⁻¹
Carbone organique dissous	COD	mg. L ⁻¹
Carbone organique particulaire	COP	mg. L ⁻¹
Ammonium	NH ₄	μmol. L ⁻¹
Nitrate	NO ₃	μmol. L ⁻¹
Nitrite	NO ₂	μmol. L ⁻¹
Phosphate	PO ₄	μmol. L ⁻¹
Microbiologie et micropollution (N = nombre de bactéries)		
Concentration des bactéries hétérotrophes aérobies revivifiables sur milieu de culture salé		N. ml ⁻¹
Concentration des bactéries hétérotrophes aérobies revivifiables sur milieu de culture doux		N. ml ⁻¹
Concentration des <i>Aeromonas</i> spp.		N. 100 ml ⁻¹
Concentration des coliformes fécaux		N. 100 ml ⁻¹
Concentration des streptocoques fécaux		N. 100 ml ⁻¹
Production primaire et secondaire pélagique		
Chlorophylle a	Chl a	μg. L ⁻¹
Chlorophylle b	Chl b	μg. L ⁻¹
Chlorophylle c	Chl c	μg. L ⁻¹
Phéopigments	Phéo	μg. L ⁻¹
Phytoplancton: abondance par espèce.		
Zooplancton: dénombrement total et par espèce.		
Benthos		
Micropollution du sédiment		
Fer	Fe	mg. L ⁻¹
Cuivre	Cu	μg. L ⁻¹
Zinc	Zn	μg. L ⁻¹
Plomb	Pb	μg. L ⁻¹
Mercurure	Hg	μg. L ⁻¹
Production primaire et secondaire benthique		
Macrofaune: abondance par espèce.		
Macroflore: abondance par espèce.		

d'action de processus écologiques constitue en elle-même une recherche valable. L'établissement du plan d'échantillonnage de la phase 2 d'Écothau s'appuiera sur les relevés effectués de juillet 1986 à juillet 1987, selon les protocoles présentés aux tableaux 1 et 2, en 63 stations régulièrement réparties dans l'ensemble de l'étang; ce nombre de stations correspondait au plus grand effort acceptable dans le cadre du programme.

La phase d'échantillonnage proprement dite vise à procéder, sur 20 stations retenues parmi les 63 de la phase précédente, à l'étude simultanée des variables à expliquer et des variables explicatives, en vue d'explorer les pré-modèles conceptuels retenus dans chaque compartiment. Le nombre de 20 stations est dicté à la fois par des contraintes logistiques (limiter l'échantillonnage à un effort acceptable) et pour des raisons statistiques (nécessité d'un nombre de stations supérieur au nombre des variables prévues dans les pré-modèles). La phase d'échantillonnage est actuellement en cours (avril 1988-avril 1989).

La troisième phase enfin sera consacrée à la validation des pré-modèles par compartiment sur la base des données acquises lors de la phase précédente et, dans la mesure du possible, à l'intégration des différents compartiments dans l'ensemble de l'écosystème, puis en tant que structure hiérarchisée. Des essais antérieurs sur des données provenant du lagunage de Mèze (Troussellier *et al.*, 1986) ont permis de constater qu'au

moins à la base du système hiérarchique, les productions d'un modèle peuvent servir d'entrée au modèle suivant et que, d'autre part, la fraction de variance expliquée mesurée par le coefficient de détermination R² peut s'en trouver augmentée par atténuation de l'erreur d'échantillonnage.

RÉSULTATS

Des résultats préliminaires sont, à l'heure actuelle, acquis dans les deux directions visées par la première phase du programme: d'une part l'étude des phénomènes physiques les plus structurants pour le comportement biologique de l'étang, d'autre part la mise au point des procédures de sélection optimale des stations sur la base d'un ensemble de plusieurs variables.

Phénomènes physiques et structuration de l'écosystème lagunaire

L'étude sédimentologique, essentielle pour le benthos, n'étant pas encore achevée, nous nous limiterons ici aux résultats hydrologiques qui concernent les peuplements de pleine eau. Dans un récent article, Amanieu *et al.* (1988) suggèrent de prendre en compte les forçages hydrologiques qui s'exercent à deux niveaux sur le compartiment biologique.

— Un premier niveau privilégié les gradients temporels, estompe les gradients spatiaux, et prend en compte à moyen et long terme la « mémoire hydrologique » du système. Ce niveau lisse les phénomènes des apports hydrologiques tant d'amont (bassin versant) que d'aval (mer); il est perçu à travers l'approche qualitative physico-chimique des eaux de l'étang. Il se formalise dans les modèles temporels non spatialisés de l'évolution annuelle ou pluri-annuelle des descripteurs conser-

Tableau 2

Chronologie des interventions.

Sampling calendar.

Dates	Types de campagnes				
	Spatiale	Mensuelle	Journalière	Horaire	Benthos
17/06/86	*				
24/06/86					*
02/07/86		*			
28/07/86		*			
02/09/86		*			
29/09/86		*			
21/10/86	*				
27/10/86		*			
28/10-15/11/86					*
24/11/86		*			
15/12/86		*			
26/01/87		*			
26/01-09/02/87			*		
28-30/01/87				*	
06/02/87	*				
26/02/87		*			
16/03/87		*			
30/03-04/04/87					*
13/04/87		*			
11/05/87		*			
11-25/05/87			*		
13-15/05/87				*	
19/05/87	*				
09/06/87		*			

vatifs (salinité notamment) des eaux de l'étang. Du point de vue biologique, cette approche met l'accent sur les mécanismes globaux de sélection éco-physiologique des peuplements qui caractérisent l'étang.

— Un second niveau privilégie au contraire l'organisation spatiale des masses d'eau à court terme, et prend en compte la représentation d'un épisode d'une durée de quelques heures à quelques jours, essentiellement par l'élaboration d'un modèle hydro-dynamique sous le forçage du vent. Statistiquement rattaché aux principaux épisodes de ce forçage durant une année d'observation, ce modèle semble pertinent pour l'étude de la représentation spatiale de certains compartiments biologiques (Millet, 1988).

Définition de la stratégie d'échantillonnage spatio-temporelle

Un objectif prioritaire de la première phase du programme Écothau était de déterminer les échelles d'échantillonnage spatio-temporelles les plus informatives des différentes variables à expliquer.

Si la définition d'une stratégie d'échantillonnage d'une variable ou d'un phénomène écologique peut s'appuyer sur des méthodologies éprouvées (Elliott, 1977; Green, 1979; Frontier, 1982; Troussellier *et al.*, 1988, *etc.*), il n'existait pas, à notre connaissance, de méthodologie équivalente pour définir une stratégie concernant l'échantillonnage de plusieurs variables écologiques distinctes, et donc pouvant *a priori* présenter des domaines de variabilité distincts.

Il a donc été nécessaire de définir et de comparer différentes méthodes statistiques pour parvenir à cet objectif. Ce point méthodologique fera l'objet d'une publication séparée (Legendre *et al.*, sous presse), dont nous ne présenterons brièvement ici que les bases générales.

Dans une première étape, la répartition spatiale des données (63 valeurs), concernant chacune des variables à expliquer (10 variables) pour chacune des quatre campagnes de pré-échantillonnage, a été analysée au moyen d'un variogramme expérimental (relation variance/distance entre observations), et cartographiée. Dans une deuxième étape, il s'est agi de délimiter de façon objective les zones de répartition homogènes de chacune des variables. Cette délimitation a été obtenue par l'application des techniques de groupement sous contraintes de contiguïté spatiale (Legendre, 1987); nous avons procédé en deux étapes: un premier groupement agglomératif sous contrainte (Legendre et Legendre, 1984) a été affinée à l'aide d'un algorithme de type «K-means» (MacQueen, 1967) également sous contrainte de contiguïté spatiale. A titre d'exemple, la zonation ainsi obtenue pour la variable chlorophylle *a* est présentée à la figure 4.

Enfin, nous avons cherché des critères permettant de ne retenir que les stations les plus informatives, parmi les 63 stations du pré-échantillonnage. Quatre méthodes ont été élaborées et comparées; parmi celles-ci, une procédure apparentée au concept de consensus strict a permis de ne retenir, à partir des 63 stations

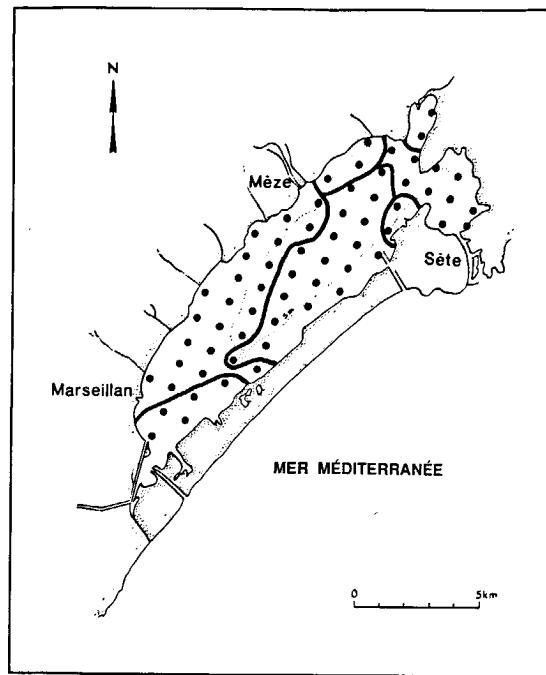


Figure 4

Les sept zones homogènes obtenues par groupement avec contrainte de contiguïté spatiale pour la variable « chlorophylle *a* », à partir des résultats des quatre campagnes de pré-échantillonnage.

*Sven homogeneous zones were obtained by space-constrained clustering for the "chlorophyll *a*" variable, based on the results of the four pre-sampling campaigns.*

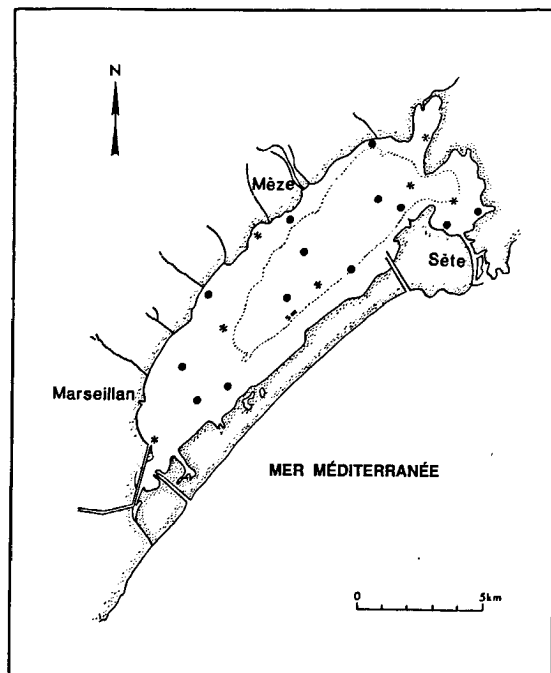


Figure 5

Carte des 20 stations retenues pour la phase 2 du programme Écothau. Parmi celles-ci, les sept stations choisies pour l'échantillonnage temporel sont représentées par des astérisques.

Map of the 20 stations selected for phase 2 of the Écothau programme. Among these, the seven stations chosen for temporal sampling are identified by asterisks.

du pré-échantillonnage, que les stations indispensables à l'échantillonnage de chacune des zones homogènes définies pour chacune des variables à expliquer. Le nombre total de stations indispensables passe ainsi de 63 à 20. La figure 5 présente les stations retenues.

L'étude des différentes échelles de variabilité temporelle des mêmes variables, explorées au cours de la phase de pré-échantillonnage (mensuelle, journalière, horaire) au moyen du calcul du coefficient de variation, a mis en évidence l'importance des fluctuations journalières dont l'amplitude apparaît comparable, voire supérieure, aux fluctuations mensuelles pour la plupart des variables à expliquer. Cette constatation a amené tout d'abord à définir quatre campagnes d'échantillonnage temporel de quinze jours consécutifs, axées sur les mois de mai, juillet, octobre et mars, qui représentent des périodes de transition ou d'états différents pour les différentes variables à expliquer. Pour des raisons logistiques, ces campagnes d'échantillonnage temporel ne seront réalisées que sur un sous-ensemble de 7 stations (fig. 5) choisies parmi les 20 stations retenues pour l'échantillonnage spatial. Ces sept stations sont celles qui possédaient la plus grande variabilité temporelle.

CONCLUSION

La recherche écologique s'appuie de plus en plus sur l'étude de représentations schématisées de la réalité, qualifiées de modèle, qui permet d'en analyser les traits essentiels, de suivre l'articulation des processus et leur hiérarchie, d'en simuler numériquement l'évolution. Les modèles que nous qualifierons de déterministes, convenablement analysés par des systèmes de plus en plus complexes d'équations différentielles, sont très performants dans l'analyse des processus écologiques non spatialisés, y compris dans les processus d'évolution d'une population cible. Dans le cadre d'une étude environnementale telle que celle poursuivie par le pro-

gramme Écothau, nous avons préféré une méthode partant de données observées sur le terrain, où celles-ci sont traitées statistiquement en vue de les ordonner et de les projeter dans une perspective prédictive. Cette approche est plus adaptée à la prise en compte des informations multiples, qui décrivent non un seul processus ou une seule population, mais plutôt un ensemble de processus et de populations qui constituent un écosystème réel, ici l'étang de Thau, concrètement défini, y compris quant à son hétérogénéité, dans l'espace et dans le temps.

Les résultats obtenus à l'issue de la première phase du programme Écothau sont stimulants. D'une part, ils précisent les mécanismes, plus subtils qu'on aurait pu l'imaginer *a priori*, par lesquels le système physique structure le système biologique; il se confirme que le poids du forçage de la physique sur la biologie est particulièrement important dans les écosystèmes lagunaires. D'autre part, les recherches d'une procédure de sélection des stations sous la condition d'une prise en compte d'un ensemble de descripteurs, qui nous était nécessaire pour la poursuite du programme, conduit à une réflexion de portée générale en matière de stratégie d'échantillonnage.

Remerciements

Ce programme bénéficie d'une aide financière tripartite du CNRS (PIREN), du Ministère de l'Environnement (SRETIE) et de l'IFREMER (DERO). Un soutien logistique et en personnel a également été apporté par la Région Languedoc-Roussillon (CEPRALMAR) et par le Centre de Recherches sur le lagunage de la ville de Méze. Nous tenons à remercier, outre les institutions précitées, les 54 chercheurs et techniciens qui participent à la réalisation du programme Écothau.

RÉFÉRENCES

- Allen T. F. H. et T. B. Starr (1982). *Hierarchy. Perspectives for ecological complexity*. University of Chicago Press, Chicago, 310 pp.
- Amanieu M. (1981). Aménagement des ressources vivantes dans la zone littorale de la mer Méditerranée, Actes Colloques C.G.P.M., Études Revue Conseil Général Pêches en Méditerranée Studies Review General Fishing Council Mediterranean, 58, 364 pp.
- Amanieu M., J. Ferraris et O. Guelorget (1980). Organisation et évolution des peuplements des lagunes littorales. Application à la macrofaune benthique des étangs palavasiens. In: *Recherches d'écologie théorique. Les stratégies adaptatives*. R. Barbault, P. Blandin et U. A. Meyer, Éd., Maloine S. A., Paris, 251-277.
- Amanieu M., G.-F. Frisoni, P.-Y. Hamon et B. Millet (1988). Un écosystème physiquement contrôlé: l'étang de Thau, In: *Proceedings 3rd International Wetlands Conference Rennes, 19-23 septembre 1988*.
- Audouin J. (1962). Hydrologie de l'étang de Thau. La daurade de l'étang de Thau, *Revue Trav. Inst. Pêches marit.*, 26, 126 pp.
- Bellan G. (1986). Écologie littorale méditerranéenne, *Bull. Écol.*, 18, 262 p.
- Bertalanffy L. (von) (1932). *Theoretische Biologie, Bd. I, II*, Borntraeger, Berlin.
- Carlson D. J. (1983). Dissolved organic materials in surface micro-layers: temporal and spatial variability and relation to sea state, *Limnol. Oceanogr.*, 28, 415-431.
- Chahuneau F., S. des Clers et J. A. Meyer (1980). Les modèles de simulation en écologie lacustre. Présentation des différentes approches et analyse des modèles existants. *Acta œcol./œcol. Gen.*, 1, 27-50.
- de Leeuw J. (1984). Least squares and maximum likelihood for causal models with discrete variables. Report RR-84-09, Department of Data Theory, University of Leiden.
- de Leeuw J. (1987). Path analysis with optimal scaling, In: *Developments in numerical ecology*, P. Legendre and L. Legendre, Éd., NATO ASI Series, Vol. G 14, Springer-Verlag, Berlin, 381-404.
- Elliott J. M. (1977). *Some methods for the statistical analysis of benthic invertebrates*, Freshwater Biological Association, Scientific Publication n° 25, 157 pp.
- Frontier S. (1977). Réflexions pour une théorie des écosystèmes, *Bull. Écol.*, 8, 445-464.
- Frontier S. (1978). Interface entre deux écosystèmes: exemple dans le domaine pélagique, *Ann. Inst. océanogr. Paris*, 54, 96-106.
- Frontier S. éd. (1982). *Stratégies d'échantillonnage en écologie*, Collection d'Écologie, No. 17, Masson, Paris et les Presses de l'Université Laval, Québec, 494 pp.
- Green R. H. (1979). *Sampling design and statistical methods for environmental biologists*, John Wiley & Sons, New York, 257 pp.
- Kurc G. (1961). Foraminifères et ostracodes de l'étang de Thau, Thèse, Faculté des Sciences de Montpellier, Ed., ISTPM, Paris.
- Lamotte M., G. Aubert, P. Blandin, G. Long, P. Pinchemel, J. P. Prod'homme, J. Tricart (1985). *Fondements rationnels de l'aménagement d'un territoire*, Masson, Paris, 175 pp.
- Langeland A. (1982). Interactions between zooplankton and fish in a fertilized lake, *Holarctic Ecol.*, 5, 273-310.
- Lasserre P. (1977). Aspects de l'organisation et des interactions compétitives en milieu lagunaire. Recherche écophysiologique sur la méiofaune et les poissons mugilidés. Thèse Doctorat État Sci. Université Bordeaux-I.
- Lasserre P., H. Postma, éd. (1982). Les lagunes côtières, Actes du Symposium International sur les lagunes côtières, Bordeaux, France, 8-14 septembre 1981, *Oceanologica Acta*, n° sp., 461 pp.
- Legay J.-M., D. Debouzie (1985). *Introduction à une biologie des populations*, Masson, Paris, 149 pp.
- Legendre L., S. Demers (1985). Auxilliary energy, ergoclines and aquatic biological production, *Naturaliste can.*, 112, 5-15.
- Legendre P. (1987). Constrained clustering, In: *Developments in numerical ecology*, P. Legendre and L. Legendre, Ed., NATO ASI Series, Vol. G 14, Springer-Verlag, Berlin, 289-307.
- Legendre P., V. Legendre (1984). Postglacial dispersal of freshwater fishes in the Québec Peninsula. *Can J. Fish aquat. Sci.*, 41, 1781-1802.
- Legendre P. et M. Troussellier (1988). Aquatic heterotrophic bacteria: modelling in the presence of spatial auto-correlation. *Limnol. Oceanogr.*, 33, 1055-1067.
- Legendre P., S. Dallot, L. Legendre (1985). Succession of species within a community: chronological clustering, with application to marine and freshwater zooplankton, *Am. Naturalist.*, 125, 257-288.
- Legendre P., M. Troussellier, V. Jarry, M.-J. Fortin (1988). Design for simultaneous sampling of ecological variables: from concepts to numerical solutions, *Oikos* (sous presse).
- Longhurst A. R. (1981). Significance of spatial variability, In: *Analysis of marine ecosystems*, A. R. Longhurst, Éd., Academic Press, London, 415-441.
- MacQueen J. B. (1967). Some methods for classification and analysis of multivariate observations, In: *Proceedings of Fifth Berkeley Symposium on Mathematical Statistics and Probability, Vol. 1*, L. M. Le Cam and J. Neyman, Ed., University of California Press, Berkeley, 281-297.
- Margalef R. (1979). The organization of space, *Oikos*, 33, 152-159.
- Millet B. (1989). Fonctionnement hydrodynamique du bassin de Thau. Validation écologique d'un modèle numérique de circulation (programme Écouthau), *Oceanologica Acta*, 12, 1, 37-46.
- Morowitz H. J. (1968). *Energy flow in biology. Biological organization as a problem of thermal physics*. Academic Press, New York, 179 pp.
- Patten B. C., R. W. Bosserman, J. T. Finn, W. G. Cale (1976). Propagation of cause in ecosystems, in: *Systems analysis and simulation in ecology, Vol. IV*, B. C. Patten, Ed., Academic Press, New York, 457-579.
- Reinertsen H., A. Jensen, A. Langeland, Y. Olsen (1986). Algal competition for phosphorus: the influence of zooplankton and fish, *Can. J. Fish. aquat. Sci.*, 43, 1135-1141.
- Ringuelet R. (1975). *Les étangs du littoral languedocien; synthèse des études effectuées dans les vingt dernières années et réflexions sur leur survie et leur régénération*. Ministère de la qualité de la vie (polycop., diffusion restreinte).
- Smouse P. E., J.-C. Long, R. R. Sokal (1986). Multiple regression and correlation extensions of the Mantel test of matrix correspondence, *Syst. Zool.*, 35, 627-632.
- Troussellier M., P. Legendre, B. Baleux (1986). Modelling of the evolution of bacterial densities in an eutrophic ecosystem (sewage lagoons), *Microb. Ecol.*, 12, 355-379.
- Troussellier M., A. Maul, B. Baleux (1988). Stratégies d'échantillonnage, In: *Les microorganismes dans les systèmes océaniques*, M. Bianchi, D. Marty, J. C. Bertrand et P. Caumette, Ed., Masson, Paris, 27-62.
- Weinberg G. M. (1975). *An introduction to general systems thinking*, John Wiley & Sons, New York.
- Whittaker R. H., L. E. Gilbert, J. H. Connell (1979). Analysis of two-phase pattern in a mesquite grassland, Texas, *J. Ecol.*, 67, 935-952.
- Wright S. (1921). Correlation and causation, *J. agr. Res.*, 20, 557-585.
- Wright S. (1960). Path coefficients and path regressions: alternative or complementary concepts?, *Biometrics*, 16, 189-202.