

50376
1987
149

50376
1987
149

UNIVERSITE DES SCIENCES ET TECHNIQUES
DE LILLE FLANDRES ARTOIS

N° d'ordre 1392

STATION MARINE DE WIMEREUX

THESE PRESENTEE POUR OBTENIR LE GRADE DE
DOCTEUR DE 3ème CYCLE
EN
BIOLOGIE ET PHYSIOLOGIE ANIMALES



**Etude du peuplement à *Ophelia borealis*
et de l'annélide *Nephtys cirrosa* (Ehlers 1868)
en Manche Orientale
et en Mer du Nord Occidentale**

Jean PRYGIEL

SOUTENUE LE 24 JUIN 1987 DEVANT LA COMMISSION COMPOSEE DE :

MM. M. PORCHET	Président
A. RICHARD	Rapporteur
S. FRONTIER	Examineur
C. RETIERE	Examineur
Y. MONBET	Examineur

A ma femme,
qui n'a jamais ménagé sa peine et son temps dans
l'élaboration de ce travail

AVANT-PROPOS

Ce travail me donne l'occasion d'exprimer mes remerciements à toutes les personnes qui m'ont apporté aide et soutien.

Mes remerciements s'adressent notamment aux membres du jury :

- Monsieur le Professeur PORCHET qui me fait l'honneur de présider ce jury.

- Monsieur le Professeur RICHARD qui m'a accueilli dans son laboratoire et qui m'a confié le sujet de cette thèse. Je le remercie vivement de la confiance qu'il m'a accordée.

- Monsieur le Professeur FRONTIER qui a toujours manifesté beaucoup d'intérêt pour ce travail et qui m'a prodigué de nombreux conseils.

- Monsieur RETIERE qui m'a initié à la biologie des annélides et qui m'a témoigné toute sa sympathie.

- Monsieur MONBET de l'IFREMER pour avoir bien voulu "parrainer" ces études.

- La Région Nord-Pas-de-Calais et l'IFREMER pour leur soutien financier sans lequel ce travail n'aurait pu être réalisé.

Je remercie également :

- Tous mes amis étudiants pour leur soutien et leur disponibilité notamment J.L. BOURGAIN, D. DAVOULT, F. DESSAINT, Y. LAGADEUC et C. MAILLARD-QUISTHOUDT qui m'a fourni une aide précieuse en hydrologie.

- J.M. DEWARUMÉZ qui m'a souvent aidé au cours de ces études.

- L'équipage du N/O SEPIA II : J.C. MARTIN et C. DAULLET et l'ensemble du personnel technique de la Station Marine de Wimereux particulièrement M.A. JANQUIN pour les planches photographiques, D. MENU pour l'iconographie et M. PANNIER pour la dactylographie.

SOMMAIRE

	Pages
INTRODUCTION	1
CHAPITRE I : MATERIEL ET METHODES	2
I.1. Le travail en milieu subtidal	2
I.1.1. Choix et repérage des stations	2
I.1.1.1. Etude bionomique	2
I.1.1.2. Etude comparative	2
I.1.2. Prélèvements qualitatifs	5
I.1.3. Prélèvements quantitatifs	5
I.1.4. Tamisage et conservation des échantillons	5
I.1.5. Prélèvements hydrologiques	7
I.2. Le travail en milieu intertidal	8
I.3. Le travail en laboratoire	8
I.3.1. Analyses granulométriques	8
I.3.1.1. Traitement de l'échantillon granulométrique ...	8
I.3.1.2. Principes de l'analyse granulométrique	9
I.3.2. Analyse de la macrofaune	10
I.3.3. Analyses hydrologiques	11
I.3.3.1. Température	11
I.3.3.2. Turbidité	11
I.3.3.3. Salinité	11
I.3.3.4. Oxygène dissous	12
I.3.3.5. pH	12
I.3.3.6. Chlorophylle <u>a</u> et phéopigments	12
I.3.3.7. Sels nutritifs dissous	12
I.3.3.7.1. Nitrites et nitrates	12
I.3.3.7.2. Phosphates	12
I.3.3.7.3. Silicium	12
I.3.3.8. Matières en suspension - Carbone et azote particulaires	13
I.3.4. Délimitation des associations faunistiques	13
I.3.4.1. Mesure de ressemblance	13
I.3.4.2. Le groupement	14
I.3.5. Diversité - Régularité	15

I.3.6. Diagrammes Rangs-Fréquences	17
 CHAPITRE II : DISTRIBUTION DES UNITES BIOSEDIMENTAIRES DE	
LA PARTIE FRANCAISE DE LA MER DU NORD	20
II.1. Généralités	20
II.2. Résultats	20
II.2.1. Peuplements des cailloutis et graviers à épibiose sessile	20
II.2.2. Peuplement de l'hétérogène envasé	21
II.2.3. Peuplement à <u>Amphioxus lanceolatus</u>	21
II.2.4. Peuplement à <u>Ophelia borealis</u>	22
II.2.5. Peuplement à <u>Abra alba</u>	22
II.2.6. Zone intertidale	22
II.3. Conclusion	23
 CHAPITRE III : ETUDE DES "BIOTOPES" A <u>OPHELIA</u> : HYDROBIOLOGIE -	
SEDIMENTOLOGIE	25
III.1. Structure des bancs	25
III.2. Etude granulométrique	25
III.3. Climatologie	28
III.4. Courantologie	28
III.5. Hydrologie	29
III.5.1. Température	29
III.5.2. Salinité	29
III.5.3. Turbidité et M.E.S.	29
III.5.4. Paramètres liés à l'activité biologique	30
III.6. Conclusion	31
 CHAPITRE IV : ETUDE DE DIFFERENTS PEUPELEMENTS DE LA COMMUNAUTE	
A <u>OPHELIA BOREALIS</u>	32
IV.1. Etude faunistique	32
IV.1.1. Précision des mesures	32
IV.1.1.1. Méthodes	32
IV.1.1.2. Résultats	32
IV.1.1.2.1. Données numériques	32
IV.1.1.2.2. Données pondérales	33
IV.1.2. Généralités	33

IV.1.3. Etude numérique	35
IV.1.3.1. Variations faunistiques interbanco	35
IV.1.3.2. Caractères généraux de la faune	37
IV.1.3.3. Variations bathymétriques	38
IV.1.3.3.1. Augmentation du nombre d'espèces avec la bathymétrie	38
IV.1.3.3.2. Augmentation de la densité des espèces des sommets	39
IV.1.3.3.3. Existence des "nuages"	39
IV.1.3.4. Diagrammes rangs-fréquences	41
IV.1.3.5. Dispersion spatiale	41
IV.1.3.5.1. Méthodes	41
IV.1.3.5.2. Résultats	44
IV.1.4. Etude pondérale	46
IV.1.4.1. Etude par groupe faunistique	46
IV.1.4.2. Diagrammes rangs-fréquences	50
IV.1.5. Peuplements homologues et analogues	50
IV.1.5.1. Peuplements homologues	53
IV.1.5.2. Peuplements analogues	53
IV.1.5.3. Autres peuplements	53
IV.1.6. Conclusion et discussion	54

CHAPITRE V : BIOLOGIE DE L'ANNELIDE NEPHTYS CIRROSA

(EHLERS, 1868)	56
V.1. Introduction	56
V.2. Choix et description de la station intertidale	56
V.3. Présentation de l'espèce de <u>Nephtys cirrosa</u>	58
V.3.1. Systématique	58
V.3.2. Distribution géographique	59
V.3.2.1. Influence de la température	62
V.3.2.2. Influence de la salinité	62
V.3.2.3. Influence de la nature du sédiment	64
V.3.2.4. Autres facteurs	64
V.3.2.5. Conclusion	66
V.3.3. Régime alimentaire	66
V.4. Etude dynamique intertidale	66
V.4.1. Choix du critère de taille	66

V.4.2. Méthode de décomposition des histogrammes	68
V.4.3. Etude des mâchoires en microscopie électronique à balayage (M.E.B.)	68
V.4.3.1. Description et composition des mâchoires	68
V.4.3.2. Préparation des mâchoires	68
V.4.3.3. Signification des stries de croissance	69
V.4.3.3.1. Stries nettes et continues	69
V.4.3.3.2. Stries fines et discontinues	70
V.4.3.4. Limites de la méthode	70
V.4.4. Détermination et évolution des cohortes	72
V.5. Etude de la reproduction en milieu intertidal	74
V.5.1. Méthodes	74
V.5.2. Résultats	76
V.6. Etude comparative	81
V.6.1. Etude dynamique comparative	81
V.6.2. Etude comparative de la reproduction	85
V.7. Conclusion	88

CHAPITRE VI : ETUDE COMPARATIVE DE LA PRODUCTION DE LA
MACROFAUNE BENTHIQUE

VI.1. Introduction	92
VI.2. Définition	92
VI.3. Méthodes	92
VI.3.1. Méthodes directes	93
VI.3.2. Méthodes indirectes	94
VI.3.2.1. Généralités	94
VI.3.2.2. Choix des valeurs de références	94
VI.4. Résultats	95
VI.4.1. Estimation de la production de <u>Nephtys cirrosa</u> ...	95
VI.4.2. Etude comparative de la production macrobenthique .	98
VI.5. Conclusion et discussion	105

CONCLUSION	107
------------------	-----

BIBLIOGRAPHIE	109
---------------------	-----

INTRODUCTION

Ce travail s'inscrit dans les études d'environnement régional, thème de la Convention IFREMER-Région NORD - PAS DE CALAIS et fait suite au D.E.A. : "Benthos de la Bassure de Baas ; étude comparative de la communauté à Ophelia borealis".

Avec la prospection de la zone du large de la Mer du Nord occidentale qui fait l'objet d'un chapitre de cette thèse, la description des unités biosédimentaires littorales du Nord-Pas de Calais est pratiquement achevée (CABIOCH et GLACON, 1977 ; SOUPLET et coll., 1980 ; PRYGIEL, 1983 ; DESSAINT, 1987). Celle-ci peut désormais être poursuivie par une analyse plus précise de leur fonctionnement.

Le peuplement à Abra alba de la région de Gravelines est étudié depuis plusieurs années (DEWARUMEZ, 1979, DEWARUMEZ et coll., 1986). L'étude du peuplement des cailloutis et graviers à épibiose sessile est actuellement en cours (DAVOULT et RICHARD, 1986, 1987).

Nous nous proposons dans ce mémoire d'étudier plus en détail la communauté à Ophelia borealis. Celle-ci est composée de plusieurs peuplements établis sur des bancs sableux qui ont tendance à fusionner au droit de Dunkerque.

Dans le but d'estimer l'impact des facteurs de l'environnement sur la communauté à Ophelia borealis (fleuves côtiers, rejets urbains, aménagements portuaires), quatre sites ont été choisis. Ils s'inscrivent selon un gradient Nord-Sud et Côte-large. Des prises d'échantillons ont été effectuées selon un rythme saisonnier sur une période de 1 à 2 ans.

Après avoir défini les caractères hydrologiques propres à chacun de ces bancs, une approche faunistique portant sur des critères de densités et de biomasses a été entreprise. Elle a été poursuivie par l'étude comparative d'un représentant de la communauté à Ophelia borealis : l'annélide polychète Nephtys cirrosa. Les résultats de ces deux études complémentaires nous ont amenés à considérer dans la dernière partie de ce travail, l'aspect productif de ces quatre peuplements.

CHAPITRE I - MATERIELS ET METHODES

I.1. LE TRAVAIL EN MILIEU SUBTIDAL

I.1.1. Choix et repérage des stations

I.1.1.1. Etude bionomique

Les prélèvements de bionomie benthique ont été réalisés grâce au soutien de trois navires :

- Le Navire Océanographique SEPIA II de la Station Marine de Wimereux,
- Le Saint-Eloi, petit chalutier de Grand-Fort-Philippe,
- Le Pluteus, Navire Océanographique de la Station Marine de Roscoff.

Les stations sont repérées grâce au "Navigator Decca" qui autorise dans notre région une précision de 50 à 100 m.

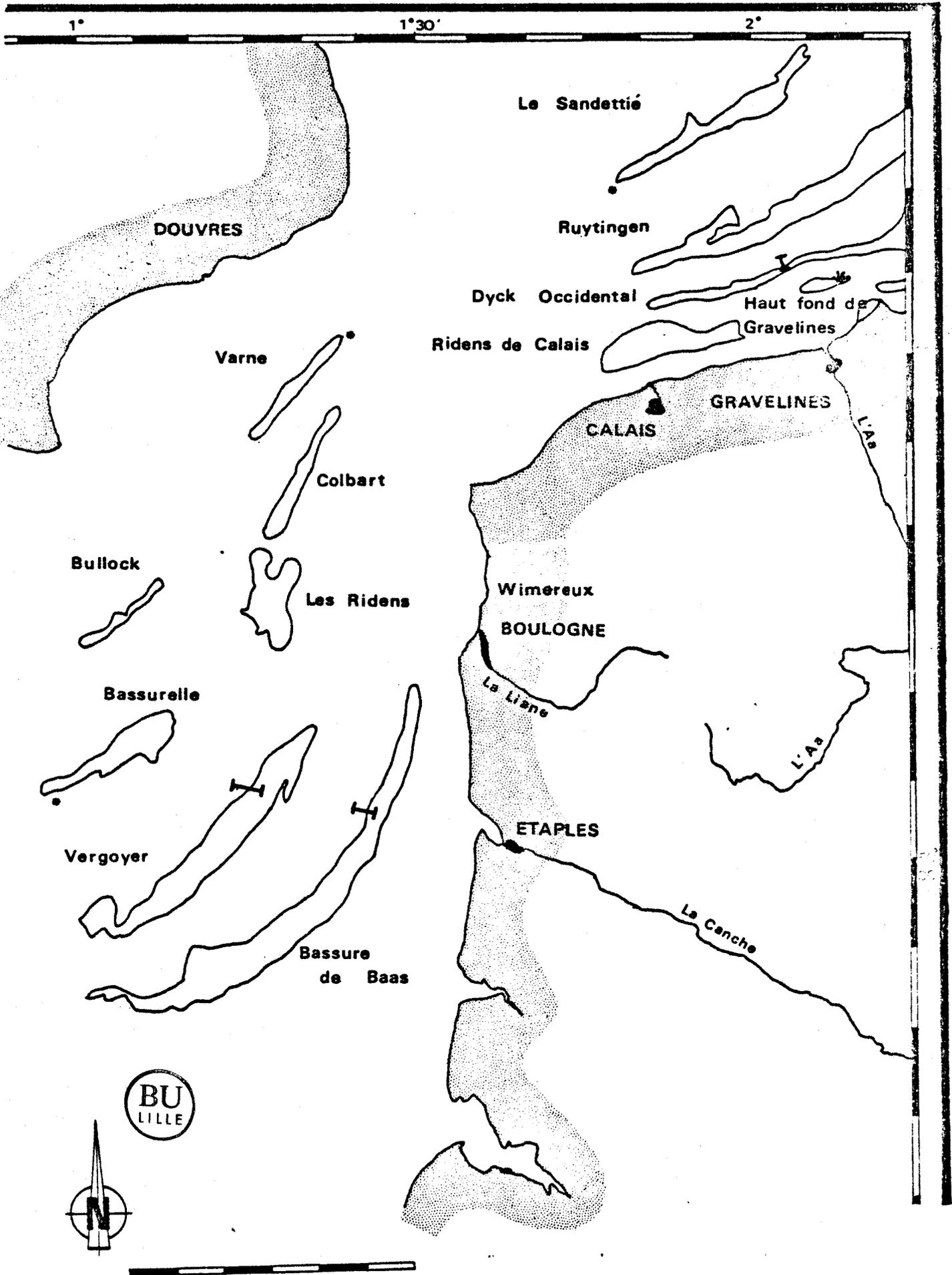
I.1.1.2. Etude comparative

L'ensemble des prélèvements a été réalisé à l'aide du N/O SEPIA II de la Station Marine de Wimereux.

Quatre bancs ont été choisis dans le cadre de l'étude comparative. Il s'agit des bancs de la Bassure de Baas et du Vergoyer en Manche Orientale et des bancs du Haut Fond de Gravelines et du Dyck en Mer du Nord Occidentale (Fig. I.1). Les sites de prélèvements sont situés respectivement au droit de l'estuaire de la Canche et de l'ensemble estuaire de l'Aa, centrale nucléaire de Gravelines. Contrairement au site de Gravelines qui ne comporte qu'une station de prélèvement, la morphologie des 3 autres bancs a permis de déterminer pour chacun d'entre eux trois stations de prélèvements situées sur une même radiale. Celles-ci répondent à des critères bathymétriques et sont situées sur le sommet, la pente et le creux du banc. Elles sont localisées côté large des bancs où une pente plus douce permet un meilleur positionnement du navire et un meilleur prélèvement.

Le choix de ces stations a été déterminé en s'appuyant sur des relevés antérieurs effectués au cours de travaux de bionomie benthique ou de suivis de peuplements soumis à l'influence de la centrale nucléaire de Gravelines (contrats E.D.F. - C.N.E.X.O. - S.M.W.). Ces stations sont repérées à l'aide du "Decca Navigator". Le positionnement exact de chaque niveau bathymétrique est alors obtenu en suivant le profil échosonde qui

Fig. I1 : HAUTS FONDS DE LA REGION DU NORD . PAS DE CALAIS
ET RADIALES D'ETUDE



permet de se placer exactement à la profondeur désirée (Tableau I.1).

TABLEAU I.1

Etude comparative, coordonnées des stations de prélèvements

Site	Coordonnées DECCA	Position géographique	Profondeur (m)*
Bassure de Baas	J 32,50 - D 13,00	50° 23,3' N	S : 9
		1° 26,2' E	P : 15 C : 25
Vergoyer	J 36,50 - D 5,50	50° 37,8' N	S : 12
		1° 32,2' E	P : 15 C : 30
Dyck	G 46,30 - F 10,00	2° 03,1' N	S : 8
		51° 05,1' E	P : 15 C : 22
Gravelines	G 46,00 - F 13,00	51° 04,7' N	15
		2° 07,7' E	

(* S : sommet ; P : pente ; C : creux).

Les campagnes de prélèvements ont été effectuées suivant un rythme saisonnier. Dans la mesure du possible, les ensembles Bassure de Baas-Vergoyer et Haut Fond de Gravelines-Dyck ont été échantillonnés dans un intervalle de temps le plus court possible (Tableau I.2).

TABLEAU I.2 : Etude comparative : calendrier des sorties

Date	Site et niveau bathymétrique échantillonnés
28.09.83	Bassure (sommet)
9.11.83	Gravelines
22.02.84	Gravelines
14.03.84	Bassure (sommet - pente)
19.03.84	Gravelines
13.04.84	Bassure (sommet)
19.04.84	Gravelines - Dyck (sommet)
3.05.84	Gravelines et Dyck (tous niveaux)
28.08.84	Dyck (tous niveaux)
2.10.84	Gravelines
15.11.84	Gravelines et Dyck (tous niveaux)
19.11.84	Bassure et Vergoyer (tous niveaux)
12.12.84	Gravelines - Dyck (sommet)
6.02.85	Bassure et Vergoyer (tous niveaux)
19.04.85	Gravelines et Dyck (tous niveaux)
22.05.85	Gravelines et Dyck (tous niveaux)
15.06.85	Bassure et Vergoyer (tous niveaux)
11.09.85	Gravelines et Dyck (tous niveaux)
17.10.85	Bassure et Vergoyer (tous niveaux)
18.10.85	Gravelines - Dyck (sommet)



I.1.2. Prélèvements qualitatifs

Nous avons utilisé, pour la description des communautés benthiques, la drague "RALLIER du BATY" modifiée (son diamètre d'ouverture est de 45 cm) dont les performances dans les sédiments meubles sont excellentes. Dans ce type de sédiments, la drague permet de remonter un volume de 40 à 45 litres pour un trait de 2 à 5 minutes. Celui-ci satisfait largement au volume minimum de 30 litres à trier défini par CABIOCH (1968) en Manche Occidentale. Lorsque les fonds étudiés sont peu favorables, en particulier les fonds rocheux, on effectue autant de prélèvements qu'il est nécessaire pour arriver à ce volume minimum.

I.1.3. Prélèvements quantitatifs

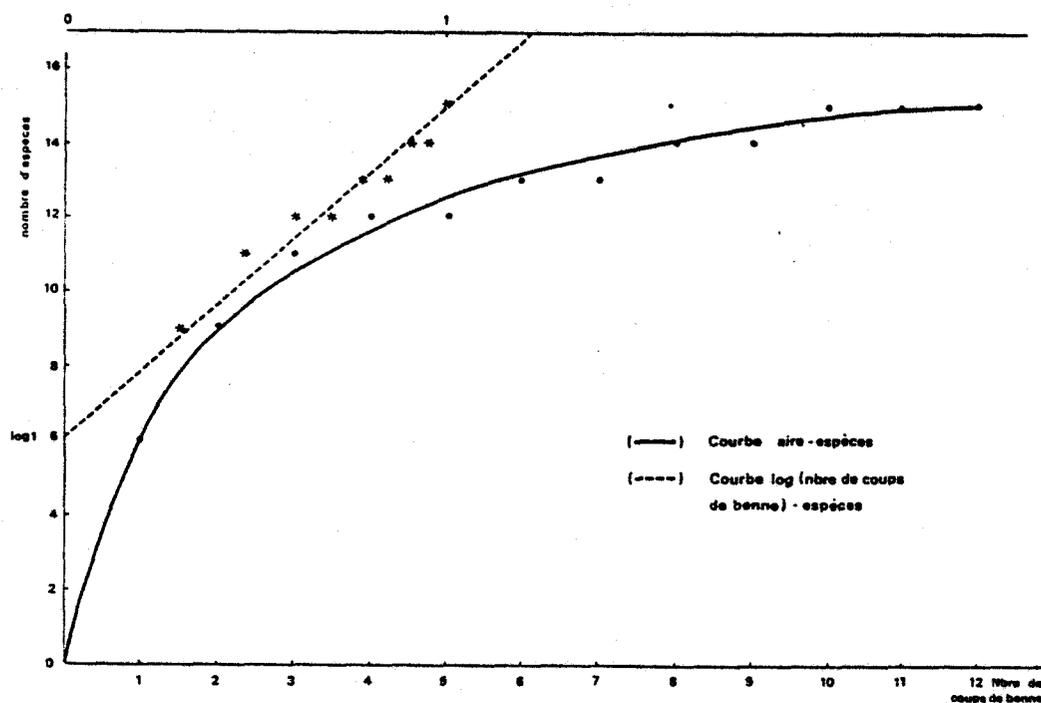
L'engin de prélèvements utilisé lors des études quantitatives est la benne SMITH-MAC INTYRE (1954) qui est l'un des engins les plus employés (DUCHENE, 1976 ; HILY, 1976 ; MENESGUEN, 1980) et des plus performants (LAMOTTE et BOURLIERE, 1971 ; DUCHENE, 1976). Cette benne permet des prélèvements de 0,1 m² sur une profondeur de 4,5 à 8,4 cm dans les sédiments meubles (MAC INTYRE et ELEFThERIOU, 1968) où elle donne d'excellents résultats (HILY, 1976). On obtient ainsi des volumes de sédiment allant de 4,5 litres à 11,6 litres (BHAUD et DUCHENE, 1977). Cet engin permet également de travailler à des profondeurs relativement importantes et ne provoque qu'un balayage limité de l'épifaune vagile (DUCHENE, 1976). Les études menées sur la communauté des sables fins à moyens propres à Ophelia borealis (PRYGIEL, 1983) montrent que 10 prélèvements à la benne sont un bon compromis entre l'effort d'échantillonnage (nombre de coups à donner) et le nombre d'espèces suffisant pour décrire le peuplement (Fig. I.2). Le plateau observé à compter du 10ème coup n'est en effet qu'apparent comme le prouve un simple passage en valeurs logarithmiques.

I.1.4. Tamissage et conservation des échantillons

Après une estimation rapide du volume remonté, le sédiment est tamisé sur maille ronde de 1 mm. La totalité du refus de tamis est fixée à bord dans du formol à 8% additionné de rose bengale. Ce colorant organique permet un tri plus efficace au laboratoire.

Le choix de la maille est très important. De celui-ci dépendent les

Fig. I.2. : Courbes de détermination de l'aire minimale



valeurs de densité et de biomasse. MARE (1942) établissait la limite inférieure du macrobenthos à 1 mm. Celle-ci est désormais couramment admise (MASSE, 1972b ; ELKAIM, 1976 ; KIRKEGAARD, 1978b ; WITHERS et THORP, 1978) même si on relève dans la littérature des choix allant de 0,5 mm (ANGEL et ANGEL, 1967 ; MAC INTYRE et ELEFThERIOU, 1968) ; 0,80 mm (HOLMES, 1949) ; 0,87 mm (GOVAERE et coll., 1980) ; 1,5 mm (HILY, 1976) ; 2 mm (MONBET, 1972 ; BACHELET, 1979 ; LOPEZ-COTELLO et coll., 1982) voire des mailles supérieures comme 2,2 mm (HOLMES, 1953).

En fait, le choix de la maille est fonction du type d'étude que l'on a à mener. Ainsi, étudiant les formes juvéniles de polychètes, GIBBS (1969) emploie un tamis de vide de maille de 250 μ m et MATHIVAT et CAZAUX (1985), un tamis de 200 μ m pour l'étude du recrutement de Nephtys hombergii. A l'inverse, dans le cadre d'études biosédimentaires (GUILLE, 1970 ; RETIERE, 1979) un tamis de 2 mm est utilisé.

On sait que la relation entre la maille du tamis et le pourcentage de rétention des espèces varie selon la méthode utilisée. REISH (1959) donne une efficacité de 29,7% pour une maille de 1 mm et 88,3% pour un

tamis de 0,5 mm. Plus récemment et avec les mêmes tamis BACHELET (1984) obtient pour les annélides d'un peuplement de sables fins envasés des pourcentages respectifs de 15,8 % et 52,8 %. Si on tient compte du fait que 70 % des Polychètes débutent leur vie comme membre de la méiofaune (THORSON, 1966), on se rend compte qu'un choix de tamis supérieur à 0,5 mm entraîne des erreurs de comptage non négligeables.

Nous ne discuterons pas du choix de la maille idéale ; celle-ci dépend du type d'étude menée mais aussi de la granulométrie du sédiment. Le meilleur choix demeure celui qui permet le maximum d'efficacité pour une durée minimale de tri.

Un autre point important est le choix de l'agent fixateur. Le formol est un agent couramment employé même si son action, en particulier sur les structures calcaires, peut se révéler désastreuse. D'après ELLIS (1960) et HOPKINS (1968) *in* LAMOTTE et BOURLIERE (1971), celui-ci peut occasionner des pertes de poids de 1 à 45 % selon le groupe d'invertébrés marins.

Le choix d'un autre fixateur comme l'alcool n'est pas non plus sans risque pour le matériel biologique (WIEDERHOLM et ERIKSSON, 1971) puisqu'il provoque une dissolution de matière organique d'environ 15 (STEIMLE, 1985) à 20 % variable selon les espèces (LAMOTTE et BOURLIERE, 1971). L'idéal serait d'utiliser un fixateur adapté à chaque groupe zoologique et des travaux ont été faits dans ce sens (FRANK, 1982). Pour notre part, après avoir choisi le formol, nous nous sommes fixés comme règle d'exploiter le plus rapidement le matériel biologique et d'éviter dans la mesure du possible tout stockage prolongé.

I.1.5. Prélèvements hydrologiques

Des prélèvements hydrologiques de fond sont effectués parallèlement aux prélèvements benthiques à l'aide de bouteilles à clapets de 8 litres NISKIN équipées d'un thermomètre à renversement. Ces prélèvements ne se font simultanément qu'en l'absence de courant.

En fonction des différents paramètres à étudier, l'eau est répartie dans des flacons ou filtrée. Les échantillons sont alors, suivant le cas, fixés puis stockés dans les conditions qui leur sont propres en attendant leur analyse ultérieure en laboratoire.

I.2. LE TRAVAIL EN MILIEU INTERTIDAL

Ces prélèvements sont toujours réalisés à marée descendante et débutent aussitôt la station découverte. Afin d'obtenir des données quantitatives, 20 prélèvements jointifs sont effectués à l'aide de carottiers en P.V.C. de 0,025 m² de section. A ce premier type de prélèvements s'ajoutent d'autres, qualitatifs, réalisés à la bêche. Ces derniers permettent d'obtenir un nombre d'individus suffisant pour l'étude spécifique.

Dans les deux cas, le tamisage des sédiments s'effectue dans des tamis du type DAVANT et SALVAT (1961) modifié GLACON de 1 mm de vide de maille. Les animaux sont ramenés vivants au laboratoire où, par une fixation progressive, on évite un trop grand pourcentage d'autotomie avant les mesures à effectuer. Comme pour les prélèvements subtidiaux, celles-ci se font le plus rapidement possible, le jour même quand cela est possible.

I.3. LE TRAVAIL AU LABORATOIRE

I.3.1. Analyses granulométriques

I.3.1.1. Traitement de l'échantillon granulométrique

Si le sédiment est riche en matières organiques, il s'avère nécessaire de formoler le prélèvement. Ce traitement permet d'une part d'éviter une décomposition d'animaux mais aussi de faire éclater d'éventuelles boulettes de vases que contiendraient les échantillons.

La deuxième étape du traitement consiste à passer le sédiment sous jet modéré d'eau douce sur un tamis de 50 µm. Cette opération permet de séparer la plus grande partie des pélites responsables de la formation d'une croûte lors du séchage. Celle-ci est séchée et pesée à part. Le sédiment est ensuite lavé plusieurs fois à l'eau douce, ce qui permet d'éliminer le sel. Après décantation, la plus grande partie de l'eau surnageant est siphonnée et les sédiments sont placés dans une étuve à 110°C pendant 24 heures. Ils sont ensuite passés sur une série de 18 tamis circulaires en toile métallique inoxydable et à mailles carrées. Dans cette série normalisée (AFNOR), les vides de maille se succèdent suivant une progression géométrique de base 1 et de raison 10 √10. Les largeurs de maille données en mm sont les suivantes : 5 ; 2 ; 1,6 ; 1,25 ; 1 ; 0,800 ; 0,630 ; 0,500 ; 0,400 ; 0,315 ; 0,250 ; 0,200 ; 0,160 ; 0,125 ; 0,100 ; 0,080 ; 0,063 ; 0,050.

Cet ensemble est fractionné en trois séries à l'intérieur desquelles les tamis sont placés successivement et par ordre de maille décroissante sur une tamiseuse ROTOLAB équipée d'une minuterie. Les temps de tamisage pour chacune de ces séries sont les suivants :

1ère série : vide de maille de 5 mm à 0,800 mm : 10 minutes

2ème série : vide de maille de 0,630 mm à 0,200 mm : 20 minutes

3ème série : vide de maille de 0,160 mm à 0,050 mm : 20 minutes.

Les refus de tamis sont pesés au centième de gramme près sur un balance à mémoire Sartorius type 1507.

Les résultats sont exprimés en pourcentages puis classés en catégories granulométriques. Il existe de nombreuses classifications (BUCHAMAN, 1984). Nous avons retenu celle de LARSONNEUR (1977) également utilisée par MONBET (1972) et RETIERE (1979) : celle-ci fixe en particulier la limite supérieure des vases à 0,050 mm.

Taille des particules (mm)		Catégorie granulométrique
0,05	(P)	Vases ou pélites
0,05 à 0,01	S1	Sablons fins
0,01 à 0,02	S2	Sablons
0,02 à 0,5	S3	Sables fins
0,5 à 1	S4	Sables moyens
1 à 2	S5	Sables grossiers
2 à 5	G1	Petits graviers
5 à 10	G2	Graviers moyens
10 à 20	G3	Graviers grossiers
20 à 50	[C	Coquilles entières
	Cx	ou cailloux

1.3.1.2. Principes de l'analyse granulométrique

Les résultats peuvent être présentés sous forme d'histogrammes ou de courbes de fréquences cumulées.

- L'histogramme des fréquences pondérales est obtenu en portant en ordonnée le poids des refus de tamis exprimé en pourcentage. Il donne la classe modale.

- La courbe cumulative pondérale est obtenue en portant en ordonnée le pourcentage cumulé des résidus de tamis. On reporte en abscisse et en métrique logarithmique les diamètres des mailles des tamis qui correspondent à la taille des grains. Cette dernière courbe permet de définir les paramètres suivants :

- La médiane (Md) : dimension théorique du vide de maille permettant

le passage des 50% pondéraux de l'échantillon.

- Les 1er et 3ème quartiles (Q1 et Q3) correspondant aux dimensions théoriques des vides de maille permettant respectivement le passage des 25 et 75% pondéraux.

- Le coefficient de dispersion défini par le rapport Q3/Q1.

- L'indice de Trask ou "sorting coefficient" (So) défini par :

$$So = \sqrt{Q3/Q1}$$

So croît avec le mauvais triage. On peut définir en fonction de sa valeur plusieurs types de sédiments :

1	<	So	<	1,5	Sédiment très bien classé (STBC)
1,5	<	So	<	2,5	Sédiment bien classé (SBC)
2,5	<	So	<	4	Sédiment faiblement classé (SFC)
4	<	So			Sédiment très mal classé (STMC)

- La pente arithmétique (Ska) définie de la façon suivante :

$$Ska = \frac{Q3 + Q1}{2} - Md$$

Cette pente permet d'évaluer la symétrie de la distribution des différentes classes granulométriques. Une valeur positive indique que la moyenne des quartiles étant supérieure à la médiane, il y a dissymétrie vers les sédiments plus grossiers. Inversement, une valeur négative indique une dissymétrie vers des sédiments plus fins.

Ces coefficients ont été critiqués par FOLK (1974) in BUCHAMAN (1984) en particulier parce qu'ils n'étaient calculés qu'avec 50% de la courbe et que de ce fait, les queues de distribution étaient ignorées. Cet auteur propose donc des coefficients basés non plus sur 2 mais sur plusieurs percentiles, utilisant la totalité de la courbe. De tels coefficients ne s'avèrent pas nécessaires dans l'étude comparative où les sédiments sont homogènes et pratiquement dépourvus de fractions fines et grossières.

I.3.2. Analyse de la macrofaune

Le tri de la faune est effectué par la méthode d'agitation

flottaison sur une toile de nylon 200 μ . Après trois examens successifs négatifs, on procède alors à un dernier tri direct afin de récolter les quelques animaux qui auraient échappé à la méthode d'agitation flottaison en raison de leur forte densité. Les animaux sont déterminés jusqu'au niveau spécifique à l'aide de divers ouvrages. La nomenclature utilisée est celle proposée par GLACON (1984). Les biomasses ont été estimées par la méthode des poids secs. Après avoir débarassé les organismes détritivores de leur contenu stomacal (Ophélistes, Echinocardium cordatum, etc...), les animaux sont passés dans une solution d'acide chlorhydrique à 10% pendant 24 à 48 heures jusqu'à disparition complète des structures calcaires. Dans le cas d'animaux tels que les mollusques, les échinodermes et les gros crustacés, cette opération peut être renouvelée plusieurs fois de suite, ce qui est préférable à l'utilisation d'une solution très concentrée dès le départ (BACHELET, 1979). Après décalcification, les organismes sont rincés à l'eau distillée et essorés sur papier Joseph avant d'être passés à l'étuve à 110°C pendant 24 heures. Les pesées sont alors effectuées sur une balance Sartorius avec une précision de 1/10ième de mg. Cette méthode est employée par MAC INTYRE et ELEFTHERIOU (1968) et GUILLE (1971a), ainsi que par HILY (1976) et WITHERS (1977) qui préfèrent cependant une température de 60°C.

I.3.3. Analyses hydrologiques

I.3.3.1. Température

La température est lue sur un thermomètre à renversement protégé (RICHTER et WIESE) composé d'un thermomètre principal et d'un thermomètre auxiliaire de précisions respectives 1/100° et 1/10° de degré.

I.3.3.2. Turbidité

La turbidité de l'eau varie en fonction de la quantité de matières en suspension. Elle est mesurée par néphélométrie (turbidimètre modèle DRT 1000) et s'exprime en N.T.U.

I.3.3.3. Salinité

Elle est mesurée à l'aide d'un salinomètre BECKMAN (modèle RS 7 C) dont la précision est de l'ordre du 10 millièmes.

I.3.3.4. Oxygène dissous

Il est dosé par la méthode de WINKLER. La précision est de l'ordre 5.10^{-2} ml/l.

I.3.3.5. pH

Il est déterminé à bord avec un pH-mètre de terrain digital Knick modèle 651.

I.3.3.6. Chlorophylle a et phéopigments

La chlorophylle est dosée par spectrophotométrie après extraction à l'acétone. Sa concentration est calculée suivant l'équation de RICHARDS et THOMPSON (1952). Photosynthétiquement inactifs, les phéopigments proviennent de l'altération de la chlorophylle par les organismes zooplanctoniques. Leur quantité est estimée par la méthode de LORENZEN (1967) à partir d'un extrait acidifié.

I.3.3.7. Sels nutritifs dissous

Les ions ammonium sont dosés en spectrophotométrie (BECKMAN modèle 24) suivant la méthode de KOROLEFF (1970). Les autres ions sont dosés sur autoanalyseur Technicon II par des réactions colorimétriques adaptées par TREGUER et LE CORRE (1974). Les concentrations sont exprimées en $\mu\text{atg/l}$.

I.3.3.7.1. Nitrites et nitrates

Le dosage des ions nitrites (NO_2^-) s'effectue par la méthode de BENDSCHNEIDER et ROBINSON (1952). La précision est de $\pm 0,02 \mu\text{atg/l}$. Les nitrates NO_3^- sont réduits en nitrites et leur concentration est obtenue par différence. La précision est de $\pm 0,08 \mu\text{atg/l}$.

I.3.3.7.2. Phosphates

Le dosage des ions PO_4^{3-} repose sur la méthode de DENIGES. Leur concentration est obtenue avec une précision de $\pm 0,01 \mu\text{atg/l}$.

I.3.3.7.3. Silicium

Les ions SiO_3^- sont dosés par la méthode de MULLIN et RILEY (1955). La précision des mesures est de $\pm 0,01 \mu\text{atg/l}$.

I.3.3.8. Matières en suspension - carbone et azote particulaires

La filtration s'impose quand on travaille sur le phytoplancton naturel. Les filtres sont mis à l'étuve et pesés, ce qui permet d'obtenir la teneur en matières en suspension (M.E.S.). Ils sont ensuite broyés avant passage à l'analyseur automatique "Carlo Erba elemental analyzer" modèle 1106 qui permet le dosage du carbone et de l'azote particulaires.

I.3.4. Délimitation des associations faunistiques

La délimitation des ensembles d'affinités faunistiques par la méthode employée fait partie des analyses générales. Celles-ci ne prennent pas en compte l'existence de relations à priori entre les échantillons. Ces méthodes visent à former des groupes.

Cette délimitation se fait en comparant deux à deux des stations à l'aide d'un indice de similarité ou de distance. Les données récoltées suivent 3 axes :

- les différentes variables (espèces)
- l'espace (stations)
- le temps (moments).

Ces 3 axes permettent de dégager 6 modes principaux d'analyses appelés modes O ; P ; Q ; R ; S ; T communément représentés par le bloc tridimensionnel de CATELL (1966) in LEGENDRE et LEGENDRE (1984b).

A partir d'un tableau de données d'observations espèces-stations, on calcule une matrice de ressemblance à l'aide de coefficients de similarité, de distance ou de dépendance. Celle-ci sera à la base des groupements. C'est le mode Q qui a été choisi dans ce travail. Il correspond au type d'analyses entre les stations pour l'ensemble des espèces au même moment (LEGENDRE et LEGENDRE, 1984b). Le choix de l'indice est alors primordial et dépend du type de données que l'on a à traiter. Dans le cas présent, nous ne traiterons que des données qualitatives.

I.3.4.1. Mesure de ressemblance

Le choix de l'indice qualitatif est fonction de la signification accordée au double zéro en tant que critère de ressemblance. DAGET (1976) et LEGENDRE et LEGENDRE (1984b) préconisent l'emploi d'indices asymétriques (ne tenant pas compte de la double absence) pour les descripteurs d'abondance d'espèces. L'emploi du double zéro peut en effet

conduire à des ressemblances abusives, en particulier dans le cas présent où la majorité des comparaisons d'espèces pour une paire de stations est du type double zéro.

Nous avons opté pour des indices asymétriques.;

Parmi les nombreuses métriques possibles (BLANC et coll., 1976 ; LEGENDRE et LEGENDRE, 1984b), nous avons retenu l'indice suivant :

□ Indice d'OCHIAI (1957)

L'indice d'Ochiai a pour formule :

$$I_o = \frac{a}{\sqrt{(a + b)(a + c)}}$$

avec a : espèces communes à 2 prélèvements

b : espèces propres à la 1ère station

c : espèces propres à la 2ème station.

I_o est la moyenne géométrique des rapports de a sur le nombre d'espèces de chacun des échantillons soit (a + b) et (a + c). Cet indice a été fréquemment employé dans le cadre des études benthos Manche (SOUPLET et DEWARUMEZ, 1980 ; PRYGIEL, 1983 ; BOURGAIN, 1984).

I.3.4.2. Le groupement

Il existe plusieurs façons de représenter un groupement. Parmi celles-ci, nous avons choisi la méthode du dendrogramme (DAGET, 1976 ; LEGENDRE et LEGENDRE, 1984b). Le dendrogramme est une représentation dans un espace à deux dimensions (observations et niveau de similitudes) de la matrice de similitude. La position des objets ne correspond pas à un classement dans la mesure où, au sein de chaque groupement, les sous-groupes peuvent être inversés. Le niveau de similitude entre deux observations est calculé à partir de l'algorithme de formule :

$$d_{h,(i,j)} = \alpha d_{h,i} + \alpha d_{h,j} + \beta d_{i,j} \quad (2\alpha + \beta = 1)$$

avec : $d_{h,i}$ niveau de similitude entre les observations h et i
 $d_{h,j}$ niveau de similitude entre les observations h et j
 $d_{h,(i,j)}$ niveau de similitude entre l'observation h et le couple (i,j).

Parmi les différentes valeurs de α et β possibles, nous avons choisi celles proposées par LANCE et WILLIAMS (1967) et avons donc utilisé l'algorithme suivant :

$$d_{h,(i,j)} = 0,625 d_{h,i} + 0,625 d_{h,j} - 0,25 d_{i,j}$$

I.3.5.. Diversité - Régularité

Il existe de nombreux ouvrages traitant des indices de diversité (DAGET, 1976 ; LEGENDRE et LEGENDRE, 1984a). Parmi les indices utilisant la distribution réelle des individus, il semble que celui de SHANNON-WIENER (1948) issu de considérations théoriques sur la notion d'information soit le plus employé et peut être le plus utilisable (MENESGUEN, 1980). HEIP et ENGELS (1974) in DAUVIN (1979) concluent à la supériorité de deux indices dont celui de SHANNON-WIENER. Ce dernier a pour formule :

$$H' = - \sum_{i=1}^S p_i \log_2 p_i$$

avec p_i = fréquence relative des différentes espèces

S = nombre d'espèces

H' s'exprime en bits et représente la quantité moyenne d'information.

On applique généralement cet indice de diversité aux effectifs spécifiques mais le calcul peut également s'effectuer sur des biomasses, des productions (DAGET, 1976), des classes d'âge, des classes de taille, des groupes trophiques, des familles, des genres ; c'est-à-dire sur des entités jouant un rôle différent dans l'écosystème. Quand l'étude porte sur les biomasses, H'_b s'exprime de la façon suivante :

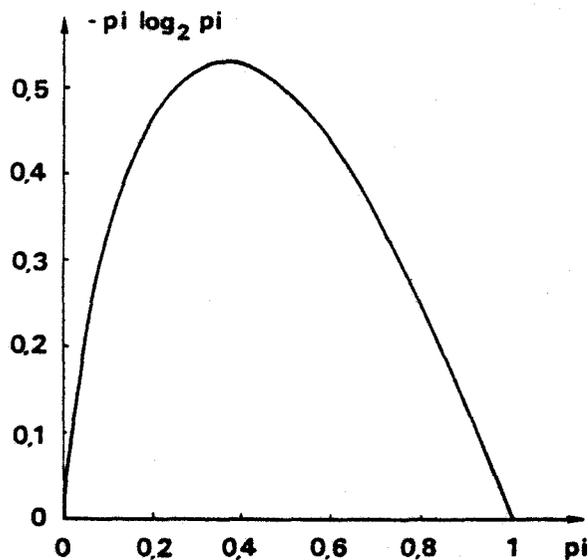
$$H'_b = - \sum_{i=1}^s \frac{b_i}{B} \log_2 \frac{b_i}{B}$$

où b_i est la biomasse de l'espèce i et B la biomasse totale de

l'échantillon. Cette application est justifiée car la biomasse représente alors la façon dont la masse totale de matière vivante est répartie entre les diverses niches dont chacune est concrétisée par l'espèce qui l'occupe (DAGET, 1976).

H' souffre cependant de plusieurs ambiguïtés inhérentes au concept de diversité (MENESGUEN, 1980). Tout d'abord, la valeur calculée de l'indice varie suivant la taille de l'échantillon (SANDERS, 1965 in MENESGUEN, 1980 ;). Selon PIELOU (1975) in FRONTIER (1985), on obtient toujours une estimation biaisée de H' de la communauté étudiée. Les espèces rares qui sont également les plus nombreuses sont responsables de cette large variation de la valeur de H'. Ainsi sur le graphe de la fonction $f(pi) = -pi \log_2 pi$ (Fig. I.3), on constate que la moitié et le quart de la contribution maximum sont atteints pour des valeurs respectives de pi de 0,0687 et 0,0249 (FRONTIER, 1983, 1985).

Fig. I.3 . Graphe de la fonction $f(pi) = -pi \log_2 pi$
(d'après FRONTIER, 1985)



Les diversités dépendent à la fois des fréquences relatives des espèces et du nombre de celles-ci qui varie d'un peuplement à l'autre. Aussi les comparaisons se font-elles par l'intermédiaire de la régularité (quelquefois appelée équitabilité, DAGET, 1976) ou diversité relative (FRONTIER, 1983) qui peut se mesurer de la façon suivante (PIELOU, 1966

in LEGENDRE et LEGENDRE, 1984a) :

$$R = \frac{H'}{H'_{\max}} = \frac{\sum_{i=1}^S p_i \log_2 p_i}{\log_2 S}$$

où R est le rapport de la diversité mesurée sur la diversité maximale.

Cette notion de régularité est cependant contestée car N est supposé connu ce qui est rarement le cas (LEGENDRE et LEGENDRE, 1984a).

I.3.6. Diagrammes rangs-fréquences

"Un simple indice numérique, toujours possible à calculer, peut rarement permettre de juger de la justesse d'une analyse à une certaine échelle d'observation ou sur une collection d'animaux séparée en classes taxonomiques. Aussi une analyse plus précise est-elle nécessaire" (FRONTIER, 1985).

Les diagrammes Rangs-fréquences présentent l'avantage de donner une représentation synthétique plus détaillée du peuplement que le simple indice de diversité et de ne pas attacher autant d'importance aux espèces rares que l'indice de SHANNON-WIENER. Ils permettent par ailleurs d'interpréter l'évolution écologique du peuplement (FRONTIER, 1976).

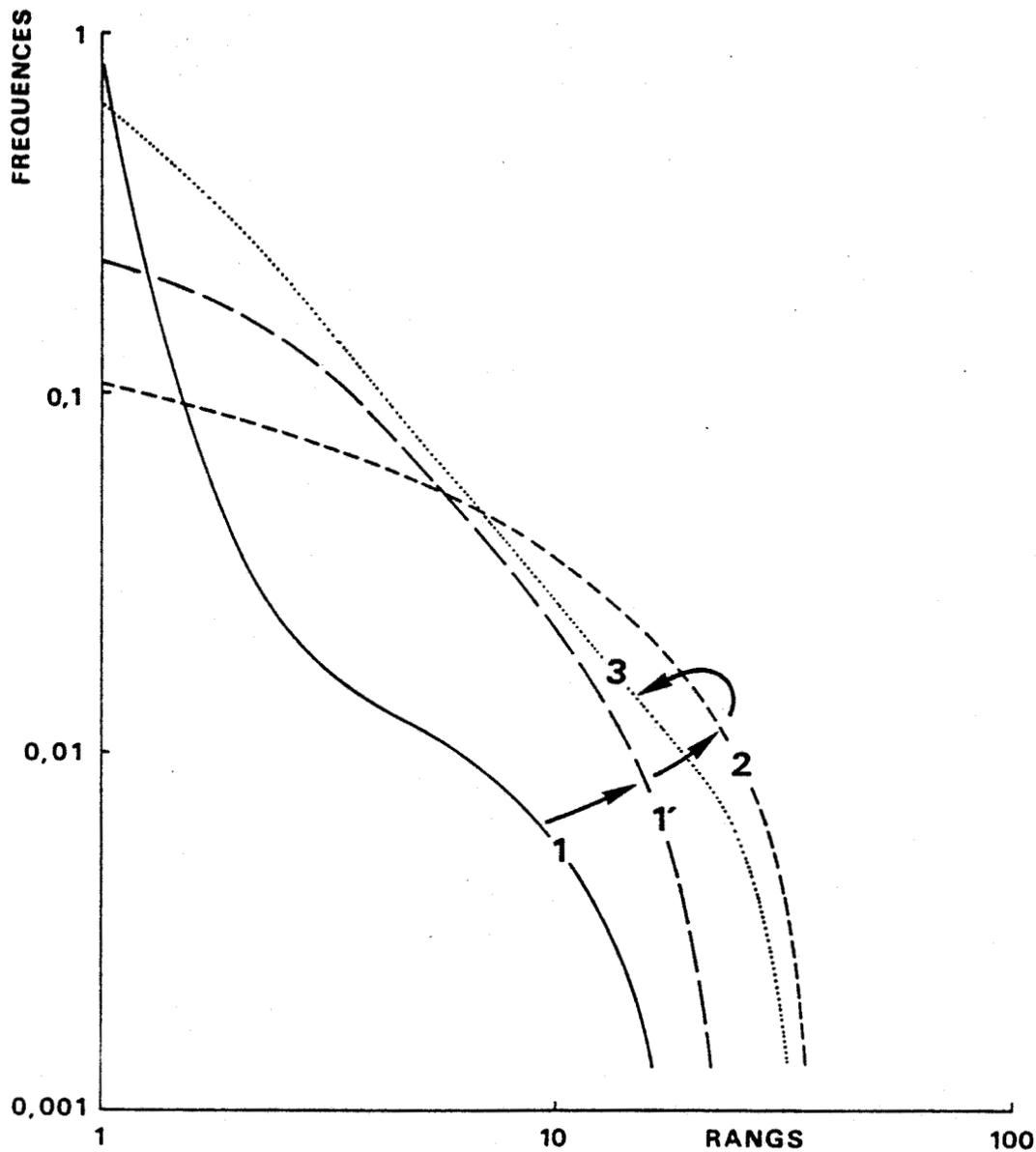
La courbe est obtenue en portant en abscisse les rangs des espèces par ordre d'abondance décroissante et en ordonnée les fréquences relatives ou absolues de la collection examinée. L'échelle est logarithmique ou semi-logarithmique.

Les courbes rangs-fréquences sont des états transitoires ou locaux avec une tendance vers une structure optimale atteinte en fin d'évolution à une certaine échelle d'espace (FRONTIER, 1976).

FRONTIER (1976, 1985) reconnaît 3 stades (Fig. I.4). Le stade 1 correspond à un début de succession et apparaît après une perturbation. Il correspond à une nouvelle colonisation après la perte d'une partie des espèces. La partie gauche de la courbe est de type S et s'explique par la dominance d'une ou deux espèces. La courbe devient alors convexe après une inflexion. On observe ensuite une chute rapide pour les espèces rares qui sont en fait des espèces mal échantillonnées. La diversité est faible. Au cours de la succession, la convexité gagne vers la gauche. Les espèces fréquentes deviennent nombreuses et leur répartition est alors plus uniforme. La chute brutale des espèces rares demeure. H' augmente.

On arrive alors au stade 2 ou stade de maturité. La courbe devient

**Fig. I.4: ALLURES DES DIAGRAMMES RANGS.FREQUENCES
AU COURS D'UNE SUCCESSION ECOLOGIQUE DANS LE PLANCTON
(d'après FRONTIER, 1977)**



stade 1 ; peuplement juvénile

stade 1' ; stade intermédiaire

stade 2 ; peuplement mature

stade 3 ; peuplement vieilli, ou changement d'échelle de la diversité ?



entièrement convexe. Le nombre des espèces fréquentes augmente, celui des espèces rares diminue. H' atteint alors sa valeur maximale et est interprétée comme étant l'acquisition par l'écosystème d'une structure hiérarchique avec apparition d'espèces nouvelles s'intégrant au fur et à mesure de leur arrivée (FRONTIER, 1985).

Petit à petit, H' diminue. La courbe devient rectiligne par augmentation des espèces les plus abondantes du peuplement précédent. Celles-ci deviennent mal contrôlées et ont tendance à monopoliser l'espace comme en début de succession. La séparation de la courbe et de sa queue d'espèces rares devient plus apparente. Le stade 3 peut également correspondre à un changement d'échelle de la diversité

Ces 3 stades évoquent donc un vieillissement de l'écosystème qui aboutit à la gestion optimale de l'information en fonction des ressources limitées. La présence de paliers le long de la courbe peut indiquer un mélange de peuplements distincts mais peut également témoigner d'un mauvais échantillonnage ou encore de fluctuations aléatoires. Enfin signalons que, tout comme les indices de diversité, les diagrammes rangs-fréquences dépendent de l'échelle d'observation et des phénomènes saisonniers.

CHAPITRE II

DISTRIBUTION DES UNITES BIOSÉDIMENTAIRES DE LA PARTIE FRANÇAISE DE LA MER DU NORD

II.1. GENERALITES

La carte biosédimentaire que nous présentons est le fruit de nombreux travaux. Elle a été établie grâce à 365 stations de dragage, l'information apportée par 500 prélèvements et des observations en plongée. Afin d'étendre au large la description de SOUPLET et coll. (1980), un échantillonnage régulier de 79 stations (Annexe 2) espacées de 1,7 mille a été réalisé en 1985-1986 par trois d'entre nous (DAVOULT D., DEWARUMEZ J.M. et PRYGIEL J.). Un nouvel échantillonnage de certaines stations a permis de vérifier la stabilité spatiale des unités benthiques littorales malgré les différentes méthodes utilisées. La zone côtière (286 stations) a fait l'objet d'une analyse en composantes principales alors que la zone du large a été traitée par analyse hiérarchique (algorithme de LANCE et WILLIAMS).

La description des différentes unités repose sur la détermination de la macrofaune : endofaune et épifaune vagile et sessile.

II.2. RESULTATS

L'intensité des courants de marée est le principal facteur d'organisation et de distribution des peuplements. La forme en sablier du Détroit du Pas de Calais provoque une amplification de la vitesse du courant qui atteint au droit du Cap Gris-Nez une vitesse de 3 noeuds en vive-eau moyenne. Celui-ci décroît vers l'est et on enregistre une vitesse de 1,5 noeud à Dunkerque. Cette atténuation du courant entraîne un granuloclassement et permet l'installation d'un gradient biosédimentaire dont nous proposons ici de décrire les différentes composantes (Planche I).

II.2.1. Peuplement des cailloutis et graviers à épibiose sessile

Ce peuplement se situe surtout dans la partie ouest de la région étudiée, dans la zone la plus profonde et de plus forts courants.

Dans la partie ouest, le sédiment est composé de cailloux et de galets qui permettent l'installation d'une épifaune sessile où les Spongiaires (Haliclona oculata, Thethya aurantium), les Cnidaires

(Abietinaria abietina, Alcyonium digitatum, Hydrallmania falcata, Sertularia cupressina, S. argentea et Urticina felina) et les Bryozoaires (Alcyonidium raphanum et Flustra foliacea) sont dominants. Les formes vagiles sont principalement des décapodes (Pisidia longicornis, Galathea intermedia, Pilumnus hirtellus, Hyas coartatus, Macropodia rostrata). L'endofaune est réduite.

Dans la partie est du peuplement, l'augmentation de la proportion d'éléments plus fins permet l'installation d'une faune plus abondante et plus diversifiée : Echinocyamus pusillus, Laonice cirrata, Aonides oxycephala, Ophelia borealis, Notomastus latericeus. Au delà de 50 m, apparaissent à l'ouest des moulières à Modiolus modiolus dans lesquelles la bioturbation accroît la sédimentation et permet de retrouver quelques unes des espèces de la partie est. En zone plus côtière, des populations d'Ophiothrix fragilis s'organisent en bancs dont la densité estimée sur photographies peut atteindre 2 à 3000 individus/m².

II.2.2. Peuplement de l'hétérogène envasé

L'affaiblissement du courant vers la côte se traduit par un envasement qui permet l'installation du peuplement de l'hétérogène envasé. Ce peuplement est localisé en zone côtière au fond de dépressions entre les bancs de l'Out Ruytingen et du Dyck et entre le Dyck et la côte. Il se prolonge également dans le chenal ouest de Dunkerque. Le sédiment est composé de cailloutis, de graviers et de sables ; le taux de pélites peut atteindre 4%.

Le cortège faunistique est constitué de quelques Cnidaires (Halecium halecinum, Sertularia cupressina), Bryozoaires, Crustacés Décapodes (Pisidia longicornis, Galathea intermedia) et d'échinodermes (Asterias rubens, Ophiura texturata, Psammechinus miliaris). Les autres espèces à tendance vasicole ne se retrouvent pratiquement que dans ce peuplement : Sagartia troglodytes, Sthenelais boa, Owenia fusiformis, Cerianthus lloydii, Sabella penicillus, Abra alba, Mya truncata, Golfingia elongata. En raison du taux élevé de pélites, Ophiothrix fragilis disparaît malgré la présence de matériel grossier.

II.2.3. Peuplement à Amphioxus lanceolatus

Il apparaît surtout au-delà du Sandettié et constitue quelques enclaves au sein du peuplement des cailloutis. Il est installé sur un

sédiment essentiellement d'origine biogène et constitué de graviers et de sables grossiers propres. Le cortège faunistique est réduit et constitué principalement d'Amphioxus lanceolatus, Spatangus purpureus, Echinocyamus pusillus, Ampelisca spinipes, Spisula ovalis, S. elliptica, Ophelia borealis, Nucula nucleus, N. hanleyi.

II.2.4. Peuplement à Ophelia borealis

Bordant le peuplement à Abra alba dans la partie ouest de la région, le peuplement à Ophelia borealis occupe les bancs des Ridens de Calais, du Haut Fond de Gravelines, du Dyck, de l'Out Ruytingen et du Sandettie. Il forme à l'est un vaste complexe qui recouvre cette région à l'exception des dépressions entre les bancs. Les sables fins à moyens représentent 60 à 90% en poids du sédiment. Ophelia borealis, Nephtys cirrosa, Bathyporeia elegans, B. guillamsoniana, Gastrosaccus spinifer, Magelona papillicornis, Nerine bonnieri, Spisula ovalis, Scoloplos armiger, Echinocardium cordatum, Spiophanes bombyx et Spio filicornis font partie des espèces les plus importantes. Une espèce typiquement intertidale Haustorius arenarius a été trouvée en quelques stations du sommet du Sandettié.

II.2.5. Peuplement à Abra alba

Le peuplement à Abra alba est situé le long des côtes à une profondeur maximale de 10 m. Le sédiment est composé de sables fins (75 à 80% du poids) et de vase (1 à 12%), les faciès les plus envasés se situant devant les ports et les estuaires. Abra alba, Tellina fabula, Lanice conchilega, Nephtys hombergii et Lagis koreni sont dominantes dans cette communauté. On trouve également Ophiura texturata, Mysella bidentata, Spisula subtruncata, Phyllodoce mucosa, Spiophanes bombyx, Eumida sanguinea et Owenia fusiformis qui jouent un rôle important dans l'organisation et le fonctionnement de ce peuplement.

II.2.6. Zone intertidale

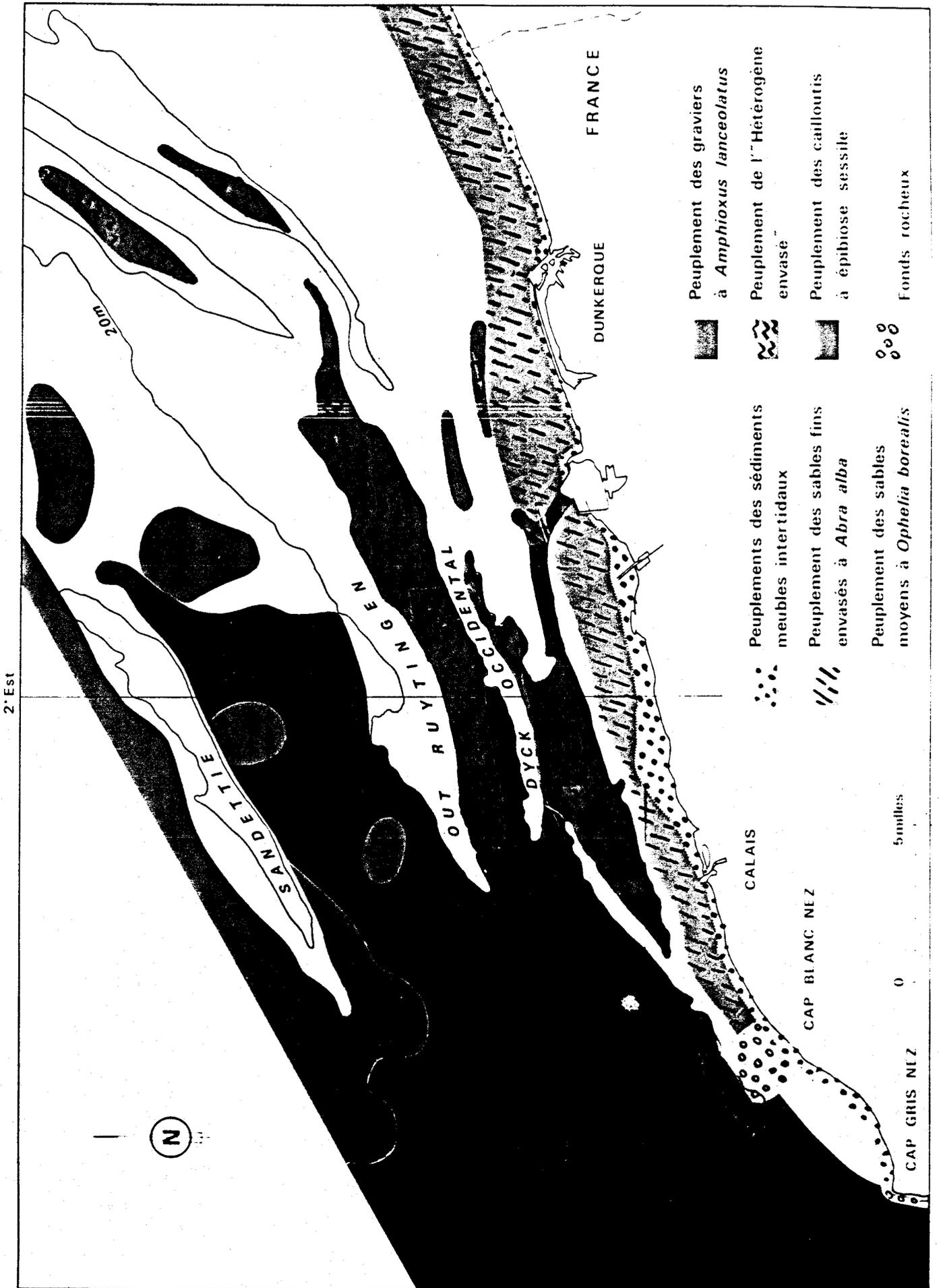
Les peuplement intertidaux ont été représentés globalement. Leur étude a été réalisée au cours des différents travaux (GREGOIRE, 1976 ; DAVOULT, 1983 ; MOGUEDET et CUISINET, 1983).

II.3. CONCLUSION

L'étude des peuplements macrozoobenthiques du sud de la Mer du Nord permet de mettre en évidence 5 unités biosédimentaires. Celles-ci se répartissent en fonction d'un gradient hydrodynamique Ouest-Est décroissant.

La transition entre le peuplement des cailloutis et le peuplement à Ophelia borealis peut se faire sans l'intermédiaire du peuplement à Amphioxus lanceolatus ainsi que l'ont montré des prélèvements réalisés sur les écotones.

La zone du large témoigne d'une stabilité remarquable à l'inverse de la zone côtière du fait des activités humaines (aménagements portuaires, rejets de dragages...). Cette instabilité affecte plus l'importance relative des espèces principales que la structure même des peuplements.



2° Est



51° Nord



- Peuplement des graviers à *Amphioxus lanceolatus*
- Peuplement de l' "Hétérogène envase"
- Peuplement des cailloutis à épibiose sessile
- Fonds rocheux

- Peuplements des sédiments meubles intertidaux
- Peuplement des sables fins envasés à *Abra alba*
- Peuplement des sables moyens à *Ophelia borealis*

5 milles

0

CAP GRIS NEZ

CAP BLANC NEZ

CALAIS

FRANCE

DUNKERQUE

SANDETTIE
OUT RUYT
NIGENTAL
OCCIDENTAL
DYCK

CHAPITRE III

ETUDE DES "BIOTOPES" A OPHELIA : HYDROBIOLOGIE - SEDIMENTOLOGIE

La situation géographique de chaque site d'étude ainsi que les références des stations de prélèvements ont été précisées dans le paragraphe I.1.1.2. Nous nous proposons dans ce chapitre, de donner les principales caractéristiques hydrographiques et granulométriques du milieu.

III.1. STRUCTURE DES BANCS

La morphologie de la Manche Orientale et de la Mer du Nord Occidentale se caractérise par une série de bancs sableux parallèles à la côte. Orientés respectivement SO-NE et OSO-ENE, ces bancs ont une même origine sédimentaire et sont composés de sables lithoclastiques fins (VASLET et coll., 1978 *in* DESSAINT, 1987).

Ces bancs montrent une nette dissymétrie. Ils présentent en Manche une pente plus forte vers la côte que vers le large (PRYGIEL, 1983). AUGRIS et CLABAUT (1985) les estiment respectivement à 3% et 1,5% sur le Vergoyer. L'utilisation du sonar latéral par ces mêmes auteurs a montré que le sommet et la pente la plus abrupte de ces bancs étaient dépourvus de figures sédimentaires à l'inverse de la face orientée vers le large. Ces figures sont réparties en 3 catégories :

- Les rides de courant de longueur d'onde inférieure ou égale à 5 m qui caractérisent le pied des bancs.
- Les rides de courant de longueur d'onde de 10 à 15 m
- Les mégarides dont la longueur d'onde varie de 100 à 400 m et la hauteur de 2 à 10 m.

III.2. ETUDE GRANULOMETRIQUE

L'analyse granulométrique de la totalité des échantillons montre une grande homogénéité des résultats. Les courbes cumulatives établies pour chacun des bancs (Fig. III.1) montrent qu'il existe, à une exception près (creux du Dyck), deux types de sédiments. Le premier correspond à la totalité des sommets, des pentes ainsi qu'à une partie des creux tandis que le deuxième regroupe certains creux qui présentent un enrichissement notable en particules grossières (Fig. III.1).

La médiane oscille entre 190 et 260 μm pour l'ensemble des sédiments

Fig. III.1 : COURBES GRANULOMETRIQUES ETABLIES PAR BANC ET PAR NIVEAU BATHYMETRIQUE

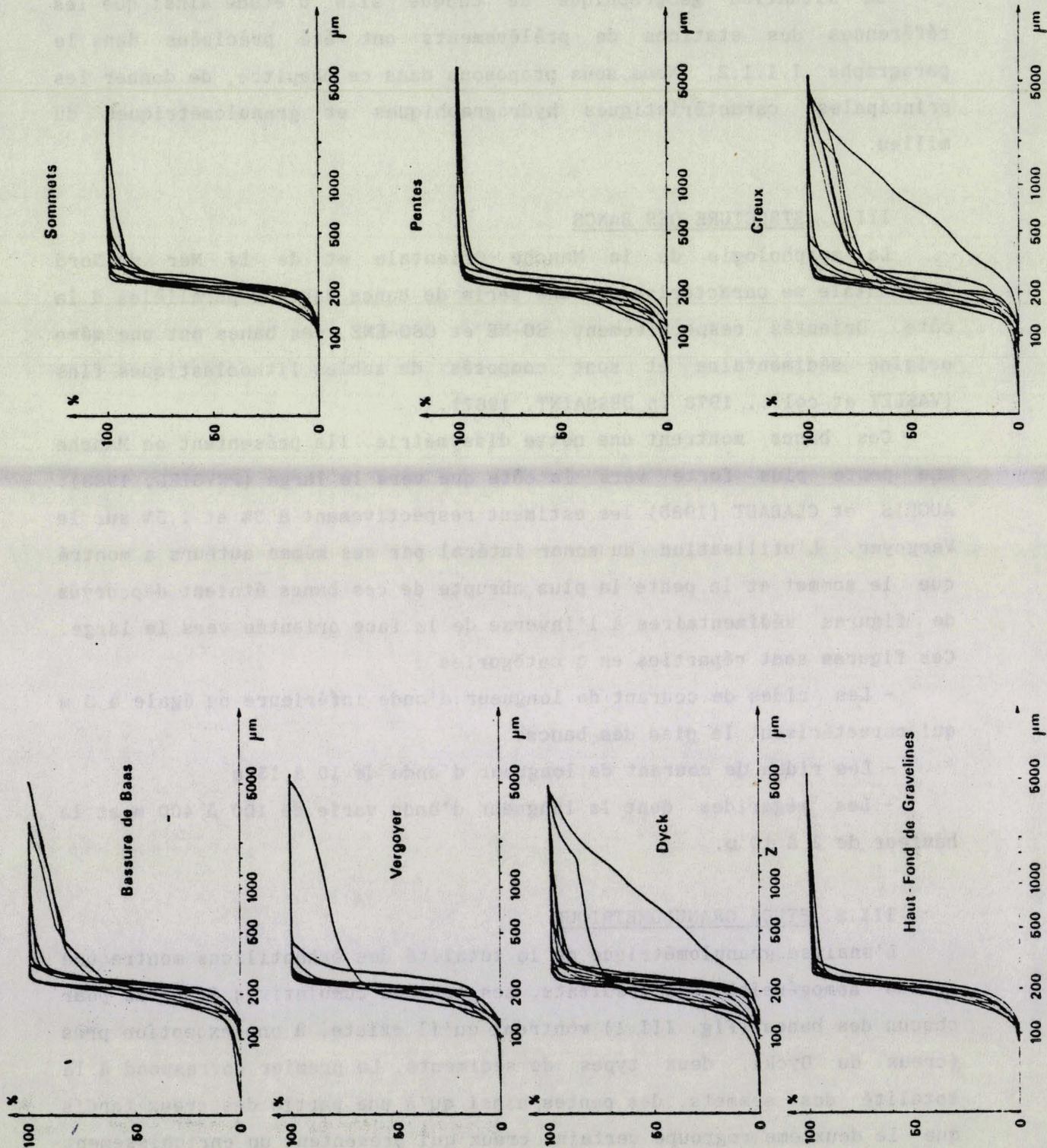


TABLEAU III.1 : VALEURS EXTREMES DES DIFFERENTS PARAMETRES GRANULOMETRIQUES PAR BANC ET PAR NIVEAU BATHYMETRIQUE

	Bassure de Baas			Vergoyer			Dyck			Gravelines
	Sommet	Pente	Creux	Sommet	Pente	Creux	Sommet	Pente	Creux	
Médiane (µm)	190-235	190-235	195-230	205-230	210-220	200-260	220-250	200-260	190-250	190-225
S ₀	1,06-1,08	1,14-1,08	1,35	1,14-1,07	1,14-1,08	1,12-1,14	1,04-1,07	1,23-1,10	1,23-1,10	1,16-1,11
Sk _a	+ 2,5	+5 à -7,5	+37,5 à -75	- 5	+2,5 à -15	-2,5 à -15	-2,5 à +2,5	- 5 à 0	- 2,5 à 0	- 2,5 à 5
% max. Pélites	0	0,04	1,63	0,03	0,25	0,55	0,08	0,67	0,47	0,7



et se situe dans les sables fins (tableau III.1). L'amplitude des médianes est faible. Elle est de 35 μm pour le Haut-Fond de Gravelines, 50 μm pour la Bassure de Baas, 55 μm pour le Vergoyer et de 70 μm pour le Dyck. L'amplitude augmente sensiblement avec la profondeur passant de 40 μm pour le sommet à 70 μm pour les pentes et les creux.

Les taux de pélites sont extrêmement faibles et même nuls dans la majorité des cas quel que soit le niveau bathymétrique considéré (tableau III.1). Les taux les plus élevés sont cependant relevés sur les creux (1,63% sur la Bassure de Baas) où ils peuvent être accompagnés d'un enrichissement quelquefois important en particules comprises entre 250 et 2000 μm (sables moyens et grossiers, petits graviers).

Cet enrichissement s'observe dans la plupart des cas sur la Bassure de Baas et occasionnellement sur le Vergoyer et le Dyck. La médiane est alors voisine de 200 μm et quoique plus élevé ($S_o = 1,48$), l'indice de Trask montre que le sédiment est toujours très bien classé. Le taux de particules supérieures à 250 μm varie de 22,84 à 72,6% et celui des particules supérieures à 2 mm de 5,33 à 22,84%. Cette teneur élevée en particules grossières conduit à une augmentation brutale de la valeur de la pente arithmétique. Voisine de zéro dans la majorité des cas, elle peut atteindre + 72,5 (Vergoyer). La plus forte valeur a été relevée sur le Dyck et constitue un cas unique (Fig. III.1) : la médiane atteint 750 μm et le sédiment est bien classé ($S_o = 2,02$). Les taux de particules supérieures à 250 μm (97,3%) et 2 mm (22,66%) conduisent au calcul d'un $Sk_a = 215$.

III.3. CLIMATOLOGIE

La région côtière du Nord-Pas de Calais bénéficie d'un climat océanique tempéré. Les masses d'eaux côtières présentent une faible inertie aux variations climatiques. La température de l'air passe par un maximum en juillet (20 à 21°C) et un minimum en hiver (température négative en 1985). Les plus fortes pluviosités sont enregistrées au printemps et en automne, les plus faibles en été (déficitaires de 50% en septembre-octobre).

III.4. COURANTOLOGIE

La marée est de type semi-diurne et présente la caractéristique d'avoir un montant plus court que le perdant d'environ 2 heures. Les

courants de marées sont alternatifs et parallèles à la côte mais le courant général dans le Pas-de-Calais et la partie méridionale de la Mer du Nord porte au Nord-Est à raison de 2,7 milles/jour.

III.5. HYDROGRAPHIE

III.5.1. Température

La température de l'eau suit au cours de l'année une courbe d'allure sinusoïdale analogue à celle de l'air (QUISTHOUDT, 1983). Aucune variation significative n'est décelable entre les différents niveaux de profondeur de chaque banc (tableau III.2).

Tableau III.2 :

Température par niveau et par banc en novembre 1984 (°C)

	Sommet	Pente	Creux
Bassure de Baas	13,86	12,93	12,91
Vergoyer	13,57	13,55	13,60
Dyck	12,99	-	13,00
Gravelines	12,82		

Les prélèvements montrent la présence d'un gradient thermique côte-large. Du fait de l'influence continentale et des échanges accrus, l'amplitude thermique augmente à proximité des côtes. Les eaux côtières (Gravelines, Dyck et Bassure) se refroidissent et se réchauffent plus vite que les eaux du large (Vergoyer).

III.5.2. Salinité

Les eaux du Vergoyer ont une salinité voisine de $35^{\circ}/_{\text{oo}}$. A l'opposé, celles de Gravelines présentent une salinité très souvent inférieure à $34^{\circ}/_{\text{oo}}$ qui est à relier aux apports continentaux. Les valeurs supérieures à $34^{\circ}/_{\text{oo}}$ ($34,4^{\circ}/_{\text{oo}}$ le 10/10/85) correspondent à des périodes de pluviosités déficitaires. L'influence terrestre se manifeste sur le Dyck encore proche de la côte ($33,6^{\circ}/_{\text{oo}}$ à $34,2^{\circ}/_{\text{oo}}$) mais elle est moindre sur la Bassure de Baas malgré la présence de la Canche (Salinité toujours supérieure à $34,00^{\circ}/_{\text{oo}}$).

III.5.3. Turbidité et M.E.S.

Ces deux paramètres ont tendance à augmenter avec le coefficient de

marée (QUISTHOUDT, 1983) et au niveau des formations dunaires où existe une remise en suspension liée à une modification courantologique. On retrouve cependant le gradient côte-large (Gravelines : 31 NTU ; Dyck : 5,30 NTU ; Bassure : 0,30 NTU ; Vergoyer : 0,20 NTU en novembre 1984). L'augmentation de la turbidité est également liée en période hivernale aux tempêtes et aux précipitations qui accroissent le débit des fleuves côtiers.

III.5.4. Paramètres liés à l'activité biologique

La présence des sels nutritifs est liée principalement aux cycles biologiques. Leur stock diminue lors du développement phytoplanctonique au printemps et est reconstituée en période hivernale à la suite de la dégradation des organismes morts et des déchets. Leur présence est également liée aux apports telluriques (rejets urbains, industriels, lessivages des sols...) qui peuvent quand ils deviennent importants, modifier le pouvoir tampon de l'eau de mer et déplacer l'équilibre des carbonates vers des pH plus acides (de 7,95 à 8,50 sur Gravelines et 8,01 à 8,88 sur le Dyck). L'augmentation printanière du pH est cependant, comme l'augmentation du taux d'oxygène dissous (7,53 ml O₂/l sur le Dyck en avril 1985 contre 5,53 ml O₂/l en novembre 1984 et 5,74 ml O₂/l en mai 1985) liée à la reprise de l'activité biologique.

Celle-ci se traduit par un bloom phytoplanctonique et une concentration maximale de la chlorophylle a qui a été notée lors des prélèvements de la mi avril 1984 (tableau III.3).

Tableau III.3 : Concentrations en chlorophylle a pour différentes périodes de l'année (mg m⁻³)

	11 et 19/4/84	17 et 18/10/85	15 et 19/11/84
Gravelines	15,65	8,95	6,69
Dyck (St)	12,84	10,80	1,38
Bassure de Baas (St)	11,66	4,16	1,04
Vergoyer (St)	6,38	4,56	0,74

Un second bloom automnal peut avoir lieu même si son apparition n'est pas simultanée sur chaque banc. Les poussées phytoplanctoniques "printemps 84" et "automne 85" montrent un net gradient Nord-Sud et dans une moindre mesure un gradient côte-large. Ces gradients sont encore une fois liés à la proximité de la côte. A Gravelines où les apports

continentaux et la remise en suspension due à une faible profondeur moyenne sont importants, les taux en sels nutritifs sont élevés (tableau III.4).

Tableau III.4 : Concentrations en sels nutritifs ($\mu\text{atg l}^{-1}$)
Prélèvements des 11 et 15 novembre 1984

	NH ₄ ⁺	NO ₂ ⁻	NO ₃ ⁻	SiO ₃ ⁻	PO ₄ ³⁻
Gravelines	3,16	0,52	14,2	10,00	1,20
Dyck (cr.)	1,79	0,40	11,90	7,90	0,95
Bassure de Baas (cr.)	0,31	0,34	11,20	6,50	0,99
Vergoyer (cr.)	-	0,31	2,40	2,70	0,37

Bien que les teneurs soient inférieures sur le Dyck et la Bassure de Baas à celles de Gravelines, on retrouve un cycle identique. Ces trois zones peuvent être considérées comme eutrophes. Quant au Vergoyer où aucune influence terrestre n'est décelée, les teneurs sont extrêmement faibles.

III.6. CONCLUSION A L'ETUDE HYDROLOGIQUE

L'étude hydrologique a porté sur plus d'un an et demi. Des prélèvements saisonniers ont été effectués sur chaque banc à chaque niveau bathymétrique et des prélèvements intermédiaires ont été réalisés sur les sommets.

L'ensemble des paramètres physico-chimiques et biologiques ne permettent pas d'observer de différences notables au sein de chaque banc. La présence d'un gradient côte-large est par contre clairement démontrée. On distingue 3 zones.

- Une zone côtière (Gravelines) directement soumise à l'influence terrestre. L'importance des rejets urbains et industriels provoque l'apparition d'un milieu eutrophe.

- Une zone "intermédiaire" (Dyck - Bassure de Baas) : l'influence continentale est moindre même si le milieu est encore considéré comme eutrophe.

- Une zone "du large" (Vergoyer) où l'influence terrestre est très atténuée sinon nulle.

CHAPITRE IV
ETUDE DE DIFFERENTS PEUPELEMENTS DE LA COMMUNAUTE
A OPHELIA BOREALIS

IV.1. ETUDE FAUNISTIQUE

Les précisions, les densités et les biomasses moyennes ont été calculées sur une période de un an en ne tenant compte que des prélèvements effectués entre novembre 1984 et octobre 1985.

IV.1.1. Précision des mesures

IV.1.1.1. Méthode

Il est intéressant de connaître les précisions des densités et des biomasses liées à 10 prélèvements quantitatifs. Nous avons utilisé l'algorithme de ELLIOTT (1971) [(in ELLIOTT et DESCAMPS (1973)] de formule :

$$n = \frac{S^2}{D^2 \bar{x}^2}$$

n : nombre de prélèvements quantitatifs à effectuer

S² : Variance de la grandeur considérée

D : erreur standard ou précision (PLANTE et LE LOEUFF, 1983) exprimée en pourcentage.

\bar{x} : valeur moyenne de la variable.

IV.1.1.2. Résultats

IV.1.1.2.1. Données numériques

La précision globale moyenne est de 13,7% pour la Bassure de Baas, 14,1% pour le Vergoyer, 13,2% pour le Dyck et 14% pour Gravelines. Ces valeurs sont tout à fait satisfaisantes puisque la plupart des chercheurs se contentent d'une précision de l'ordre de 20 à 25% quand il s'agit d'étudier l'aspect global du peuplement (PLANTE et LE LOEUFF, 1983).

Cette précision est indépendante de la bathymétrie et de la saison de prélèvements (12%, 16%, 12% et 14% pour l'automne, l'hiver, le printemps et l'été.

Les annélides présentent la meilleure précision annuelle (16,2% et 13,8% sur la Bassure de Baas et le Vergoyer) suivis des amphipodes (32,1% et 35,6% sur ces mêmes bancs). Pour les autres groupes (mollusques, décapodes, échinodermes...), les précisions varient en fonction des effectifs et peuvent atteindre 60%.

IV.1.1.2.2. Données pondérales

Calculée sur les bancs de la Bassure de Baas et de Gravelines, la précision varie de 14,7 (été) à 32,5% (hiver) avec une moyenne annuelle d'environ 20%. Sensiblement égale pour les annélides (29%) et les amphipodes (31%), la précision augmente notablement chez les groupes où surviennent de rares mais gros individus.

IV.1.2. Généralités

L'ensemble des prélèvements effectués sur chaque banc et à chaque niveau bathymétrique a permis de recenser 133 taxons d'endofaune et d'épifaune vagile (annexe 2) répartis de la façon suivante : .

Annélides : 47 espèces

- errantes : 23

- sédentaires : 24

Mollusques : 17 espèces

- Gastéropodes : 1

- Lamellibranches : 16

Crustacés : 60 espèces

- Mysidacés : 5

- Cumacés : 7

- Tanaidacés : 1

- Isopodes : 4

- Amphipodes : 26

- Décapodes : 17

Echinodermes : 8 espèces

Cordés : 1 espèce

Ce sont les crustacés (45% des espèces) et particulièrement les amphipodes (20% des espèces) qui, avec les annélides (35% des espèces) dominent la communauté à Ophelia borealis. Cette répartition est très proche de celles observées par VANOSMAEL et coll. (1982) sur cette même

communauté et par WITHERS et THORP (1978), RACHOR et GERLACH (1978) sur des communautés voisines.

Le Vergoyer présente la plus grande richesse spécifique. On y dénombre 39 espèces contre 80 sur la Bassure de Baas, 77 sur le Dyck et 46 sur Gravelines. La répartition des groupes faunistiques est sensiblement la même pour chacun des bancs excepté pour le Vergoyer qui présente une plus grande richesse spécifique en mollusques (tableau IV.1).

Tableau IV.1

Répartition des différents groupes faunistiques par banc

	Bassure de Baas	Vergoyer	Dyck	Gravelines
Annélides	30	33	31	17
errantes	15	18	15	9
sédentaires	15	15	16	8
Mollusques	6	15	8	8
Crustacés	35	36	33	18
Mysidacés	2	2	3	4
Cumacés	4	5	4	4
Isopodes	3	3	1	0
Amphipodes	15	19	17	10
Décapodes	11	7	8	7
Echinodermes	8	4	4	2
Cordés	1	1	1	1

Numériquement ce sont les annélides avec 65% des individus et les crustacés qui dominent la communauté. Cette co-dominance ainsi que la faible part prise par les mollusques s'expliquent selon WITHERS et THORP (1978) par les sévères conditions hydrodynamiques.

Les principales espèces sont données par ordre de densités annuelles décroissantes (tableau IV.2).

Elles constituent "le noyau de la communauté" au sens où l'entend GLEMAREC (1969) *in* DESSAINT (1987). Cette liste inclut les 11 espèces citées par DESSAINT (1987) auxquelles s'ajoutent Echinocardium cordatum, Chaetozone setosa, Urothoe brevicornis et Ophiura albida.

Tableau IV.2 :
Principales espèces de la communauté à Ophelia borealis
par ordre de densités annuelles décroissantes

Rang	Espèce	d
1	<u>Magelona papillicornis</u>	90
2	<u>Bathyporeia elegans</u>	50
3	<u>Nephtys cirrosa</u>	47
4	<u>Scoloplos armiger</u>	38
5	<u>Gastrosaccus spinifer</u>	27
6	<u>Bathyporeia guilliamsoniana</u>	24
7	<u>Echinocardium cordatum</u>	17
8	<u>Spiophanes bombyx</u>	16
9	<u>Chaetozone setosa</u>	8
10	<u>Spio filicornis</u>	7
11	<u>Ophelia borealis</u>	7
12	<u>Nerine bonnieri</u>	4
13	<u>Urothoe brevicornis</u>	4
14	<u>Ophiura albida</u>	3,5
15	<u>Pontocrates altamarinus</u>	2

IV.1.3. Etude numérique

IV.1.3.1. Variations faunistiques inter-bancs

Les densités annuelles varient de 541 individus/m² sur Gravelines à 212 individus/m² sur la Bassure de Baas. Les densités sur le Dyck et le Vergoyer sont sensiblement égales (318 individus/m² et 341 individus/m²).

Parmi les 15 premières espèces classées, 8 sont communes aux 4 bancs et font partie du "noyau de la communauté". Très proches, les cortèges ne diffèrent que par les rangs occupés par les espèces (tableau IV.3). Les amphipodes haustoridae en général et particulièrement Bathyporeia elegans et surtout Bathyporeia guilliamsoniana (29 individus/m² et 65 individus/m² sur le Dyck et sur Gravelines) sont nettement mieux représentés en Mer du Nord qu'en Manche (< 1 individu/m² et 3 individus/m² sur la Bassure et le Vergoyer). Ce phénomène ne s'explique ni par la granulométrie (§ III.2) ni par les caractères hydrologiques (paragraphe III.5). Selon DESSAINT (1987), Bathyporeia guilliamsoniana serait associé à des niveaux de surcharge métallique qui caractérisent justement les bancs du Dyck et de Gravelines.

La situation est analogue pour les mollusques. Les deux principales espèces Spisula ovalis et Abra alba sont très rares en Manche (entre 0,1 et 0,2 individus/m²) et beaucoup plus communes en Mer du Nord et

TABLEAU IV.3 : DENSITES ANNUELLES (d) ET MAXIMALES (dm) DES PRINCIPALES ESPECES PAR BANC

Rang	Bassure de Baas			Vergoyer			Dyck			Gravelines		
	Espèce	d	dm	Espèce	d	dm	Espèce	d	dm	Espèce	d	dm
1	G. spinifer	40	135	S. armiger	116	1178	M. papillicornis	100	928	M. papillicornis	246	931
2	N. cirrosa	39	77	N. cirrosa	47	105	N. cirrosa	48	94	B. elegans	137	238
3	E. cordatum	25	199	E. cordatum	33,5	226	B. elegans	34	149	B. guilliamsoniana	65	164
4	S. armiger	20	56	C. setosa	31	29	S. bombyx	31	73	N. cirrosa	55	55
5	B. elegans	16	51	G. spinifer	21	143	B. guilliamsoniana	29	150	G. spinifer	24	100
6	O. borealis	14	41	S. bombyx	16	65	G. spinifer	21	66	S. bombyx	14	31
7	S. filicornis	11	49	M. papillicornis	12	50	U. brevicornis	10	31	S. armiger	7	10
8	A. acutifrons	10	82	B. elegans	9	28	N. bonnieri	10	42	E. cordatum	5	11
9	S. bombyx	8	7	O. albida	6	37	O. borealis	9,5	35	P. altamarinus	5	13
10	O. albida	3	17	E. spinigera	4	24	S. armiger	9	29	N. bonnieri	4,5	8
11	M. papillicornis	3	13	S. filicornis	4	7	S. filicornis	9	24	S. filicornis	4,5	16
12	N. bonnieri	2	6	B. guilliamsoniana	3	9	E. cordatum	3	9	U. poseidonis	4,4	12
13	G. lapidum	1,5	5	M. agillis	2	10	O. albida	2	15	D. bradyi	3,5	10
14	E. spinigera	1,5	9	O. borealis	2	11	U. elegans	1,5	13	C. setosa	2	2
15	P. fulgens	1	9	M. obtusata	2	22	P. altamarinus	1	2	O. borealis	1	4

TABLEAU IV.4 : DENSITES ANNUELLES (d) ET MAXIMALES (dm) DES PRINCIPALES ESPECES PAR NIVEAU BATHYMETRIQUE

Rang	Sommet			Pente			Creux		
	Espèce	d	dm	Espèce	d	dm	Espèce	d	dm
1	G. spinifer	28	201	N. cirrosa	54	66	S. armiger	115	1178
2	N. cirrosa	20	40	E. cordatum	43	226	M. papillicornis	85	928
3	O. borealis	11	35	M. papillicornis	26	208	N. cirrosa	54	105
4	S. filicornis	8	17	S. armiger	25	75	S. bombyx	30	73
5	E. cordatum	6	41	B. elegans	22	53	G. spinifer	29	143
6	S. bombyx	6	14	C. spinifer	21,5	226	C. setosa	27	229
7	B. elegans	4	149	S. bombyx	20	55	B. elegans	23	91
8	S. armiger	4	31	B. guilliamsoniana	18	150	E. cordatum	12	62
9	M. papillicornis	4	10	S. filicornis	10	49	B. guilliamsoniana	12	47
10	E. spinigera	3	24	O. borealis	8	41	A. acutifrons	10	82
11	N. bonnieri	2	5	U. brevicornis	7	31	O. albida	9	37
12	P. fulgens	15	4	N. bonnieri	7	42	O. borealis	7	29
13	N. longosetosa	1	3	C. setosa	3	14	U. brevicornis	5	22
14	P. altamarinus	1	2	M. agillis	3	9	S. filicornis	4,5	10
15	U. brevicornis	0,5	2	U. elegans	1	13	A. swammerdami	0,5	4



particulièrement sur Gravelines (3 individus/m² et 1 individu/m²).

IV.1.3.2. Caractères généraux de la faune

Le nombre d'espèces recensées sur les sommets de bancs est peu élevé (39 en moyenne). Le cortège est constitué d'espèces particulièrement bien adaptées aux fortes conditions hydrodynamiques qui règnent à cette faible profondeur (tableau IV.4). Ainsi, les formes dominantes sont mobiles et fousseuses (VANOSMAEL et coll., 1982).

Parmi les annélides, on trouve des nephtyidae (Nephtys cirrosa et Nephtys longosetosa) dont l'activité fousseuse a été bien étudiée (TREVOR, 1976 ; RETIERE, 1979). Nephtys cirrosa est une des espèces caractéristiques des environnements à haute énergie en Manche-Mer du Nord (HOLMES, 1949 ; HAMOND, 1966 ; LAGARDERE, 1971 ; MONBET, 1972 ; EAGLE, 1973 ; HILY, 1976 ; WARWICK et DAVIES, 1977 ; TYLER et SHACKLEY, 1980) et en Méditerranée où sa présence est étroitement liée à la biocénose des sables et fins graviers sous influence des courants de fond (PICARD, 1965 ; MASSE, 1962).

De même, Ophelia borealis est caractéristique des milieux dunaires (HILY, 1976 ; VANOSMAEL et coll., 1982) comme tous les membres de la famille des ophelidae (HOLMES, 1949 ; MAC INTYRE, 1958 ; MASSE, 1962 ; BELLAN, 1964 ; RETIERE, 1972 ; AMOUROUX, 1974b ; WITHERS et THORP, 1978 ; RIVAIN, 1983)

Les autres annélides classés sont des sédentaires. Scoloplos armiger et Magelona papillicornis ne possèdent pas de tube et sont d'excellents fousseurs bien adaptés à la vie dans les sables (HARTMANN-SCHRODER, 1971) de même que Paraonis fulgens (RODER, 1971 in FAUCHALD et JUMARS, 1979). Enfin les spionidés Spio filicornis, Spiophanes bombyx et Nerine bonnieri vivent enfouis dans le sédiment et peuvent quitter leur tube pour effectuer de petits déplacements, ne remontant à la surface que pour se nourrir. Ces 5 dernières espèces sont en effet des "surface deposit feeder" (RASMUSSEN, 1973 ; FAUCHALD et JUMARS, 1979 ; DAUER et coll., 1981). Cette mobilité explique pourquoi ces espèces sont dominantes alors qu'on attend généralement les "surface deposit feeder" sur vases ou vases sableuses (PEARSON, 1970 ; RHOADS et YOUNG, 1970).

Les haustoridés (Bathyporeia spp., Urothoe spp.) sont également bien adaptés à ce type de milieu (MASSE, 1972a ; MONBET, 1972 ; HILY, 1976 ; GUILLOU, 1980). Aptes aux déplacements par toutes conditions (AMOUROUX,

1974b), ces petits crustacés sont capables de s'enfouir rapidement (WITHERS et THORP, 1978) en moins d'une seconde (NICOLAISEN et KANNEWORFF, 1969) de même que Gastrosaccus spinifer. Ce mysidacé est lui aussi très commun dans des zones de fort hydrodynamisme (GLEMAREC, 1969 ; LAGARDERE, 1971 ; MONBET, 1972) et passe même plus de temps dans le sable que les espèces du genre Bathyporeia (RASMUSSEN, 1973). Signalons enfin que l'isopode Eurydice spinigera et le cumacé Diastylis bradyi sont eux aussi parfaitement adaptés (AMOUREUX, 1974b ; HILY, 1976).

IV.1.3.3. Variations bathymétriques

En règle générale, la densité augmente avec la bathymétrie (tableau IV.5). Plusieurs raisons peuvent être invoquées.

Tableau IV.5 :

Richesse spécifique et densité par banc et par niveau bathymétrique

Richesse spécifique	Bassure de Baas			Vergoyer			Dyck			Gravelines
	80			89			77			
	St	P	Cr	St	P	Cr	St	P	Cr	
	34	41	58	32	47	67	50	51	65	46
Densité	212			341			318			541
	87	273	274	125	250	646	171	357	500	

IV.1.3.3.1. Augmentation du nombre d'espèces avec la bathymétrie

Le nombre d'espèces augmente avec la bathymétrie (tableau IV.5) grâce à la diminution de l'hydrodynamisme et au faible enrichissement en particules fines et en sables grossiers et fins graviers (§ III.2). On relève ainsi suivant la classification de GLEMAREC (1969) des espèces sabulicoles sales (Lumbrineris gracilis, Poecilochaetus serpens) sabulicoles tolérantes (Lanice conchilega, Nephtys hombergii, Ampelisca spinipes, Lagis koreni) sabulicoles vasicoles (Acrocnida brachiata), mais aussi des espèces sabulicoles gravellicoles comme Nephtys caeca, Glycinde nordmanni, Lumbrineris fragilis, Spisula ovalis, Glycera lapidum, Glycera gigantea (MASSE, 1962 ; BELLAN, 1964 ; GLEMAREC, 1969, 1971 ; GUILLE, 1971b) ou gravellicoles telle Eteone longa (GLEMAREC, 1969) et enfin

ubiquistes (Ophiura albida, Abra alba).

IV.1.3.3.2. Augmentation de la densité des espèces des sommets

Certaines espèces occupent préférentiellement les sommets. Avec l'augmentation de la profondeur, leur présence devient sporadique et leur densité diminue (Ophelia borealis, Eurydice spinigera, Nephtys longosetosa). D'autres ont une répartition indépendante de la profondeur comme Echinocardium cordatum, Gastrosaccus spinifer ainsi que les haustoridae. Seul Bathyporeia guilliamsoniana semble quelque peu préférer les creux. Selon FINCHAM (1971), cette espèce affectionne des sédiments plus grossiers que ceux occupés par Bathyporeia elegans et tolère beaucoup mieux une augmentation du taux de pélites (FINCHAM, 1973).

Mais la plupart des espèces voient leur densité augmenter avec la bathymétrie. Ceci est particulièrement vrai pour Scoloplos armiger (4, 25, 125) (Densités correspondant aux sommets, pentes et creux), Chaetozone setosa (< 0,5, 3, 27), Magelona papillicornis (4, 26, 85), Spiophanes bombyx (6, 20, 30), Nephtys cirrosa (20, 54, 54). Les densités annuelles sont d'autant plus fortes pour certaines d'entre elles que de fortes concentrations ont été observées après recrutement (Tableau IV.6).

Tableau IV.6 :

Densités de quelques espèces après recrutement

Espèce (juvéniles)	Site et Date	Densité (st. pente, creux)
<u>Magelona papillicornis</u>	Dyck 11/9/85	(1, 208, 928)
	Gravelines 11/9/85	931
	Gravelines 18/10/85	509
<u>Chaetozone setosa</u>	Vergoyer 15/6/85	(1, 14, 299)
<u>Scoloplos armiger</u>	Vergoyer 15/6/85	(1, 75, 1178)
<u>Ampharete acutifrons</u>	Bassure 19/11/84	(0, 0, 82)
	Bassure 17/10/85	(0, 0, 32)
<u>Nephtys cirrosa</u>	Bassure 15/6/85	(0, 20, 30)
	Vergoyer 15/6/85	(2, 2, 89)

IV.1.3.3.3. Existence de "nuages"

Les Amphipodes Bathyporeia guilliamsoniana et Bathyporeia elegans en Mer du Nord et Gastrosaccus spinifer sur chaque banc, peuvent former des

nuages de 250 individus/m² indépendamment de la bathymétrie.

Ces formations ont déjà été signalées par MONBET (1972) et HILY (1976) et peuvent apparaître en toute saison à l'exception de Gastrosaccus spinifer dont les nuages n'ont été observés qu'en été. Un nuage d'Atylus swammerdami (2074 individus/m²) a été observé sur le creux du Dyck le 28/8/84. Selon AMOUROUX (1974b), ces nuages plus ou moins difficiles à localiser sont liés à l'éthologie alimentaire de cette espèce qui se nourrit de cadavres.

Echinocardium cordatum constitue un cas particulier. Cette espèce présente souvent des densités voisines de 10 individus/m². On peut cependant la trouver en tâches d'individus de même taille (20 mm environ) mais uniquement sur les pentes.

	Sommet	Pente	Creux
Vergoyer 17/10/85	2	226	32
Bassure 17/10/85	9	199	62

Le problème de l'échantillonnage d'Echinocardium cordatum a déjà été soulevé (MASSE, 1972a). La profondeur d'enfouissement dépend à la fois du type de sédiment et de la taille des individus (BUCHAMAN, 1966 ; PEQUIGNAT, 1970 in BIANCHI et MASSE, 1975).

Si les juvéniles se situent de préférence sur les pentes, les adultes sont présents à tous les niveaux et leur densité augmente avec la bathymétrie. On estime à 100%, 15%, 80% les pourcentages d'adultes sur les sommets, les pentes et les creux. Il semble que ces animaux forment des groupes de classe d'âge unique. On peut émettre l'hypothèse suivante : les adultes ont tendance à s'enfouir à une quinzaine de cm dans les sables bien drainés (BUCHAMAN, 1966). Ceci expliquerait pourquoi les individus capturés sur les sommets sont rares et souvent brisés. Avec la profondeur, l'intensité de l'hydrodynamisme diminue, les Echinocardium peuvent remonter à la surface du sédiment : ils sont à portée des mâchoires de la benne d'où l'augmentation de densité observée. Les juvéniles sont, quant à eux, tenus de se trouver près de la surface pour s'alimenter. Ne pouvant supporter les conditions trop rigoureuses des sommets, ils se réfugient plus bas, principalement sur les pentes.

Il semble donc que les résultats observés soient dus à l'éthologie de cette espèce. C'est pourquoi URSIN (1960) et PEQUIGNAT in MASSE (1962)

émettent des réserves sur son échantillonnage sur les bancs sableux et sur les dunes hydrauliques.

IV.1.3.4. Diagrammes rangs-fréquences

La signification des abréviations des espèces est donnée en annexe 3.

L'indice de diversité et l'équitabilité varient de $H' = 1,13$ et $E = 0,39$ à $H' = 3,83$ et $E = 0,89$ et ne montrent aucune relation avec le banc ou la bathymétrie.

Les effectifs variables, la présence de nuages de petits crustacés, les fortes densités d'espèces ayant subi un recrutement n'affectent que rarement l'allure des diagrammes rangs-fréquences qui présentent des allures typiques de systèmes matures (Fig. IV.1). Seules les fortes densités consécutives aux recrutements de Magelona papillicornis (Fig. IV.2a) et aux recrutements simultanés de Scoloplos armiger, Chaetozone setosa et Nephtys cirrosa (Fig. IV.2b) rapprochent les courbes du type 1 ou juvénile de FRONTIER.

IV.1.3.5. Dispersion spatiale

IV.1.3.5.1. Méthode

Plusieurs méthodes d'étude de la distribution spatiale existent (GAGE et GEEKIE, 1973 ; HEIP, 1975 ; REISE, 1979). Nous avons choisi celle d'ELLIOTT et DECAMPS (1973).

Une tendance vers un mode de distribution peut être évaluée au moyen de l'indice de dispersion (ou coefficient de surdispersion de FISHER (FISHER, 1954 in FRONTIER, 1973)

$$I = \frac{S^2}{\bar{x}}$$

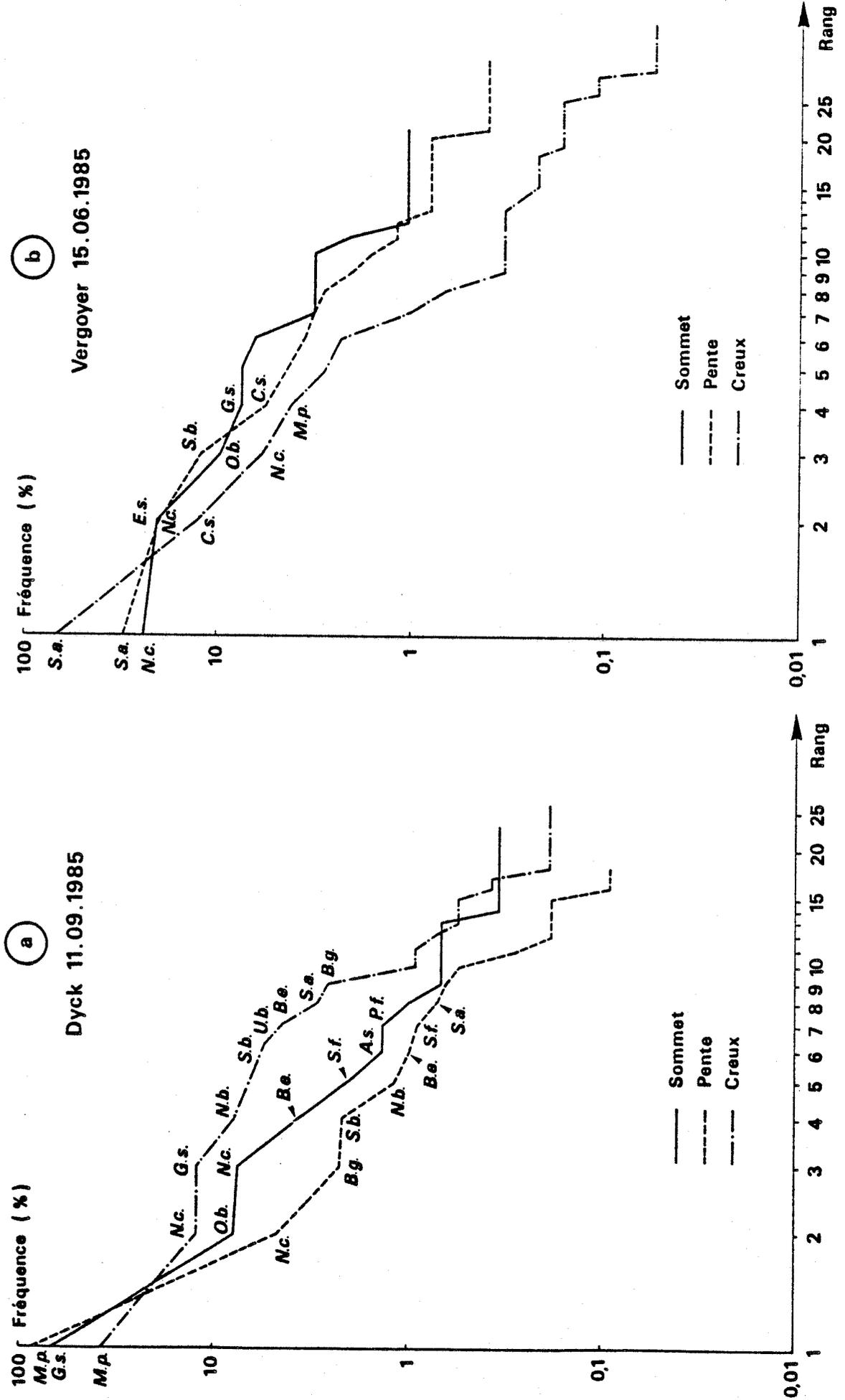
où S^2 et \bar{x} sont les variance et moyenne de l'échantillon.

La répartition des individus se fait au hasard quand I tend vers 1. Elle est régulière quand $S^2 < \bar{x}$ et contagieuse quand $S^2 > \bar{x}$.

La signification des écarts à l'unité peut être testée par 2 méthodes :

- 1° - Méthode d'ANDREAWARTHA et BIRCH (1954) in DAUVIN (1979)

Fig. IV .2 : Diagrammes Rangs - Fréquences des abondances numériques



$$J = 2 \sqrt{\frac{2n}{(n-1)^2}}$$

l'écart sera significatif au risque $P = 5\%$ quand $(I - 1) > J$.

- 2^o - Conformité avec une loi de Poisson (ELLIOTT et DECAMPS, 1973).

$$\chi^2 = S^2(n-1)/\bar{x} = I(n-1)$$

La conformité avec une loi de Poisson est acceptée au risque de 5% si la valeur du χ^2 est comprise entre les seuils appropriés de signification à 5% pour $V = n - 1$ degrés de liberté.

Si n est > 31 , on calcule :

$$d = \sqrt{2\chi^2} - \sqrt{2v-1}$$

dont la conformité avec une loi de Poisson est acceptée à 5% de risque si $|d| < 1,96$. Bien que le premier test soit fréquemment employé (HOLMES, 1950 ; BUCHAMAN, 1966 ; ANGEL et ANGEL, 1967), BATEMAN (1950) in GAGE et GEEKE, 1973 émet des réserves pour son utilisation si le nombre d'individus par unité de prélèvement est inférieur à 5 alors que le second test donne d'excellents résultats pour $\bar{x} \geq 5$ et des résultats encore satisfaisants pour $\bar{x} < 5$.

Notons qu'une conformité avec une loi de Poisson n'implique pas une distribution au hasard. Elle indique que celle-ci n'est pas contredite ou encore que la surdispersion est trop faible pour être affirmée (FRONTIER, 1973).

IV.1.3.5.2. Résultats

Nous avons formulé l'hypothèse, pour les espèces étudiées, que leur distribution spatiale était la même pour une même période de prélèvement quels que soient le site et la bathymétrie. La totalité des résultats est donnée dans le tableau IV.7

Les distributions régulières sont rares chez les animaux marins (REISE, 1979) et aucun cas n'a été décelé dans cette étude. Spio filicornis, Spiophanes bombyx, Chaetozone setosa, Scoloplos armiger, Ampharete acutifrons montrent une répartition contagieuse qui confirme les résultats de ROSENBERG (1974), DAUVIN (1979) et REISE (1979). La distribution contagieuse est également mise en évidence pour Magelona papillicornis, Ophelia borealis et pour les petits crustacés que l'on



TABLEAU IV, 7 : REPARTITION SPATIALE DE QUELQUES ESPECES (COMMUNAUTE A OPHELIA BOREALIS)

A : AGGREGATION - P : DISTRIBUTION AU HASARD

Espèces	Automne				Hiver				Printemps				Été			
	I	\bar{X}	n	D	I	\bar{X}	n	D	I	\bar{X}	n	D	I	\bar{X}	n	D
<i>Nephtys cirrosa</i>	1,48	5,31	110	A	1,19	4,3	50	P	1,89	6,5	120	A	1,27	4,48	90	P
<i>Nerine bonnieri</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1,84	4,2	10	P
<i>Spio filicornis</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	3,17	4,4	20	A	3,35	3,9	30	A
<i>Spiophanes bombyx</i>	9,16	5,35	20	A	4,18	6,8	10	A	2,67	5,14	50	A	92,57	13,6	10	A
<i>Magelona papillicornis</i>	21,28	50,9	10	A	-	-	-	-	2,13	5	10	A	64,74	68,87	30	A
<i>Chaetozone setosa</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	12,88	22,9	10	A	-	-	-	-
<i>Scoloplos armiger</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	80,65	35,18	40	A	-	-	-	-
<i>Ophelia borealis</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	3,68	3,06	40	A	1,86	3,35	20	A
<i>Ampharete acutifrons</i>	7,28	8,2	10	A	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Gastrosaccus spinifer</i>	14,33	13,63	30	A	-	-	-	-	6,73	6,92	20	A	19,92	9,28	90	A
<i>Urothoe brevicornis</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	2,47	4,65	20	A	-	-	-	-
<i>Bathyporeia elegans</i>	14,89	9,72	60	A	9,08	9,32	50	A	5,99	6,31	70	A	25,51	13,43	60	A
<i>Bathyporeia guilliamsoniana</i>	9,36	8,37	30	A	8,12	10,6	20	A	1,19	2,95	20	P	13,25	16,4	10	A
<i>Ophiura albida</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	1,11	4,1	10	P	10,35	9,77	30	A
<i>Echinocardium cordatum</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-

trouve en nuages plus ou moins denses. Ceci est en contradiction avec les données de CLARKE et MILNE (1955) qui décrivent pour Scoloplos armiger, Spiophanes bombyx, Bathyporeia elegans et Urothoe brevicornis des distributions au hasard.

La surdispersion est trop faible pour être décelable chez Nerine bonnieri et Ophiura albida. De même pour Nephtys cirrosa en hiver et en été et Bathyporeia guilliamsoniana au printemps.

Le type de distribution peut varier au cours de l'année en fonction de facteurs éthologiques ou reproductifs (PLANTE et LE LOEUFF, 1983). BUCHAMAN (1966) décrit des populations d'Echinocardium cordatum en larges tâches à l'intérieur desquelles la densité décroît du centre vers la périphérie. Si la répartition se fait au hasard à l'intérieur de celles-ci durant la majeure partie de l'année, elle est de type contagieuse pendant la période de reproduction durant les mois de juin, juillet-août, que les individus soient mûres ou non. Ce phénomène se trouve confirmé par le type de distribution observé ici en été pour de jeunes individus.

L'agrégation est un mode de répartition très répandu en milieu marin (REYS, 1971 ; GAGE et GEEKIE, 1973 ; REISE, 1979).

Les résultats doivent cependant être considérés avec réserve. Différentes distributions peuvent se superposer ou varier dans le temps (PLANTE et LE LOEUFF, 1983). De plus, l'agrégation semble corrélée avec l'abondance (CLARKE et MILNE, 1955 ; ROSENBERG, 1972) et la loi de Poisson est souvent vérifiée pour les petits effectifs (FRONTIER, 1973) qui sont en général caractéristiques des communautés de sables fins.

IV.1.4. Etude pondérale

Les biomasses annuelles varient de 0,9 g/m² sur la Bassure à 1,61 g/m² sur Gravelines. Elles sont pratiquement égales sur le Vergoyer et le Dyck (1,45 g/m² et 1,55 g/m²). La biomasse augmente avec la bathymétrie parallèlement aux nombres d'espèces et d'individus.

IV.1.4.1. Etude pondérale par groupe faunistique

L'ensemble des données pondérales est résumé dans le tableau IV.8. Le groupe "divers" (nématodes et némertes) ne présente que peu d'intérêt. Sa contribution à la biomasse (0,2 à 0,4%) est surtout due aux némertes du genre Cerebratulus.



TABLEAU IV.8 : REPARTITION ANNUELLE MOYENNE DE LA BIOMASSE PAR BANC ET PAR NIVEAU BATHYMETRIQUE

	Bassure de Baas			Vergoyer			Dyck			Gravelines
	St	Pente	Creux	St	Pente	Creux	St	Pente	Creux	
	896,43			1447,24			1546,97			
Biomasse annuelle	426,17	973,32	1289,79	860,20	1137,67	2343,86	612,76	1753,44	2274,70	
Moyenne \bar{B}_m mg/m ²										1606,81
Divers	31,13	22,68	2,50	58,08	45,75	56,79	6,49	70,38	21,08	19,96
Annélides	249,98	593	550,06	309,99	475,62	500,50	484,16	620,30	796,70	479,81
Mollusques	0	2,3	150,50	0,55	167,87	47,00	3,73	43,10	106,06	178,54
Crustacés	42,25	198,31	191,32	338,29	192,86	350,65	118,35	121,23	165,80	186,64
Mysidacés	36,37	24,72	30,42	22,56	17,08	68,50	80,53	21,10	2,94	18,23
Cumacés	0,003	0,03	0,86	0,31	1,89	0,04	0,23	0,71	0,48	2,07
Isopodes	0,84	0,96	0,24	23,50	1,73	1,58	0,07	0,41	0	0
Amphipodes	2,27	9,88	20,04	3,03	14,41	9,87	13,83	83,99	102,46	93,45
Décapodes	2,77	162,72	139,76	288,89	157,75	270,66	23,69	15,02	59,92	72,89
Echinodermes	102,81	157,03	395,47	153,29	255,57	1388,22	0,03	898,43	1185,06	741,86

Certains groupes sont peu importants au regard de la biomasse. La part des cumacés est négligeable (de 0,0007% à 0,07% maximum) et provient en grande partie de Diastylis bradyi et accessoirement de Pseudocuma longicornis et Bodotria scorpioïdes. De même les isopodes, avec une seule espèce Eurydice spinigera, participent généralement pour moins de 0,2% à la biomasse totale mais peuvent atteindre 2,73% sur le sommet du Vergoyer (19 individus/m² pour 59,35 mg/m² soit 17,9% de la biomasse totale du prélèvement le 15/6/85).

La contribution à la biomasse des mysidacés est de 3,20% pour l'ensemble de la communauté. Elle varie de 0,13% à 13,14% (creux et sommet du Dyck) ; elle est due pour 0,10% et 10,53% à Gastrosaccus spinifer (occasionnellement Gastrosaccus normani, Paramysis helleri, Shistomysis spiritus). La biomasse de cette espèce est avant tout liée à l'existence de nuages qui n'apparaissent qu'en été. La biomasse maximale a été relevée sur le sommet de la Bassure le 17/10/85 : 109,49 mg soit 30,28% de la biomasse du prélèvement.

Les crustacés décapodes et les mollusques constituent des groupes d'un type particulier. Leur contribution à la biomasse totale est généralement faible mais peut devenir importante par la présence d'un ou plusieurs individus de grosse taille. Les espèces du genre Liocarcinus (L. holsatus, L. pusillus, L. depurator), Pagurus bernhardus, Corystes cassivelaunus peuvent avec un seul représentant totaliser jusqu'à 59% de la biomasse totale d'un prélèvement. Pinnotheres pisum joue un rôle négligeable ; il est dans cette communauté associé à Spisula ovalis. Ce lamellibranche est le principal représentant des Mollusques, en particulier sur Gravelines. Il y est présent à chaque prélèvement (1 à 6 individus/m²) et totalise 94% de la biomasse des mollusques eux mêmes responsables de 11% de la biomasse totale. Les autres représentants les plus courants sont Abra alba ainsi que Montacuta ferruginosa que l'on retrouve associée à des adultes d'Echinocardium cordatum.

Les Mollusques peuvent être absents (sommet de la Bassure de Baas). Leur biomasse est très variable (0,06% à 14,76%) ; elle est fonction, comme pour les décapodes, de la présence de gros individus (Ensis arcuatus, Natica alderi et plusieurs espèces des genres Tellina [(T. tenuis, T. fabula) et Angulus (A. pygmaeus, A. donacinus)]. Elle peut atteindre avec Ensis arcuatus 29,2% de la biomasse totale sur la pente du Vergoyer le 6/2/86.

Bien que présentant des densités parfois importantes, les Amphipodes ne jouent qu'un rôle secondaire. Leur biomasse augmente avec la profondeur mais reste avant tout liée à la présence de nuages tout comme pour les Mysidacés. De 2,27 mg/m² (0,53%) sur le sommet de la Bassure de Baas, elle est de 102,46 mg/m² (4,50%) sur le creux du Dyck mais peut constituer 20% de la biomasse du prélèvement (2074 Atylus swammerdami/m² soit 340,21 mg le 28/8/84 sur le creux du Dyck). Elle est nettement supérieure en zone Nord. Ce sont les haustoridés avec Bathyporeia guilliamsoniana, Bathyporeia elegans et Urothoe brevicornis (accessoirement Urothoe elegans et sur Gravelines Urothoe poseidonis) qui sont les principales espèces en constituant 11,24% à 88,66% de la biomasse des Amphipodes.

Les échinodermes forment un groupe dont la biomasse, à une exception près (0,005% sur le sommet du Dyck) est toujours importante, constituant de 24,1% à 59,2% de la biomasse totale. Si Ophiura albida peut jouer un rôle sur les creux (37 individus/m² pour 57,1 mg soit 10,92% des Echinodermes et 5,7% de la biomasse totale le 6/2/85 sur le creux du Vergoyer), c'est Echinocardium cordatum qui est responsable de la presque totalité de la biomasse. Celle-ci augmente avec la bathymétrie parallèlement à la densité des adultes dont le poids à l'unité peut atteindre 1196,90 mg.

Les Annélides, enfin, constituent le groupe qui apporte la majeure contribution à la biomasse (tableau IV.8). De 21,4% sur le creux du Vergoyer à 71,9% sur le sommet du Dyck, la contribution moyenne est d'environ 41%, ce qui rejoint les observations de MAC INTYRE et ELEFThERIOU (1968), BUCHAMAN et WARWICK (1974) et KIRKEGAARD (1978b) qui soulignent l'importance pondérale des annélides en milieu sablo-vaseux. Bien que leur biomasse augmente avec la profondeur, leur contribution diminue. (Tableau IV.9).

Tableau IV.9

Contribution moyenne à la biomasse des annélides par niveau bathymétrique (%)

	Bassure de Baas	Vergoyer	Dyck	Gravelines
Sommet	58,7	36	79,0	29,9
Pente	60,9	41,8	35,4	
Creux	42,7	21,4	35,0	

Ce sont les nephtydae avec Nephtys cirrosa, Nephtys longosetosa, Nephtys caeca et Nephtys hombergii qui contribuent le plus à la biomasse des Annélides. On peut exceptionnellement les retrouver associés dans un seul prélèvement (creux de la Bassure de Baas le 19/11/84) où elles totalisent 47% de la biomasse totale. Les nephtydae totalisent de 3,17% (N. cirrosa, sommet du Vergoyer le 6/2/85) à 91,4% (N. cirrosa ; N. longosetosa ; N. caeca à Gravelines le 19/4/84). C'est cependant N. cirrosa qui demeure la principale espèce (6,7 à 25,4%), les autres n'apparaissent qu'à 1 ou 3 exemplaires maximum.

Parmi les autres annélides, on peut citer Ophelia borealis (6,8 à 45,2% de la biomasse sur les sommets), Nerine bonnieri, Spiophanes bombyx et Spio filicornis. Magelona papillicornis (22,5% ; Gravelines le 11/9/85) et Scoloplos armiger (34,8% ; pente du Vergoyer le 15/6/85) peuvent constituer une part importante de la biomasse à la suite de recrutements.

Enfin, des individus de forte taille (Anaitides groenlandica, Eteone longa, Glycera gigantea, Lumbrineris fragilis et Travisia forbesi) peuvent également intervenir pour une part non négligeable (5%).

IV.1.4.2. Diagrammes rangs-fréquences

La diversité varie de $H' = 1,11$ à $H' = 3,39$ et l'équitabilité de $E = 0,30$ à $E = 0,69$. Comme pour les données numériques, il n'existe aucune relation avec le banc ou la profondeur.

La biomasse est dominée par les annélides, en particulier Nephtys cirrosa, Nephtys longosetosa et Ophelia borealis qui partagent les premiers rangs avec Echinocardium cordatum, Gastrosaccus spinifer, Bathyporeia guilliamsoniana et Bathyporeia elegans. Malgré quelques espèces rares mais très contributives, l'allure des diagrammes rangs-fréquences reste celle de systèmes matures (Fig. IV.3). Il n'existe qu'un seul exemple de courbe "juvénile" (Fig. IV.4) et celui-ci n'est pas lié à des recrutements occasionnels comme c'était le cas lors de l'étude numérique.

IV.1.5. Peuplements homologues et analogues

Selon la terminologie de GENTIL (1976) reprise par RETIERE (1979), on distingue les peuplements homologues établis dans des biotopes aux caractéristiques identiques ou voisines ayant en commun les mêmes espèces

Fig. IV.3 : Diagrammes Rangs - Fréquences des abondances pondérales

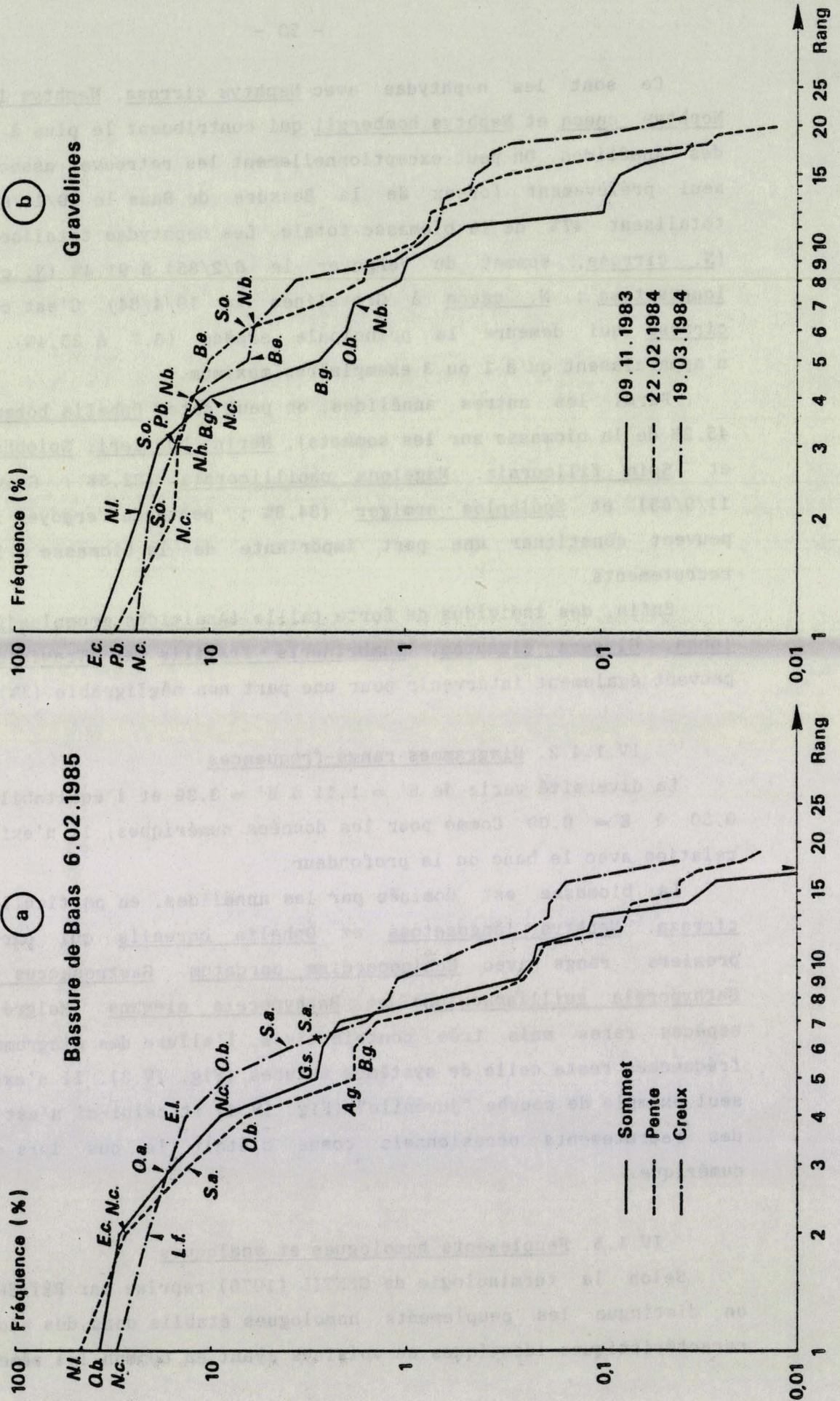
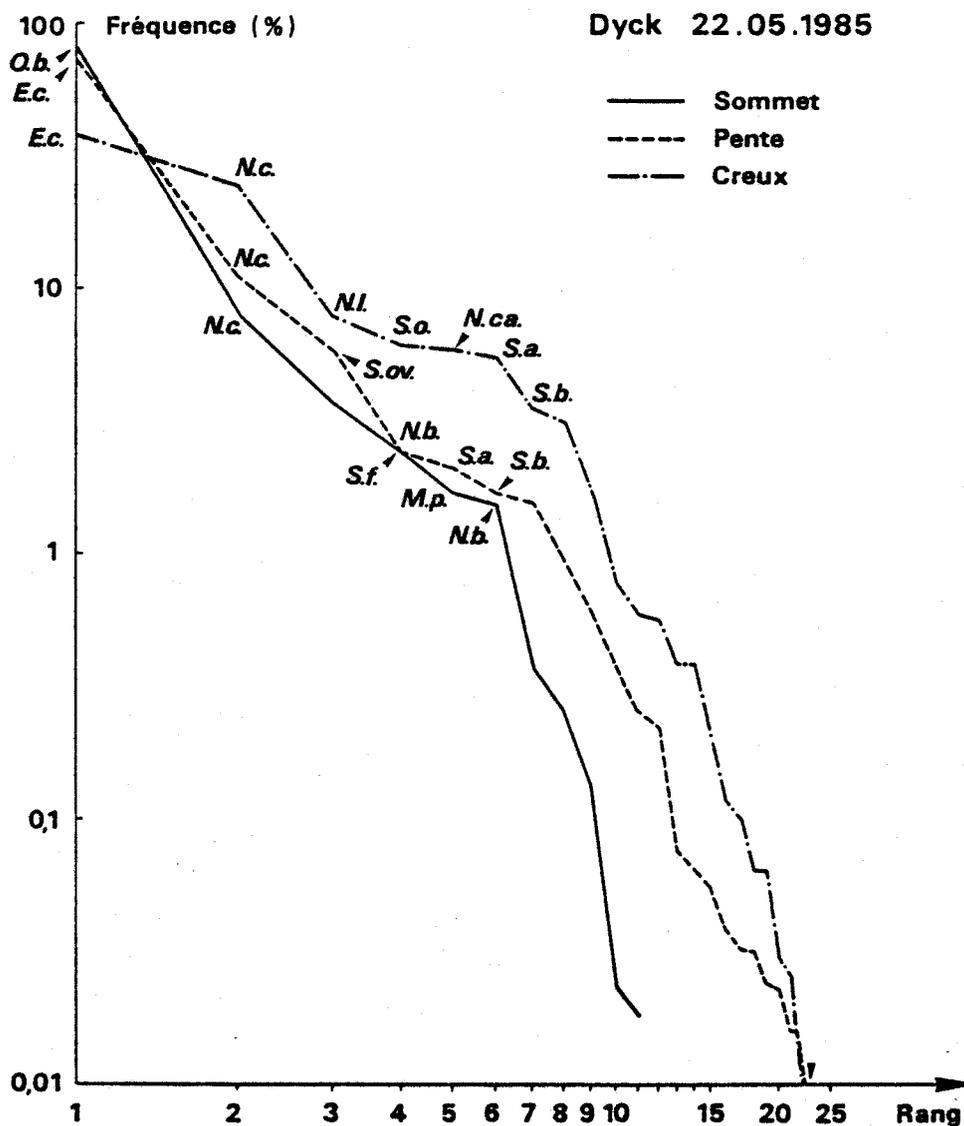


Fig. IV.4 : Diagrammes Rangs-Fréquences
des abondances pondérales



pilotes et les peuplements analogues dont les espèces "leaders" diffèrent.

IV.1.5.1. Peuplements homologues

Les peuplements étudiés dans ce travail ont déjà fait l'objet de descriptions (CABIOCH et GLACON, 1975 ; SOUplet et DEWARUMEZ, 1980 ; SOUplet et coll., 1980 ; PRYGIEL, 1983 ; BOURGAIN, 1984 ; DESSAINT, 1987). La limite nord de ce peuplement semble se situer le long des côtes écossaises. MAC INTYRE (1958) décrit sur le "Smith Bank" un peuplement à Echinocyamus pusillus, Tellina pygmea, Ophelia borealis et Travisia rorbesi. VERMEULEN et GOVAERE (1983) et KIRKEGAARD (1978b) décrivent dans la partie euryhaline de l'Escaut et sur le "Dogger Bank" un peuplement à Ophelia borealis et Nephtys cirrosa. Plus au sud, CABIOCH et GLACON (1977) face à la Baie de Somme, et GENTIL (1976) en Baie de Seine décrivent également un peuplement très semblable. On ne le retrouve ensuite qu'au sud de la Bretagne (GLEMAREC, 1969, 1973), dans le Pertuis charentais au large des côtes d'Oléron (LAGARDERE, 1971 ; HILY, 1976) et au large des côtes d'Aquitaine (MONBET, 1972).

IV.1.5.2. Peuplements analogues

Ils conservent certaines espèces des peuplements précédents (Nephtys cirrosa, Spisula ovalis...) mais Armandia polyophthalma remplace Ophelia borealis. Ce peuplement apparaît dès que l'on passe le Cotentin et remplace le peuplement à Ophelia borealis. RETIERE (1979) et RIVAIN (1983) le décrivent dans le golfe Normano-breton. CABIOCH (1968) et TOULEMOND (1972) le retrouvent respectivement au nord de la Bretagne et en Baie d'Audierne et de Douarnenez. GLEMAREC enfin (*in* RETIERE, 1979) le décrit au sud de la Bretagne.

IV.1.5.3. Autres peuplements

Certains peuplements présentent des associations faunistiques proches de celles décrites dans ce travail (MAC INTYRE et ELEFThERIOU, 1968 ; EAGLE, 1973 ; DORJES, 1977, WARWICK et DAVIES, 1977) mais différent par un biotope constitué de sables fins propres soumis à un fort hydrodynamisme mais non disposés en formations dunaires.

Signalons enfin que les sables à Amphioxus (biocénose des sables et fins graviers sous influence des courants de fond) décrits en

Méditerranée par MASSE (1962), et PICARD (1965), bien que de granulométrie nettement supérieure, présentent une faune comportant des espèces appartenant aux peuplements décrits ci-dessus (Ophelia limacina, Armandia polyophtalma, Nephtys cirrosa, Glycera gigantea, Bathyporia guilliamsoniana, Urothoe brevicornis...).

IV.1.6. Conclusion et discussion

Les études numériques et pondérales montrent que la communauté des sables fins à moyens propres à Ophelia borealis est pauvre. 133 espèces dont 47 annélides et 60 crustacés ont été recensées. La richesse spécifique, la densité et la biomasse augmentent avec la bathymétrie. On relève en moyenne 353 individus/m² et 1,37 g/m² pour une vingtaine d'espèces/m².

Ce sont les annélides qui constituent le principal groupe de cette communauté avec 65% des individus et 41% de la biomasse. Les petits crustacés (amphipodes, mysidacés) peuvent présenter de fortes densités mais sont de moindre importance pondérale. Les échinodermes, les décapodes et les mollusques ne sont généralement représentés que par quelques individus mais contribuent souvent à une part importante de la biomasse. Densité et biomasse sont en fait des critères qui donnent une estimation plus ou moins erronée de la richesse d'un peuplement en privilégiant soit des espèces abondantes de faible biomasse soit des espèces rares pondéralement importantes. Aussi est-il difficile d'établir un classement de richesse des bancs. Celui-ci change avec le critère retenu. On obtient ainsi Vergoyer, Bassure, Dyck et Gravelines d'après la richesse spécifique tandis que c'est Gravelines qui devient le banc le plus riche si l'on considère la densité et la biomasse.

Il n'existe que peu de données bibliographiques quantitatives sur les formations dunaires subtidales. HILY (1976) trouve 29 espèces pour 3271 individus/m² et 0,38 g (tamis 1,5 mm) tandis que MAC INTYRE (1958) donne pour le "Smith Bank" une biomasse de 3,37 g/m² (1,3 mm).

Sur des communautés de sables fins, HOLMES (1953) trouve 2,6 g/m² en Manche. Sur les côtes britanniques, MAC INTYRE et ELEFThERIOU (1968) donnent 3055 individus/m² et 3,7 g/m² (0,5 mm), EAGLE (1973) 182 à 209 individus/m² (1 mm), BUCHAMAN et WARWICK (1974) 3,98 g/m² (0,5 mm) et WARWICK et coll. (1978) 2,58 g/m² (0,5 mm).

En Mer du Nord, STRIPP (1969) in VANOSMAEL et coll. (1982) trouve

690 individus/m² (1 mm), RACHOR (1972) 690 individus/m² et 16 g/m² et RACHOR et GERLACH (1978) 1400 individus/m². GUILLOU (1980) relève en Bretagne 50 à 370 individus/m² et 0,2 à 14,1 g/m². En Méditerranée enfin, GUILLE (1971a) trouve 1010 individus/m² pour 1,12 g/m² (1 mm), MASSE (1972b) 1135 à 2042 individus/m² et 4,6 à 3,6 g/m² (1 mm) et AMOUROUX (1974b) 200 à 4000 individus/m² et 2,32 à 25,28 g/m²

Les valeurs qui sont données ici ne sont que des sous estimations (cf. I.1.4). Celles-ci ne prennent pas en compte les espèces enfouies à plus de 8 à 10 cm. Ce sont en général des formes adultes d'annélides comme Nephtys, Ophelia, Magelona, Scoloplos (AMOUROUX, 1974a ; REISE, 1979 ; CLAVIER, 1981) ou de mollusques solénidés (HILY, 1976) qui bien que peu nombreuses, jouent un rôle important dans la biomasse. Enfin, la maille utilisée ne permet pas de capturer la macrofaune interstitielle dont l'optimum granulométrique qui est de 200 µm selon WIESER (1959) in VANOSMAEL et coll. (1982) et 230 µm selon MAC INTYRE et MURISSON (1973) est très proche de la médiane des sédiments de la communauté à Ophelia borealis (Paragraphe III.2). VANOSMAEL et coll. (1982) trouvent sur le "Kwinte Bank" avec un tamis de 250 µ des densités de 500 à 15330 individus/m² dues principalement aux annélides interstitielles et aux archiannélides qui deviennent abondantes au-dessus de 300 µm.

CHAPITRE V

BIOLOGIE DE L'ANNELIDE NEPHTYS CIRROSA (EHLERS, 1868)

V.1. INTRODUCTION

Après avoir décrit 4 des peuplements de la communauté à Ophelia borealis et précisé les caractéristiques de chacun d'entre eux, il semblait intéressant de comparer la dynamique et le cycle reproductif de quelques espèces caractéristiques.

Les espèces devaient souscrire à plusieurs conditions :

- Etre caractéristiques de la communauté à Ophelia borealis,
- Présenter des effectifs abondants et réguliers,
- Appartenir à l'endofaune et avoir une longévité supérieure à un an de façon à dépendre le moins possible des fluctuations aléatoires,
- Présenter d'importantes populations intertidales. Seul l'annélide polychète Nephtys cirrosa (Ehlers, 1868) répondait à ces conditions.

V.2. CHOIX ET DESCRIPTION DE LA STATION INTERTIDALE

L'échantillonnage régulier, à intervalles de 15 jours à 3 semaines est utopique quand il s'agit d'étudier des populations subtidales si distantes dans l'espace. Il était donc nécessaire de travailler au préalable sur une population intertidale de référence et d'utiliser ensuite ces résultats dans l'interprétation des données fragmentaires obtenues sur les populations du large.

Nous avons retenu pour site de référence le sommet d'une langue de sable stabilisé, située dans les bas niveaux de la plage de Wimereux. La proximité immédiate d'une mare de 20 à 30 cm de profondeur alimentée en eaux par les filets d'écoulement provenant de l'horizon de résurgence nous a permis de tamiser les prélèvements immédiatement.

Le sédiment s'est avéré très bien classé, composé à 70% de sables fins et présentant une médiane de 150 μ .

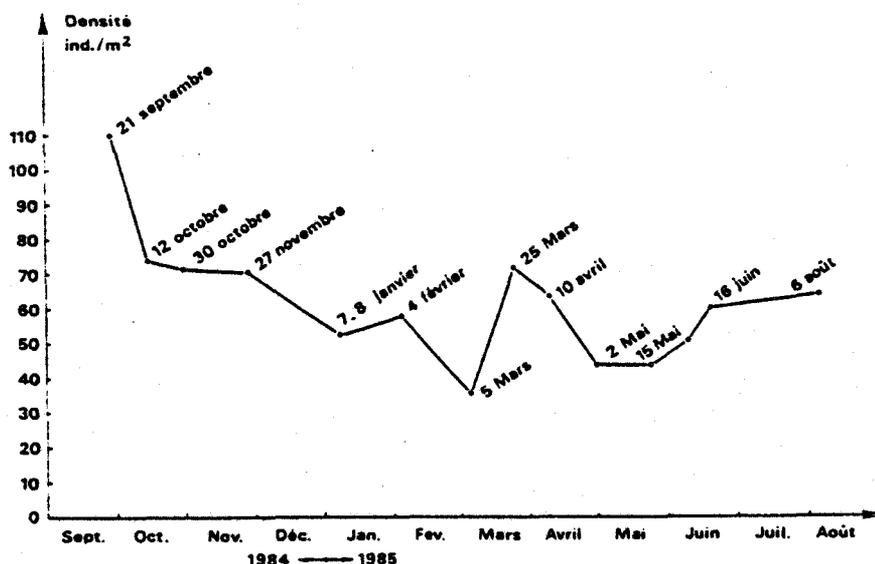
Une série de 10 prélèvements quantitatifs portant sur une profondeur de 10 cm a été réalisé à partir de mai 1984 jusqu'en août 1985. Son analyse a révélé la présence de 11 espèces (tableau V.1).

Tableau V.1. : Wimereux - Prélèvements quantitatifs

Espèces	Densité /m ²	%	Biomasse (mg)	%
<u>Annélides</u>				
Eteone longa	1	0,6	0,1	0,01
Nephtys cirrosa	33	18,54	177,97	21,54
Nephtys hombergii	1	0,6	24,83	3,00
Spio filicornis	5	2,81	0,69	0,08
Nerine cirratulus	13	7,30	11,37	1,38
Arenicola marina (stade clymenes)	3	1,69	498,97	60,38
<u>Crustacés</u>				
Eurydice pulchra	1	0,6	0,1	0,01
Bathyporeia elegans	35	19,66	18,22	2,20
Bathyporeia sarsi	17	9,55	9,72	1,18
Bathyporeia guilliamsoniana	2	1,12	2,63	0,32
Bathyporeia sp.	2	1,12	0,80	0,1
Urothoe brevicornis	8	4,49	3,83	0,46
Crangon crangon (juvéniles)	57	32,02	77,19	9,34
	178		826,42	

Ce peuplement oligospécifique est caractéristique des bas niveaux de nos côtes (DAVOULT, 1983). La courbe d'évolution de la densité de Nephtys cirrosa sur la plage de Wimereux révèle une densité maximale de 110 individus au m² fin septembre 1984 pour une densité moyenne oscillant entre 40 et 75 individus au mètre carré (Fig.V.1). La population de Nephtys cirrosa est pure à 97% et le taux de Nephtys hombergii, seul autre nephtydae présent sur ce site, demeure inférieur à 5% tout au long de l'année.

Fig. V.1 . Evolution de la densité de Nephtys cirrosa sur la plage de Wimereux



Afin d'obtenir le maximum d'informations, les prélèvements ont été effectués dans la mesure du possible tous les 15 jours pour le suivi dynamique et tous les 8 jours pour le suivi ovocytaire.

V.3. PRESENTATION DE L'ESPECE NEPHTYS CIRROSA

V.3.1. Systématique

A l'échelle du globe, la famille des nephtyidae comporte 3 genres pour 79 espèces (HARTMAN, 1948, 1959 *in* HELIEZ, 1984). On en compte 12 dans les mers européennes depuis la description de Nephtys pente sur les côtes ouest allemandes (RAINER, 1984). Cela porte le nombre d'espèces nord européennes à 7 selon RAINER (1984). FAUCHALD (1963) en dénombre 8 uniquement le long des côtes norvégiennes. Dans la zone géographique étudiée, 5 d'entre elles sont présentes : Nephtys incisa (MALGREM, 1865) var bilobata, Nephtys caeca (FABRICIUS, 1780), Nephtys hombergii (SAVIGNY, 1818), Nephtys longosetosa (ORSTEDT, 1842, 1843) et Nephtys cirrosa (EHLERS, 1868). Dans la communauté à Ophelia borealis, seules les deux dernières sont présentes, la récolte d'individus de Nephtys hombergii étant exceptionnelle.

Il existe de nombreuses clés de détermination des nephtyidae ainsi que de nombreuses descriptions de Nephtys cirrosa parmi lesquelles celles de FAUVEL (1923), FAUCHALD (1963), FORET-MONTARDO (1969), RAINER (1984). Nous ne reviendrons pas sur celles-ci, si ce n'est pour préciser les critères sur lesquels nous nous sommes basés pour la détermination de Nephtys cirrosa :

- Présentes dès le 3^{ème} parapode, les branchies raccourcissent vers le 30^{ème} pour atteindre la taille du cire dorsal.

- les soies géniculées apparaissent en nombre variable. FAUVEL (1923) en trouve 10 à 15 par rame, LA GRECA (1946) *in* FORET-MONTARDO, (1964) en dénombre 15 à 18 et BELLAN (1969) les cite comme étant rares. FORET-MONTARDO (1969) qui n'en décrit que 5 à 8 par rame propose de considérer celles-ci comme un caractère secondaire permettant de contrôler la détermination.

- l'angle formé par les antennes avec le bord latéral du prostomium est particulièrement utile pour les juvéniles. Selon GIBBS (1969) *in* OLIVE (1977), la valeur de cet angle permet de séparer trois espèces (Fig. V.2).

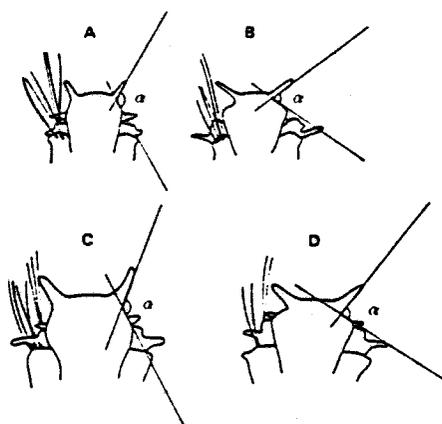


Fig. 5.2 : Détermination de 3 espèces de juvéniles de nephtydae en fonction de l'angle formé par le bord latéral du prostomium et les antennes (d'après GIBBS 1969 in OLIVE 1977)

$\alpha > 90^\circ$ Nephtys hombergii

$\alpha < 90^\circ$ Nephtys cirrosa

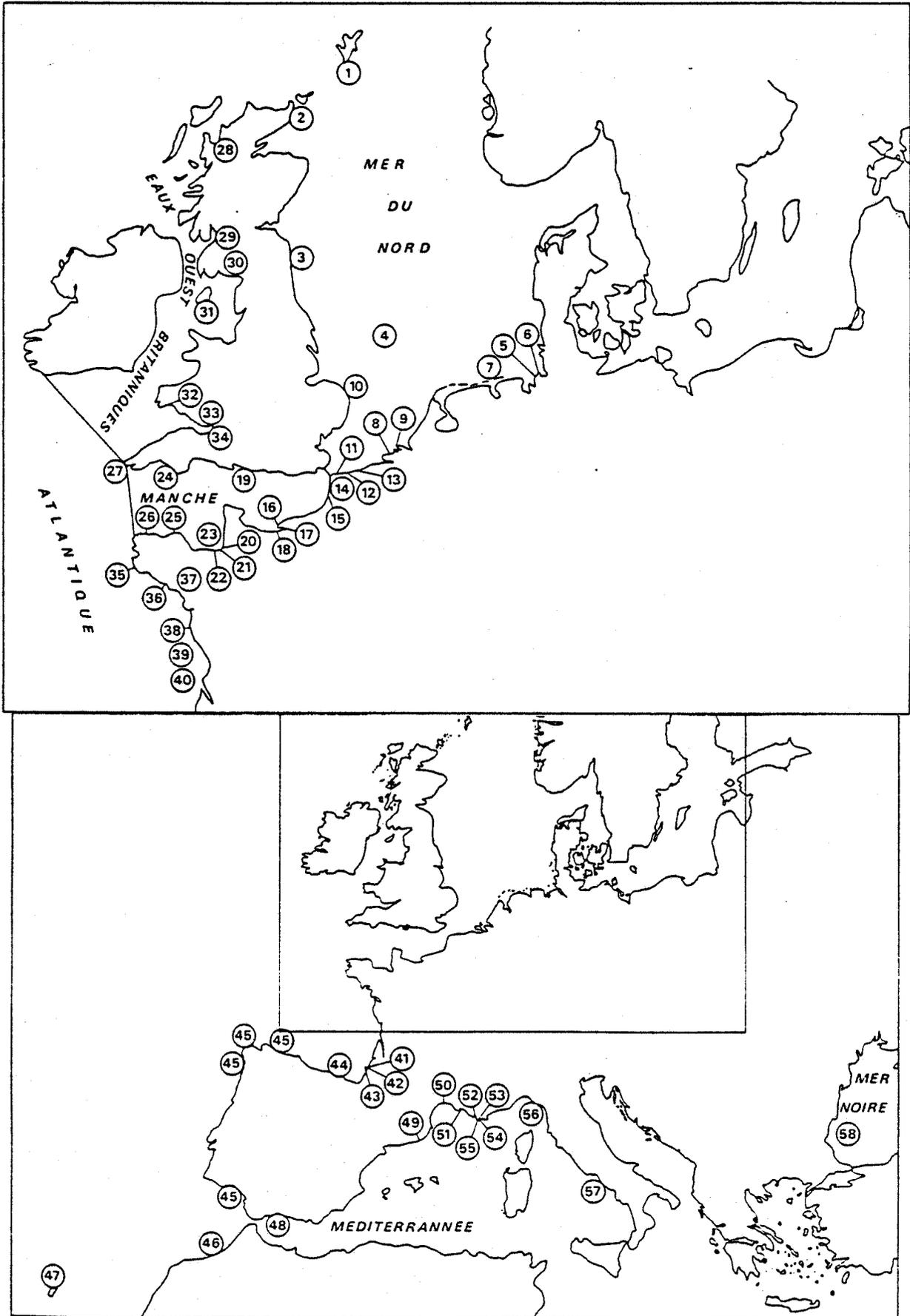
$\alpha \approx 90^\circ$ Nephtys caeca

V.3.2. Distribution géographique

Les données bibliographiques indiquent que Nephtys cirrosa présente une distribution restreinte aux eaux européennes et proche-orientales (Fig. V.3). La totalité des observations est en effet contenue dans un triangle grossier dont les sommets sont constitués par les Iles Shetland au Nord (PEARSON et ELEFThERIOU, 1981), l'archipel de Madère à l'ouest (BELLAN, 1969) et la Mer Noire à l'est [KISSELJEVA (1974) in SCHEIBEL (1981)]. La majeure partie des observations s'effectue le long des côtes atlantiques, en Manche et autour des îles britanniques en général. Nephtys cirrosa est absente de pratiquement toute la partie est de la Mer du Nord ainsi que de la mer Baltique. Même si son absence peut ne refléter qu'un manque de récoltes, il semble également qu'elle soit peu abondante sur le pourtour méditerranéen. Décrite pour la première fois en Méditerranée par LA GRECA (1946) in FORET MONTARDO (1969) dans la baie de Naples, ce n'est qu'en 1962 qu'elle est récoltée sur les côtes françaises dans les parages de Marseille (MASSE, 1962).

Par ailleurs, Nephtys cirrosa se rencontre dans les milieux les plus variés : milieux intertidal (bas et moyens niveaux), subtidal, estuarien et même lagunaire (AMANIEU et coll., 1977). Aussi est-il intéressant d'en préciser les principales conditions écologiques pour mieux comprendre sa distribution à grande et à petite échelle.

Fig. V.3 : Distribution géographique de *Nephtys cirrosa*



LEGENDE DE LA FIGURE V.3

MER DU NORD

- 1 : PEARSON T.H. et ELEFThERIOU A. (1981)
- 2 : ELEFThERIOU A. et NICHOLSON M.D. (1975)
- 3 : MAC INTYRE A.D. (1958)
- 4 : KIRKEGAARD J.B. (1978b)
- 5 : RACHOR et GERLACH S.A. (1978)
- 6 : WOLFF W.J. (1971)
- 7 : DORJES J. (1977)
- 8 : VERMEULEN Y.M. et GOVAERE J.C.R. (1983)
- 9 : WOLFF W.J. et DE WOLF L. (1977)
- 10 : HAMOND R. (1966)
- 11 : CABIOCH L. et GLACON R. (1975)
- 12 : GOVAERE J.C.R. et coll. (1980)
- 13 : VANOSMAEL C. et coll. (1982)

MANCHE

- 14 : CABIOCH L. et GLACON R. (1977)
- 15 : PRYGIEL J. (1983)
- 16 : CABIOCH L. et GENTIL F. (1975)
- 17 : GENTIL F. (1976)
- 18 : DESPREZ M. et coll. (1983)
- 19 : WITHERS R.G. et THORP G.M. (1978)
- 20 : RIVAIN V. (1983)
- 21 : HELIEZ A. (1984)
- 22 : CLAVIER J. (1981)
- 23 : RETIERE C. (1979)
- 24 : GIBBS P.E. (1969)
- 25 : CABIOCH L. (1968)
- 26 : DAUVIN J.C. (1984)
- 27 : PROBERT P.K. (1977)

COTES OUEST BRITANNIQUES

- 28 : MAC INTYRE A.D. et ELEFThERIOU A. (1968)
- 29 : ELEFThERIOU A. et NICHOLSON M.D. (1975)
- 30 : OLIVE P.J.W. et MORGAN P.J. (1983)
- 31 : SOUTHARD E.C. (1957)
- 32 : EAGLE R.A. (1973)
- 33 : WARWICK R.M. et DAVIES J.R. (1977)
- 34 : BOYDEN C.R. et LITTLE C. (1973)

ATLANTIQUE

- 35 : GUILLOU J. (1980)
- 36 : AMOUREUX L. (1968)
- 37 : GLEMAREC M. (1969, 1973)
- 38 : GRUET Y. (1974)
- 39 : HILY C. (1976)
- 40 : LAGARDERE F. (1971)
- 41 : BOUCHET J.M. et coll. (1983)
- 42 : MONBET Y. (1972)
- 43 : CORNET M. et coll. (1983)
- 44 : LOPEZ-COTELLO I. et coll. (1982)
- 45 : GENIS M.I. (1973)
- 46 : ELKAIM B. (1976)
- 47 : BELLAN G. (1969)

MEDITERRANEE

- 48 : RODRIGUEZ V. (1980)
- 49 : DESBRUYERES D. et coll. (1972)
- 50 : AMOUROUX J.C. (1974a)
- 51 : AMANIEU M. et coll. (1977)
- 52 : MASSE H. (1962)
- 53 : FORET-MONTARDO F. (1969)
- 54 : BELLAN G. (1964)
- 55 : PICARD J. (1965)
- 56 : DRAGO N. et ALBERTELLI G. (1978)
- 57 : LA GRECA in FORET-MONTARDO F. (1969)

MER NOIRE

- 58 : in FORET-MONTARDO F. (1969) - KISSELJEVA (1974) in SCHEIBEL (1981)

IV.3.2.1. Influence de la température

Nephtys cirrosa est une espèce lusitanienne (CLARK et coll., 1962), c'est-à-dire une espèce de la faune tempérée chaude au sens où l'entendent CABIOCH et coll. (1977). Elle atteint sa limite nord de distribution au nord de l'Ecosse (CLARK et coll., 1962 ; OLIVE et MORGAN, 1983).

Commune et même abondante sur les côtes françaises et belges de la Mer du Nord, elle tend à devenir plus rare au nord où sa limite semble être atteinte dans la baie d'Helgoland (RACHOR et GERLACH, 1978). Elle est pratiquement inconnue dans les eaux danoises (THORSON, 1946 ; RASMUSSEN, 1973) et absente des eaux norvégiennes (FAUCHALD, 1963).

La situation est toute autre autour des îles britanniques. La distribution de Nephtys cirrosa suit le parcours d'un flux considérable d'eaux chaudes provenant de la Mer Celtique qui contourne l'Ecosse et pénètre en Mer du Nord (FRASER, 1939 ; RUSSEL, 1939 ; SMITH, 1953 in CLARK et coll., 1962). Ceci explique l'assymétrie de la répartition de cette espèce en Mer du Nord. Les cartes de températures hivernales de la Mer du Nord (TOMCZAK et GODECKE, 1962 in PETERSEN, 1977) confortent cette hypothèse (Fig. V.4).

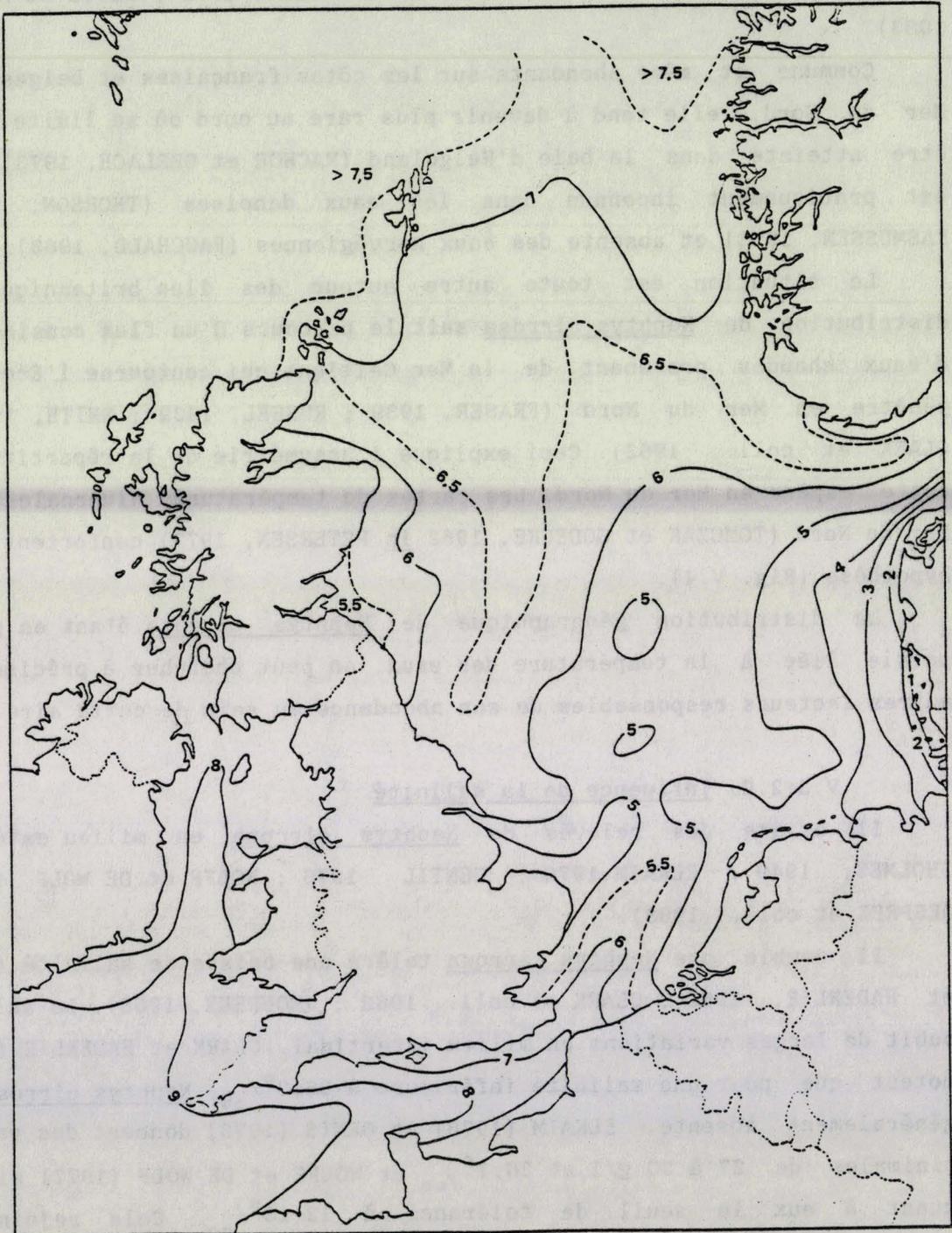
La distribution géographique de Nephtys cirrosa étant en grande partie liée à la température des eaux, on peut chercher à préciser les autres facteurs responsables de son abondance au sein de cette aire.

V.3.2.2. Influence de la salinité

Il existe des relevés de Nephtys cirrosa en milieu estuarien (HOLMES, 1949 ; ELKAIM, 1976 ; GENTIL, 1976 ; WOLFF et DE WOLF, 1977 ; DESPREZ et coll., 1983).

Il semble que Nephtys cirrosa tolère une baisse de salinité (CLARK et HADERLIE, 1960 ; CLARK et coll., 1962 ; AMOUREUX, 1968). La salinité subit de larges variations en milieu intertidal. CLARK et HADERLIE (1960) notent que pour une salinité inférieure à $26,3^{\circ}/_{\text{oo}}$, Nephtys cirrosa est généralement absente. ELKAIM (1976) et GENIS (1973) donnent des valeurs minimales de 27 à 30 g/l et $26,1^{\circ}/_{\text{oo}}$ et WOLFF et DE WOLF (1977) situent quant à eux le seuil de tolérance à $12-15^{\circ}/_{\text{oo}}$. Cela rejoint les observations de BOYDEN et LITTLE (1973) qui attribuent la rareté de Nephtys cirrosa dans l'estuaire de la Severn à un manque de substrat

Fig. V 4 : Températures moyennes du fond en Mer du Nord en hiver
(d après TOMCZAK ET GODECKE, 1962 in PETERSEN, 1977)



approprié plutôt qu'à une salinité trop faible.

V.3.2.3. Influence de la nature du sédiment

Les premières véritables études de l'influence de la nature du substrat sur la distribution de Nephtys cirrosa sont celles de CLARK et HADERLIE (1960), CLARK et coll. (1962) et d'AMOUREUX (1968). Les deux premiers auteurs ont montré que Nephtys cirrosa était généralement présente dans des sédiments contenant moins de 1,8% de pélites et que cette espèce pouvait tolérer des taux de particules grossières (de diamètre supérieur à 250 μ) de 50% et même plus à condition que le sédiment ne contienne pas de débris coquilliers tranchants. De même, la présence de matériel grossier à raison de 1 à 4% peut rendre favorable un substrat sinon trop vaseux. On a ainsi observé d'importantes populations de Nephtys cirrosa au pied de la Bassure de Baas dans un substrat contenant 51% de particules supérieures à 2 mm compensés par 1,2% de pélites (PRYGIEL, 1983). Nephtys cirrosa peut apparaître dans des sédiments dont la médiane varie de 100 μ (HILY, 1976) jusqu'à 1000 μ (GLEMAREC, 1973 ; GENIS, 1973) avec un maximum d'observations vers 200-250 μ m (Tableau V.2). Cette aptitude à coloniser des sédiments plus grossiers se vérifie en Méditerranée où Nephtys cirrosa semble être une des espèces caractéristiques de la biocénose des sables grossiers et fins graviers sous influence des courants de fond (SGCF) encore appelés "Sables à Amphioxus". (PICARD, 1965 ; MASSE, 1962 DRAGO et ALBERTELLI G., 1978).

V.3.2.4. Autres facteurs

La présence de Nephtys cirrosa est liée à d'autres facteurs parmi lesquels l'hydrodynamisme qui caractérise les formations dunaires (MONBET, 1972 ; WARWICK et DAVIES, 1977 ; VANOSMAEL et coll., 1982,) et les plages exposées et semi exposées (HAMOND, 1966 ; LAGARDERE, 1971 ; ELEFThERIOU et NICHOLSON, 1975 ; WITHERS, 1977). Citons également l'importance d'un fort drainage (HOLMES, 1949 ; WITHERS et THORP, 1978) et enfin le rôle du taux des matières organiques. Nephtys cirrosa est citée dans des substrats pauvres en matières organiques (RODRIGUEZ, 1980 ; VERMEULEN et GOVAERE, 1983 ; PRYGIEL, 1983), mais également dans des sédiments pollués (LA GRECA, 1946 in FORET MONTARDO, 1969 ; GENTIL, 1976 ; BOURGAIN, 1985). BELLAN (1964) estime que cette espèce exige une



TABLEAU V.2 : CARACTERISTIQUES GRANULOMETRIQUES DE QUELQUES SITES ABRITANT DES POPULATIONS DE NEPHTYS CIRROSA

Localisation	Sédiment	Médiane (µm)	taux de Pélites (%)	Densité (/m ³)	Auteurs	Maille de tamisage (mm)
Estuaire du Rhin-Meuse-Escaut - secteur estuarien - secteur marin (P.B.)	Sables fins Sables fins propres	100 à 300 200 à 500	- -		WOLFF et DE WOLF (1977)	1
Porthsmouth (GB)	Sables dunaires	176 à 310	-	10 à 50	WITHERS et THORP (1978)	1
Bristol Channel (GB)	Sables moyens et grossiers	250 à 500	négligeable	12,6	WARWICK et DAVIES (1977)	0,5
Swansea Bay (GB)	Sables fins à grossiers légèrement graveleux	287 à 470	-	200	WITHERS (1977)	1
Estuaire du Bou Regreg (Maroc)	Sables fins propres	150 à 210	< 5	-	ELKAIM (1976)	1
Plymouth Sound (GB) intertidal subtidal	Sables fins à très fins	≈ 200 -	< 5,09 -	722 562	GIBBS (1969)	0,250
Péninsule ibérique	Sables moyens	180 à 315	< 3,5	15 à 90	GENIS (1973)	-
Pertuis charentais (Fr.)	SF vaseux SF côtiers SF infralittoraux Sables dunaires	164 125 à 250 100 à 315 125 à 500	≈ 12 0,7 à 10,5 0,5 à 12,2 0,2 à 5,5	1,1 14,8 2 11,3	HILY (1976)	1,5
Loch Ewe (Ecosse)	Sables fins à moyens propres	205 à 260	-	100 max	MAC INTYRE et ELEFTHERIOU (1968)	0,5
Estuaire de l'Exe (G.B.)	Sables fins et fins vaseux	-	1,35 à 6,9	32 max	HOLMES (1949)	1

certaine teneur en matières organiques et qu'elle est caractéristique des "Sables à Amphioxus" baignés par des eaux "enrichies" en matières organiques.

V.3.2.5. Conclusion

Il apparaît que Nephtys cirrosa ne supporte pas des températures inférieures à 4° et des salinités inférieures à 15-20‰. Son substrat d'élection est constitué de sables fins à moyens de 200 à 250 µm même si son abondance dépend du taux de particules supérieures à 100-125 µ (AMOUREUX, 1968). Sa présence est également associée à un hydrodynamisme fort et à un sédiment bien drainé. Nephtys cirrosa est tolérante à un certain degré de pollution qu'elle soit d'origine urbaine, industrielle ou organique.

V.3.3. Régime alimentaire

Le régime alimentaire de Nephtys cirrosa n'a pas été étudié. La plupart des estomacs disséqués se révèlent vides à l'examen (CLARK, 1962 ; ESTCOURT, 1975 ; SCHEIBEL, 1981). Divers travaux (CLARK, 1962 ; FAUCHALD et JUMARS, 1979), permettent de classer cette espèce chez les carnivores, même si nous avons pu observer surtout en milieu intertidal des individus dont le tractus digestif pouvait se révéler riche en algues. Le régime carnivore n'est d'ailleurs pas une généralité chez les nephtyidae puisque SANDERS (1960) et GERLACH (1972) citent le cas d'espèces mangeuses de substrat et DESBRUYERES (1977) le cas d'une espèce herbivore.

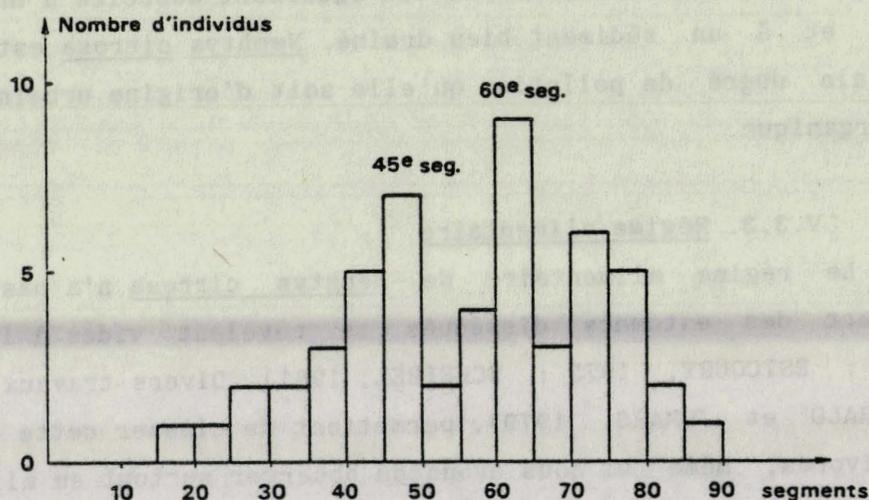
V.4. ETUDE DYNAMIQUE INTERTIDALE

V.4.1. Choix du critère de taille

Les choix possibles étaient nombreux : largeur maximale d'un métamère précis (WARWICK et PRICE, 1975 ; OLIVE, 1977 ; ALHEIT, 1978b ; HILY, 1984) ; longueur de l'animal entier (ESTCOURT, 1975) ; diamètre de la région postpharyngiale (DUCHENE, 1977 ; MENESGUEN, 1980 ; OLIVE et coll. 1981a) poids totaux ou partiels (CURTIS, 1977 ; HELIEZ, 1984). Si la longueur est un critère difficilement utilisable sur des animaux formolés et souvent endommagés, le nombre de segments est surtout adapté à l'étude des juvéniles. La croissance débute en effet par une

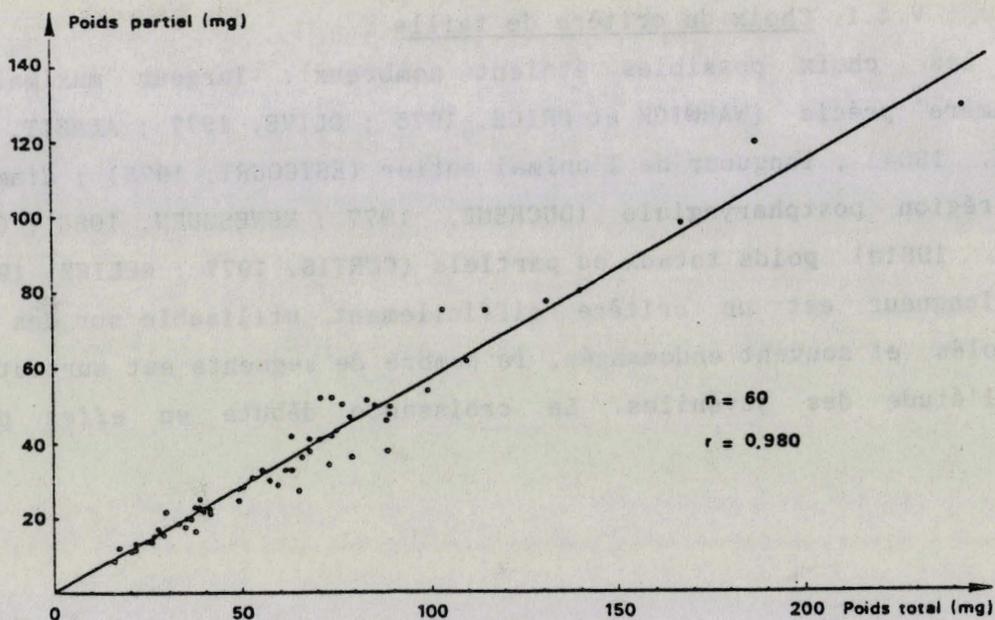
multiplication du nombre de segments de type linéaire (CLARK, 1962 ; OLIVE, 1977) et se poursuit par l'élargissement des segments, c'est-à-dire par augmentation de poids. Comme certains individus étaient sectionnés ou régénérés, c'est le critère poids partiel qui a été retenu. L'histogramme des fréquences de cassure montre 2 pics à 45 à 60 sétigères (Fig. V.5.).

Fig. V.5 : *Nephtys cirrosa* : Histogramme des fréquences de cassure des individus



Afin de garder le maximum d'effectifs, nous avons opté pour un poids partiel à 45 sétigères qui présente d'ailleurs une excellente corrélation avec le poids total ($r = 0,980$ pour 60 observations) (Fig. V.6).

Fig. V.6 : *Nephtys cirrosa* : Corrélation entre poids partiel et poids total



V.4.2. Méthode de décomposition des histogrammes

La détermination des structures démographiques passe toujours par la décomposition d'histogrammes de poids ou de taille. On distingue alors autant de groupes qu'il existe de cohortes. La méthode la plus employée est celle de HARDING (1949), mais elle a ses limites. Les individus âgés deviennent rares et ont une croissance très ralentie ; il s'en suit une fusion des cohortes les plus anciennes (ESTCOURT, 1975 ; OLIVE, 1977 ; ALHEIT, 1978b ; OLIVE et MORGAN, 1983). WARWICK et PRICE (1975) ont utilisé cette seule méthode. Nous avons préféré lui en adjoindre une autre reposant sur l'observation des anneaux de croissance présents sur les mâchoires des nephtydae. Ces derniers constituent en effet un critère d'âge directement lisible.

V.4.3. Etude des mâchoires en microscopie électronique à balayage (MEB)

V.4.3.1. Description et composition des mâchoires

Le système de mâchoires des eunicidae est complexe et peut être remplacé au cours du développement (PAXTON, 1980). Chez les nephtydae au contraire, il n'existe que deux mâchoires qui persistent durant toute leur vie. Elles sont situées à l'intérieur de la trompe, l'apex orienté vers l'arrière et leur morphologie ainsi que leur structure est caractéristique de chaque espèce (OLIVE, 1977).

La composition des mâchoires a été étudiée chez Nephtys hombergii par MICHEL (1971) (in DESBRUYERES, 1977) et par JEUNIAUX, 1975 (in PAXTON, 1980). Elles sont composées de protéines aromatiques vraisemblablement durcies par tannage quinonique.

V.4.3.2. Préparation des mâchoires

Les mâchoires sont prélevées sur des individus entiers et non régénérés. Les mâchoires sont ôtées à l'aide de fines aiguilles et nettoyées conformément aux indications d'OLIVE (1977, 1980). En fonction de leur taille, les mâchoires sont placées dans une solution composée d'hypochlorite de sodium 1N et d'hydroxide de sodium 0,1N pendant 1 à 2 minutes. Elles sont ensuite abondamment rincées à l'eau distillée puis passées dans une série de bains alcool-acétone.

Alcool-acétone 70%/30%	1/2 heure
Alcool-acétone 50%/50%	1/2 heure
Alcool-acétone 30%/70%	1/2 heure
Alcool-acétone 10%/90%	1/2 heure
Acétone 100%	1/2 heure

Les mâchoires sont alors placées en étuve 1/4 d'heure à 60°C avant de subir le passage au point critique et d'être recouverte d'une fine pellicule d'or-platine.

V.4.3.3. Signification des stries de croissance

Les études au M.E.B. ont porté sur deux séries de mâchoires provenant de deux prélèvements réalisés sur la plage de Wimereux les 27 novembre 1984 et 5 mars 1985 c'est-à-dire avant et après la période de reproduction.

Les classes pondérales concernées sont les suivantes :

Prélèvement du 27/11/84 :]5-10] mg ;]20-25] mg ;]35-40] mg ;
]50-55] mg ;]75-80] mg

Prélèvement du 5/3/85 :]10-15] mg ;]30-35] mg ;]40-45] mg ;
]60-65] mg

Les photographies de ces mâchoires au M.E.B. constituent les planches II et III.

On constate que les mâchoires sont identiques pour un même individu (Pl.II 4A, 4B) et que 2 types de stries sont visibles : les unes sont nettes et continues, les autres fines et discontinues.

V.4.3.3.1. Stries nettes et continues

Ce sont ces stries qui permettent l'estimation de l'âge des individus.

La génération issue de la ponte 1984 (génération Go) ne présente pas de strie en novembre après le recrutement ni en mars avant la ponte (pl. II.1 ; pl. III.1). La première strie apparaît près du bord externe de la mâchoire après le premier été, en début de 2ème année juste après la période de reproduction. On l'interprète de la façon suivante :

Chaque strie correspond à une variation de la vitesse de croissance. A chaque reprise, la matière nouvelle est secrétée par l'intérieur de la mâchoire et s'étend sous le gnathe préexistant. La strie observée en

novembre 1984 semble être liée à la reproduction. Celle-ci absorbe toute l'énergie disponible : la croissance somatique s'arrête donc pour ne reprendre qu'une fois la reproduction achevée. Le ralentissement de la croissance en hiver provoque l'apparition au mois de mars 1985, d'une strie nettement éloignée du bord (pl. III.2). Le rythme d'apparition des stries devient donc annuel dès que l'animal atteint sa 2ème année.

C'est KIRKEGAARD (1970) qui, le premier, étudiant des mâchoires de Nephtys hombergii, a suggéré que ces stries pouvaient être annuelles. Divers auteurs (ESTCOURT, 1975 ; RETIERE, 1976, 1979 ; OLIVE, 1977 ; KIRKEGAARD, 1978a) confirment le rythme annuel d'apparition. D'autres (CURTIS, 1977 ; DESBRUYERES, 1977 ; OLIVE et MORGAN, 1983 ; OLIVE et coll., 1985 ; OYENKAN, 1986) notent que celui-ci ne devient annuel qu'après la première ponte, qui n'intervient pas forcément la première ou la deuxième année. Le moment d'apparition de la strie semble lui même sujet à discussion puisque DESBRUYERES (1977) et HELIEZ (1984) la situent au début du printemps après une interruption de croissance hivernale.

V.4.3.3.2. Stries fines et discontinues

Entre les stries nettes et continues, apparaissent souvent des stries fines et discontinues (Planches II et III). Rares ou peu accusées chez les jeunes individus (Pl.II.1 ; Pl.III.2) elles deviennent plus fréquentes avec l'âge. Elles apparaissent donc surtout sur le bord externe du gnathe. Ces stries que l'on peut qualifier de secondaires, peuvent masquer les stries annuelles (Pl.II.3) au point d'empêcher toute estimation d'âge (ESTCOURT, 1975 ; WARWICK et PRICE, 1975 ; OLIVE, 1977 ; DESBRUYERES, 1977). Elles semblent être dues à des stress ou à des facteurs externes pouvant agir à la façon de stress auxquels sont soumis les individus. DESBRUYERES (1977) cite l'exemple d'un individu présentant une strie bien nette après avoir régénéré 20 segments perdus par autotomie.

V.4.3.4. Limite de la méthode

L'existence de stries secondaires et l'absence possible de strie annuelle sont des causes d'échec de l'estimation de l'âge des Nephtys. ALHEIT (1978b) signale également que des stries épaisses peuvent s'estomper dans le formol ou simplement disparaître par abrasion dans le cas d'individus agés. KIRKEGAARD (1970) ; CURTIS (1977) ; OLIVE et MORGAN

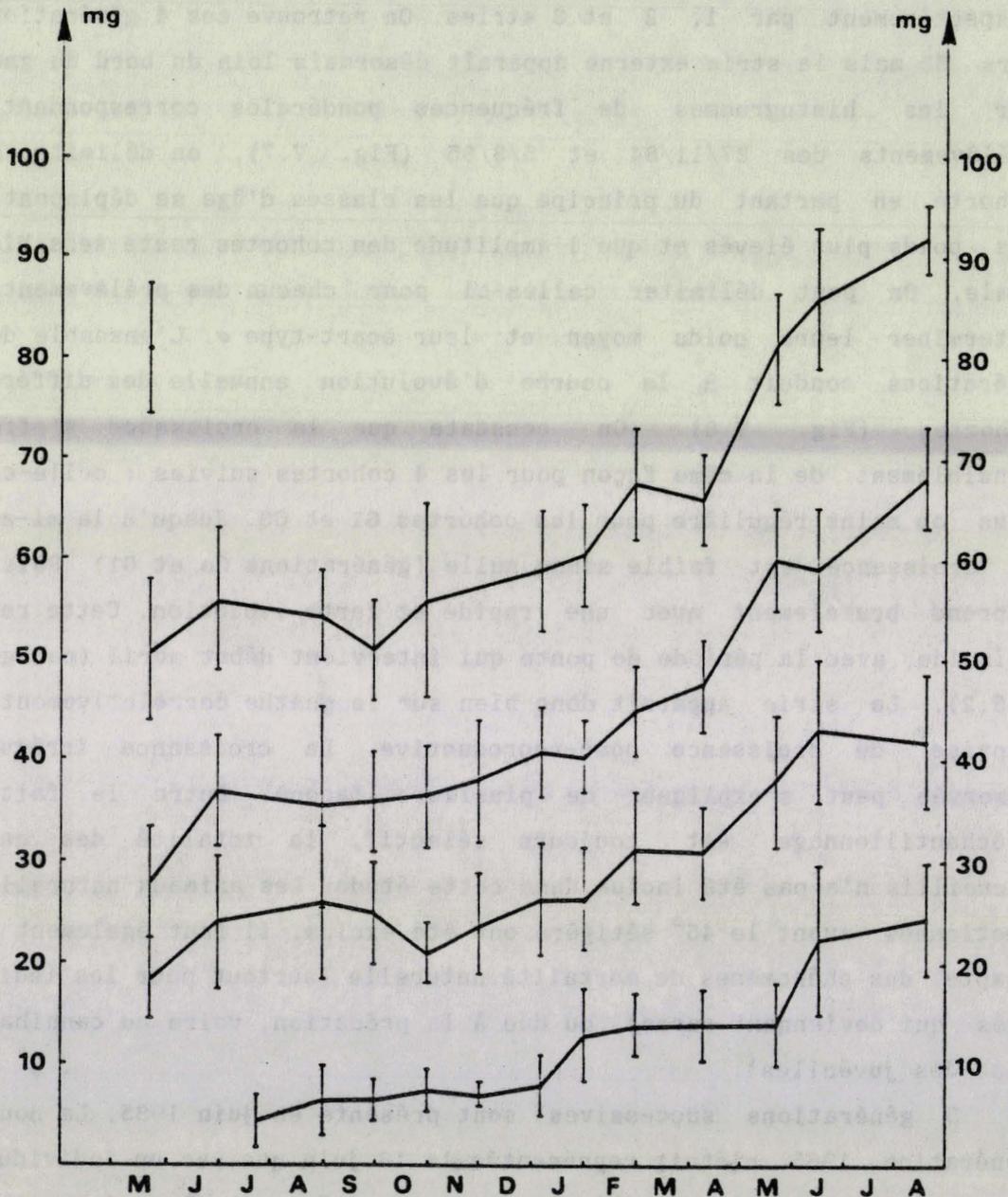
(1983) constatent que les estimations de l'âge par la taille, le poids et les mâchoires peuvent différer.

V.4.4. Détermination et évolution des cohortes

L'interprétation des photos de mâchoires permet de conclure à l'existence de 4 générations en novembre 1984. La génération G_0 1984 se caractérise par l'absence de strie et les générations G_1 , G_2 , G_3 respectivement par 1, 2 et 3 stries. On retrouve ces 4 générations en mars 85 mais la strie externe apparaît désormais loin du bord du gnathe. Sur les histogrammes de fréquences pondérales correspondant aux prélèvements des 27/11/84 et 5/3/85 (Fig. V.7), on délimite chaque cohorte en partant du principe que les classes d'âge se déplacent vers des poids plus élevés et que l'amplitude des cohortes reste sensiblement égale. On peut délimiter celles-ci pour chacun des prélèvements, et déterminer leurs poids moyen et leur écart-type σ . L'ensemble de ces opérations conduit à la courbe d'évolution annuelle des différentes cohortes (Fig. V.8). On constate que la croissance s'effectue sensiblement de la même façon pour les 4 cohortes suivies : celle-ci est plus ou moins régulière pour les cohortes G_1 et G_3 . Jusqu'à la mi-avril, la croissance est faible sinon nulle (générations G_0 et G_1). Puis elle reprend brutalement avec une rapide et forte évolution. Cette reprise coïncide avec la période de ponte qui intervient début avril (paragraphe V.5.2). La strie apparaît donc bien sur le gnathe corrélativement à la reprise de croissance post-reproductive. La croissance irrégulière observée peut s'expliquer de plusieurs façons. Outre le fait que l'échantillonnage est toujours sélectif, la totalité des animaux recueillis n'a pas été incluse dans cette étude. Les animaux naturellement sectionnés avant le 45^e sétigère ont été exclus. Il faut également tenir compte des phénomènes de mortalité naturelle (surtout pour les individus âgés qui deviennent rares), ou due à la prédation, voire au cannibalisme (cas des juvéniles).

5 générations successives sont présente en juin 1985. La nouvelle génération 1985 n'était représentée le 18 juin que par un individu de 2 mg et n'a pas été retrouvée par la suite (même en août). Cette absence est sans doute due à la maille de 1 mm employée puisqu'au même moment, un prélèvement superficiel d'un quart de mètre carré révélait après tamisage sur toile de 200 μ m la présence de 8 juvéniles d'environ 10 sétigères.

Fig. V.8 : Evolution annuelle des différentes cohortes d'une population de *Nephtys cirrosa* : Wimereux



La présence de 5 générations montre que Nephtys cirrosa a une longévité minimale de 5 ans. Celle-ci n'est pas exceptionnelle chez les nephtydae (tableau V.3.).

Tableau V.3 : Longévité de différentes espèces de nephtydae

Espèce	Age maximum (années)	Auteur	Localisation
Nephtys hombergii	5	OLIVE (1977)	Tyne estuary (GB)
"	5	OLIVE et MORGAN(1983)	"
"	5	RETIERE (1976, 1979)	Dinard (France)
"	5	KIRKEGAARD (1978b)	Eaux danoises
Nephtys caeca	12	OLIVE et MORGAN(1983)	Tyne estuary (GB)
"	7	OLIVE (1977)	"
Nephtys ciliata	7	ALHEIT (1978b)	Kiel Bay (R.F.A.)
Aglaophamus verilli	5 et plus	ESTCOURT (1975)	Tasman Bay (Australie)
Aglaophamus ornatus	10 à 15	DESBRUYERES (1977)	Iles Kerguelen
Nephtys cirrosa	4 à 5	HELIEZ (1984)	Dinard (France)

V.5. ETUDE DE LA REPRODUCTION EN MILIEU INTERTIDAL

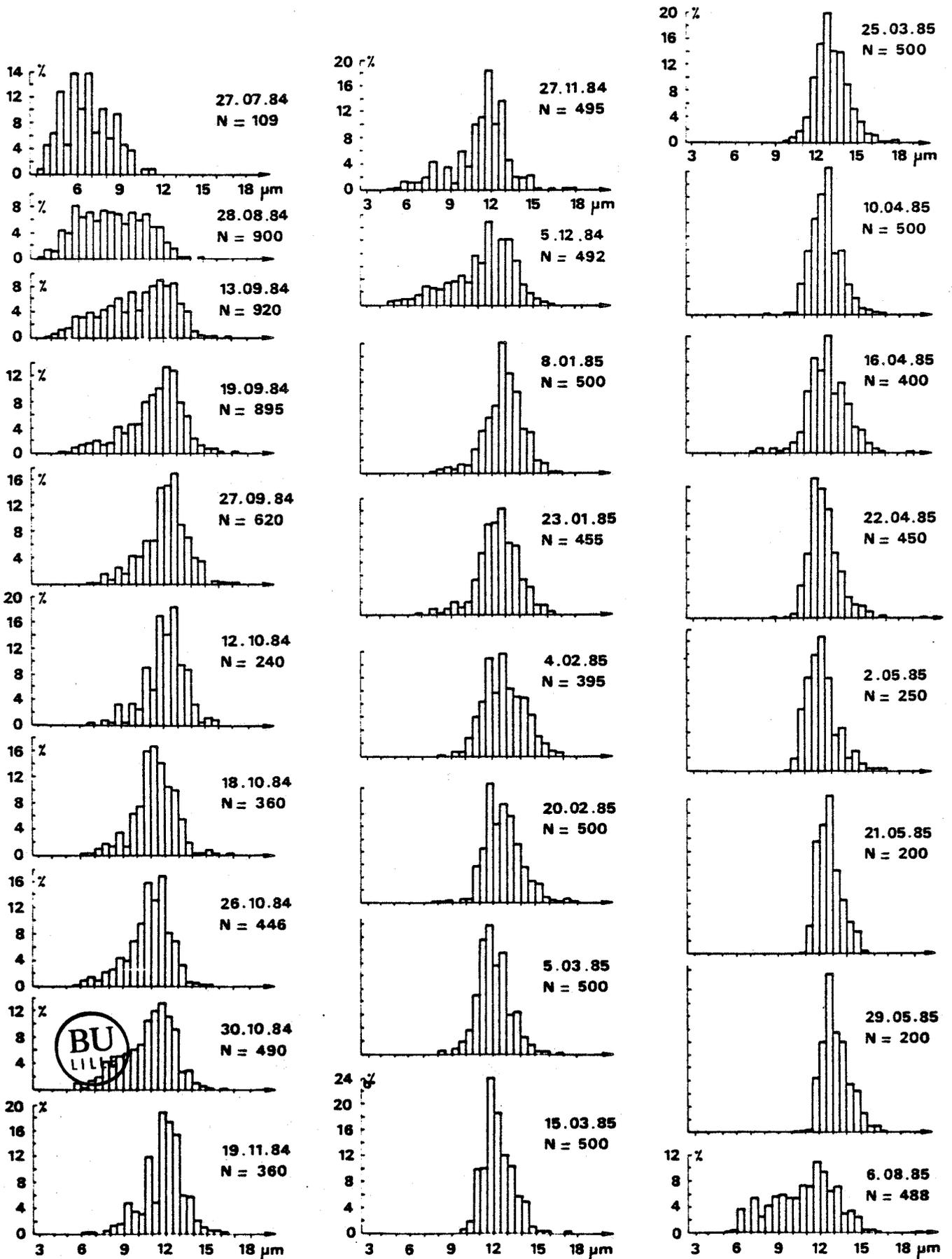
Les nephtydae sont des animaux polytéliques (EDWARDS, 1962 in OLIVE, 1984) ou itéropares (COLE, 1954 in OLIVE, 1984) par opposition aux monotéliques tels que les nereidae ou les glyceridae qui ne pondent qu'une fois dans leur vie. Des exceptions existent cependant (MATHIVAT et CAZAUX, 1985). De nombreuses recherches endocrinologiques (OLIVE, 1978 ; OLIVE et BENTLEY, 1980 ; OLIVE et coll., 1981a ; BENTLEY et coll., 1984 ; OLIVE et coll., 1985) montrent que la reproduction s'effectue sous l'influence de deux hormones, l'hormone gonadotrophique (GH) et l'hormone de ponte (SH). Celles-ci jouent un rôle antagoniste dans la différenciation des cellules germinales et leur maturation ainsi que sur la ponte. Elles interviennent également dans l'oosorption des ovocytes non pondus.

V.5.1. Méthodes

L'ensemble des observations porte sur un an et demi. Seul le suivi ovocytaire a été étudié, à intervalles de 8 à 15 jours. Dix femelles provenant du plus large éventail de poids possible sont examinées le plus rapidement possible après la récolte. Les animaux formolés sont déposés sur une lame de verre. Une incision de la paroi coelomique permet aux ovocytes de s'écouler librement. L'observation réalisée au microscope photonique, de 50 ovocytes choisis au hasard par femelle, donne un total

Fig. V . 9 : Histogrammes des fréquences de diamètres ovocytaires

de *Nephtys cirrosa* : Wimereux

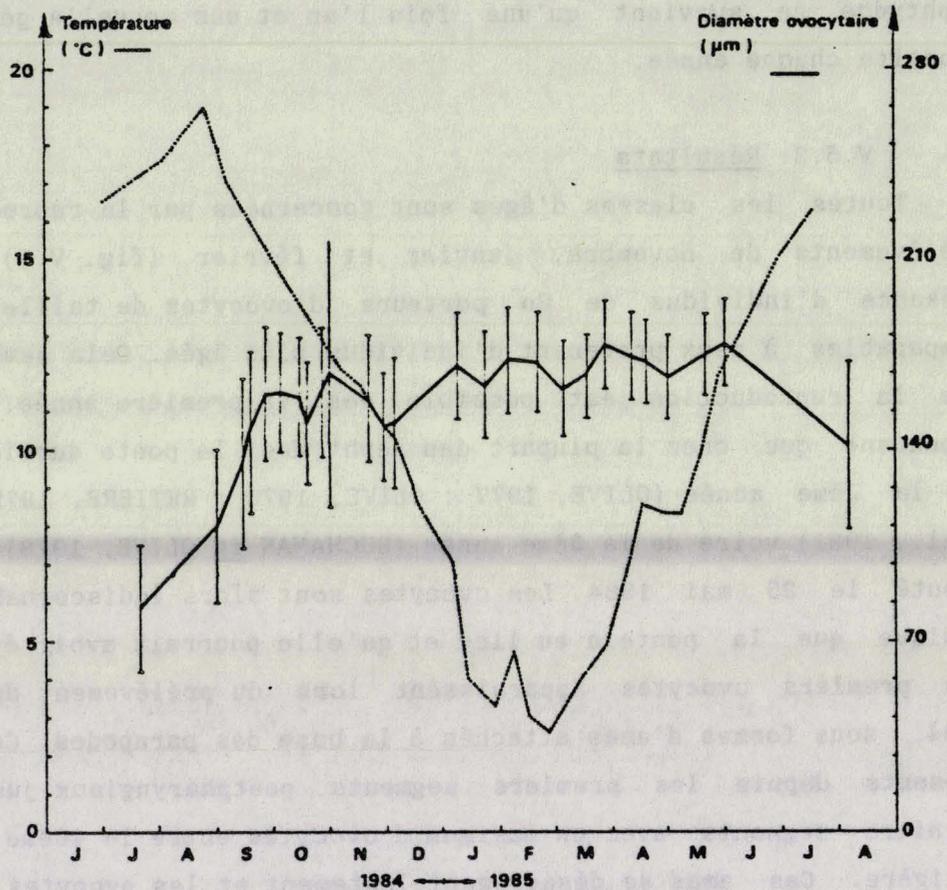


de 500 mesures par prélèvement. Les diamètres sont exprimés en unités micrométriques dont la correspondance en microns est donnée par la relation $1 \text{ u.m.} = 14,2 \mu\text{m}$. Le diamètre ovocytaire moyen et son écart-type sont déterminés par la méthode de Harding. Dans le cas présent, la totalité des données constitue une génération unique car la ponte des nephtydae ne survient qu'une fois l'an et une nouvelle génération est produite chaque année.

V.5.2. Résultats

Toutes les classes d'âges sont concernées par la reproduction. Les prélèvements de novembre, janvier et février (fig. V.7) montrent la présence d'individus de Go porteurs d'ovocytes de taille et d'aspect comparables à ceux provenant d'individus plus âgés. Cela semble indiquer que la reproduction est possible dès la première année. Il apparaît cependant que chez la plupart des nephtydae, la ponte survient au cours de la 2ème année (OLIVE, 1977 ; OLIVE, 1978 ; RETIERE, 1979 ; OLIVE et coll., 1981) voire de la 3ème année (BUCHAMAN in OLIVE, 1978). Le suivi a débuté le 25 mai 1984. Les ovocytes sont alors indiscernables, ce qui indique que la ponte a eu lieu et qu'elle pourrait avoir été complète. Les premiers ovocytes apparaissent lors du prélèvement du 23 juillet 1984, sous formes d'amas attachés à la base des parapodes. Ces amas sont présents depuis les premiers segments postpharyngiaux jusqu'aux tous derniers segments avec un maximum d'ovocytes entre le 40ème et le 70ème setigère. Ces amas se désagrègent lentement et les ovocytes sont libres fin août. La maturation des ovocytes ne se fait pas de façon synchronisée entre les individus et chez un même animal (OLIVE, 1978). Aussi observe-t-on un large spectre de diamètres ovocytaires (Fig.9). Dès la mi-septembre, un maximum d'abondance commence à se dessiner aux alentours de $170 \mu\text{m}$. Ce "pic" oscille alors entre 160 et $185 \mu\text{m}$ et peut même subir quelques régressions jusqu'à la ponte. Parallèlement, le spectre ovocytaire diminue d'amplitude pour ne plus présenter au mois de mars qu'un pic unique et étroit. Tout se passe comme si après une rapide croissance, les ovocytes n'évoluaient que très peu et étaient stockés en attendant d'être pondus. Cette évolution (Fig.V.10) de la croissance ovocytaire est de type sigmoïde largement répandu chez les annélides (CLARK, 1965 ; DUCHENE, 1976 ; BHAUD et GRUET, 1984).

Fig. V. 10 : Evolution annuelle du diamètre ovocytaire moyen
de *Nephtys cirrosa*. Wimereux



Le taux de femelles se situe entre 23 et 33% tout au long de l'année avec un hiatus en février (Fig. V.11). A partir du 10 avril, il chute rapidement et régulièrement. Ceci permet de situer le début de la période de ponte au cours de la première moitié du mois d'avril lorsque le diamètre ovocytaire moyen est de 170 µm environ.

Le diamètre ovocytaire de ponte est inférieur à celui donné par HELIEZ (1984) mais s'inscrit dans l'éventail des valeurs relevées dans la littérature pour d'autres nephtyidae (Tableau V.4).

Fig. V.11 : Evolution du pourcentage de femelles de *Nephtys cirrosa* au cours du cycle de reproduction . Wimereux

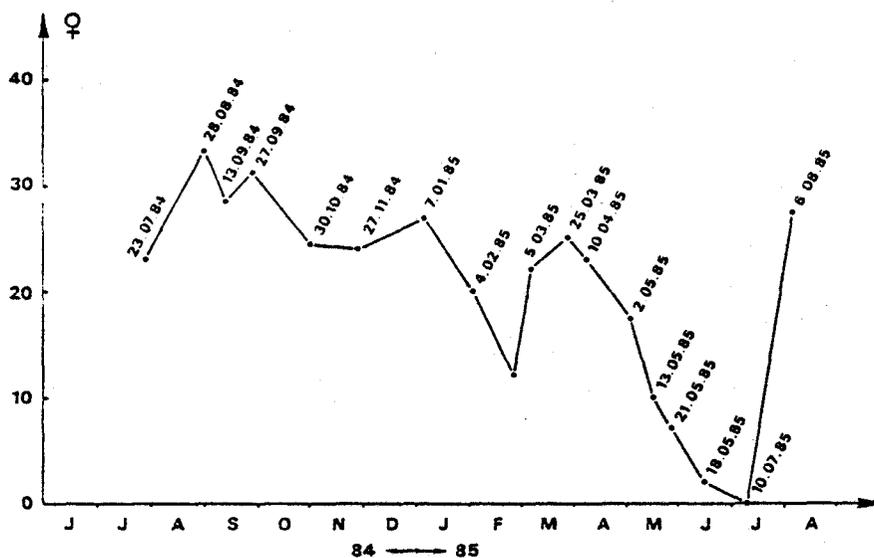


TABLEAU V.4 : Diamètre ovocytaire de ponte et diamètre maximum de diverses espèces de nephtyidae

Espèce	Diamètre ovocytaire de ponte	Diamètre ovocytaire maximum	Auteur
<i>Nephtys hombergii</i>	120	150	OLIVE (1978)
"	125-190	200-220	RETIERE (1979)
"	200	-	OYENEKAN (1986)
<i>Nephtys caeca</i>	112	-	WILSON (1936) in CURTIS (1977)
"	120	150	OLIVE (1978)
"	200	-	OLIVE et coll. (1981)
<i>Micronephtys minuta</i>	90-120	-	CURTIS (1977)
<i>Nephtys cirrosa</i>	200	260	HELIEZ (1984)
"	170	250	Cette étude



La ponte survient lorsque la température de l'eau côtière qui est alors de 9°C commence à s'élever. La relation entre température et reproduction est bien connue (ORTON, 1920 in DUCHENE, 1977). BHAUD (1982) constate que les variations saisonnières de la température sont à l'origine de la périodicité de la reproduction chez beaucoup d'espèces des régions tempérées. D'autres facteurs interviennent (OLIVE, 1984). Ainsi, la salinité peut être responsable d'une 2ème ponte (MATHIVAT et CAZAUX, 1985).

Le réchauffement des eaux se faisant par l'ouest, la ponte semble survenir d'autant plus tard que l'on se dirige vers l'est de la Manche et la Mer du Nord et que l'on remonte vers le nord des îles britanniques (Tableau V.5). Par contre, la ponte en octobre dans le nord-ouest illustre très bien l'existence d'autres facteurs, la température de ces eaux étant comparable à celle de nos régions (Fig.V.4).

Tableau V.5 : Périodes de ponte de Nephtys cirrosa relevées dans la bibliographie

Site	Période de ponte	Référence
Baie d'Audierne (Bretagne)	Avant le 18 juillet	OLIVE et coll. (1985)
Dinard (Bretagne)	Fin mars (1984)	HELIEZ (1984)
Granville (Cotentin)	Janvier (1981)	HELIEZ (1984)
Sud ouest de l'Ecosse	Octobre	MORGAN (données non publiées <u>in</u> OLIVE et coll., 1985)
Norfolk (S.E. Grande Bretagne)	entre mars et juillet	HAMOND (1966)
Plymouth (Sud Grande Bretagne)	avril-mai	d'après les données de GIBBS (1969)

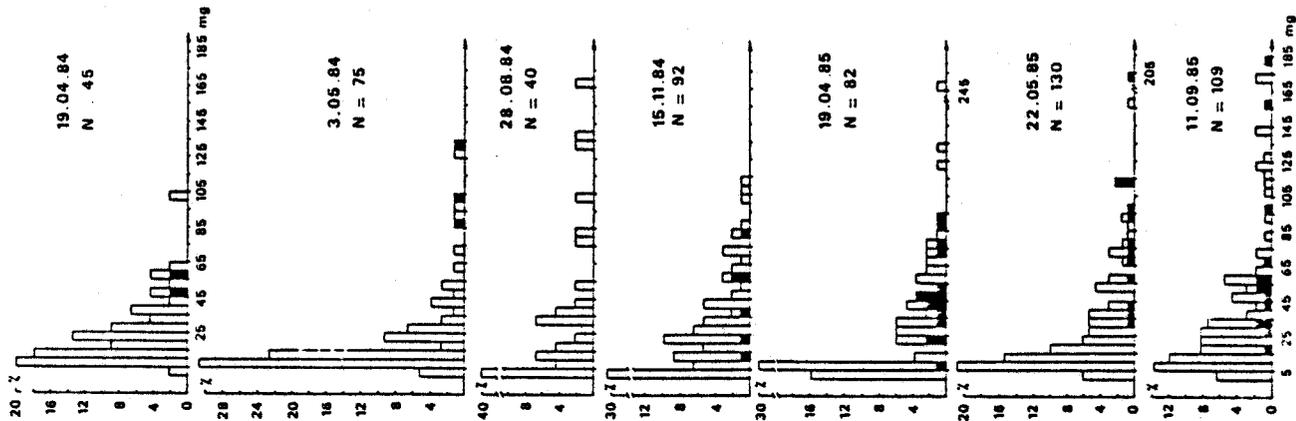
Le moment exact de la ponte est inconnu, les élevages de Nephtys cirrosa en aquarium n'ayant donné aucun résultat.

Ainsi que le montre l'évolution du taux de femelles, la ponte commence début avril pour s'achever presque trois mois plus tard fin juin. Cette période de ponte apparaît anormalement longue. En effet, OLIVE (1978) et BENTLEY et coll. (1984) observent pour Nephtys hombergii des périodes de ponte s'étalant respectivement sur 15 à 20 jours et 2 jours. Il semble qu'il faille attribuer cette anomalie à une ponte incomplète. Ce phénomène est connu et a été signalé chez Nephtys cirrosa par RETIERE et MORGAN (in OLIVE et coll., 1985) et chez d'autres nephtydae (OLIVE, 1977, 1978 ; CURTIS, 1977 ; OLIVE et coll., 1981b). Il permet d'expliquer la présence simultanée le 6 août 1986 d'ovocytes de 200 µ (génération 1985-1986) et d'ovocytes de faible diamètre encore parfois groupés en amas. Dans cette hypothèse, l'absence de femelles observée le 10 juillet 1985 ne serait que la conséquence du faible nombre

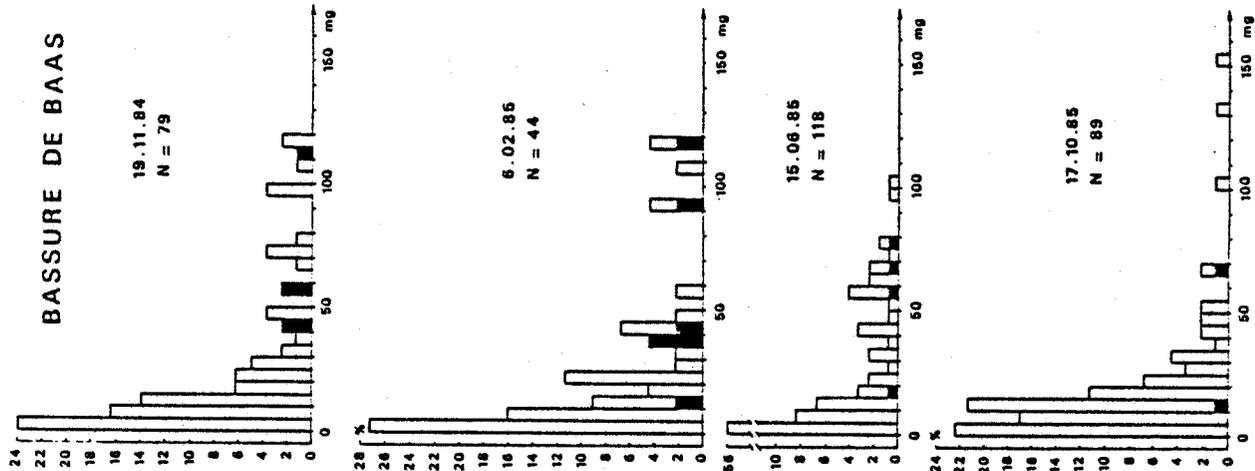
Fig. V.12 : HISTOGRAMMES DES FREQUENCES PONDERALES

Femelles

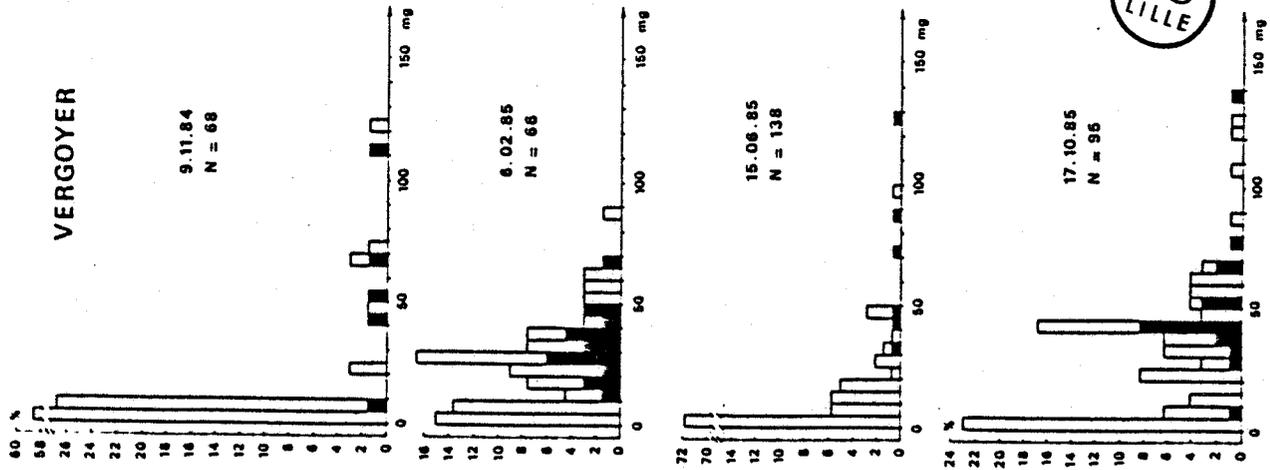
DYCK



BASSURE DE BAAS



VERGOYER



d'individus examinés. Les ovocytes non pondus peuvent être résorbés immédiatement comme c'est le cas généralement (OLIVE et coll., 1981b) ou quelques mois plus tard (OLIVE, 1978). Ils peuvent enfin se mélanger à la nouvelle génération et être pondus l'année suivante (OLIVE, 1978). Ceci permettrait d'expliquer pourquoi on ne retrouve pas, après la ponte, de période durant laquelle les gamètes sont absents.

Si le phénomène de ponte incomplète est non adaptatif, la réussite de la ponte dépend du climat ou du sédiment de la région à laquelle l'espèce peut ne pas être physiologiquement adaptée.

S'il est adaptatif, il existe alors un mécanisme permettant aux animaux de "prévoir" que la survivance des juvéniles sera très faible (compétition inter et/ou intraspécifique) ou que l'énergie allouée à la reproduction induira une forte mortalité des adultes mettant ainsi l'espèce en danger (OLIVE et coll., 1985). Le système endocrinien interviendrait alors. Une telle stratégie ne peut se concevoir que chez des espèces vivant plusieurs années (OLIVE et coll., 1981b). Chez les nephtyidae, la survivance augmente avec la résorption puisque l'énergie récupérée peut alors être réinvestie dans les tissus somatiques (OLIVE et coll., 1981b). Comme la fécondité est fonction de la taille, elle est plus élevée l'année suivante.

Une telle adaptation permettrait donc aux nephtyidae de survivre dans des zones où les conditions favorables à la reproduction ne sont pas présentes chaque année.

V.6. ETUDE COMPARATIVE

V.6.1. Etude dynamique comparative

Les prélèvements quantitatifs effectués sur les bancs de la Bassure de Baas, du Vergoyer et du Dyck permettent de disposer de 3 séries d'histogrammes (Fig.V.12). On utilise pour déterminer les cohortes l'allure des histogrammes mais aussi l'hypothèse que des individus de poids identique pour chacune des populations étudiée ont le même âge. Afin de ne pas multiplier le nombre de figures, seule l'étude du Dyck est donnée à titre d'exemple (Fig.V.13).

Le poids moyen de chacune des cohortes de chaque banc a été reporté sur un graphe unique (Fig.V.14) présentant en fond une représentation simplifiée de la Fig.V.8.

Les poids moyens individuels des générations Go 1984 pour chacun des

Fig. V .13 : Détermination du poids individuel moyen de chaque cohorte

par la méthode de Harding . Dyck

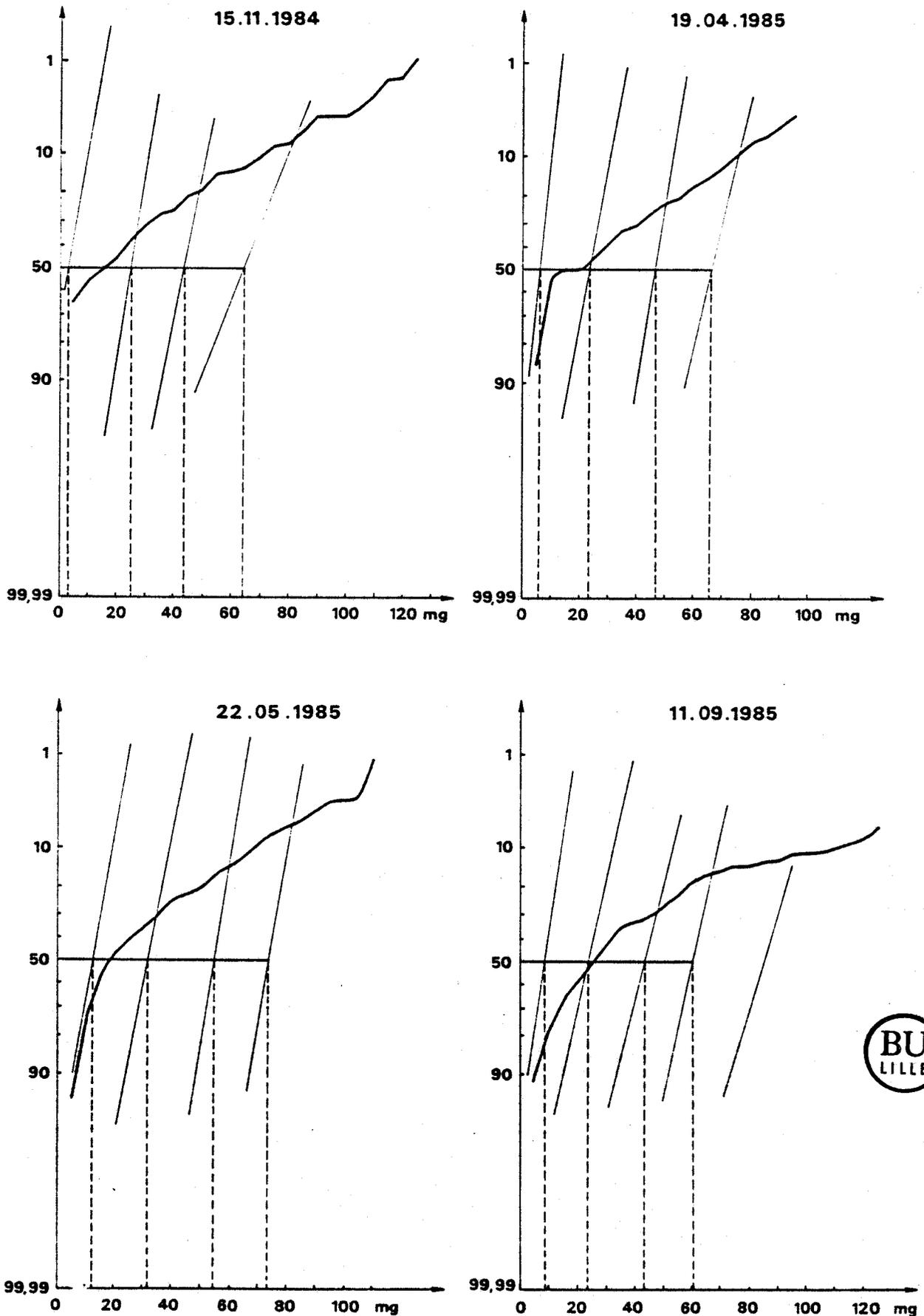
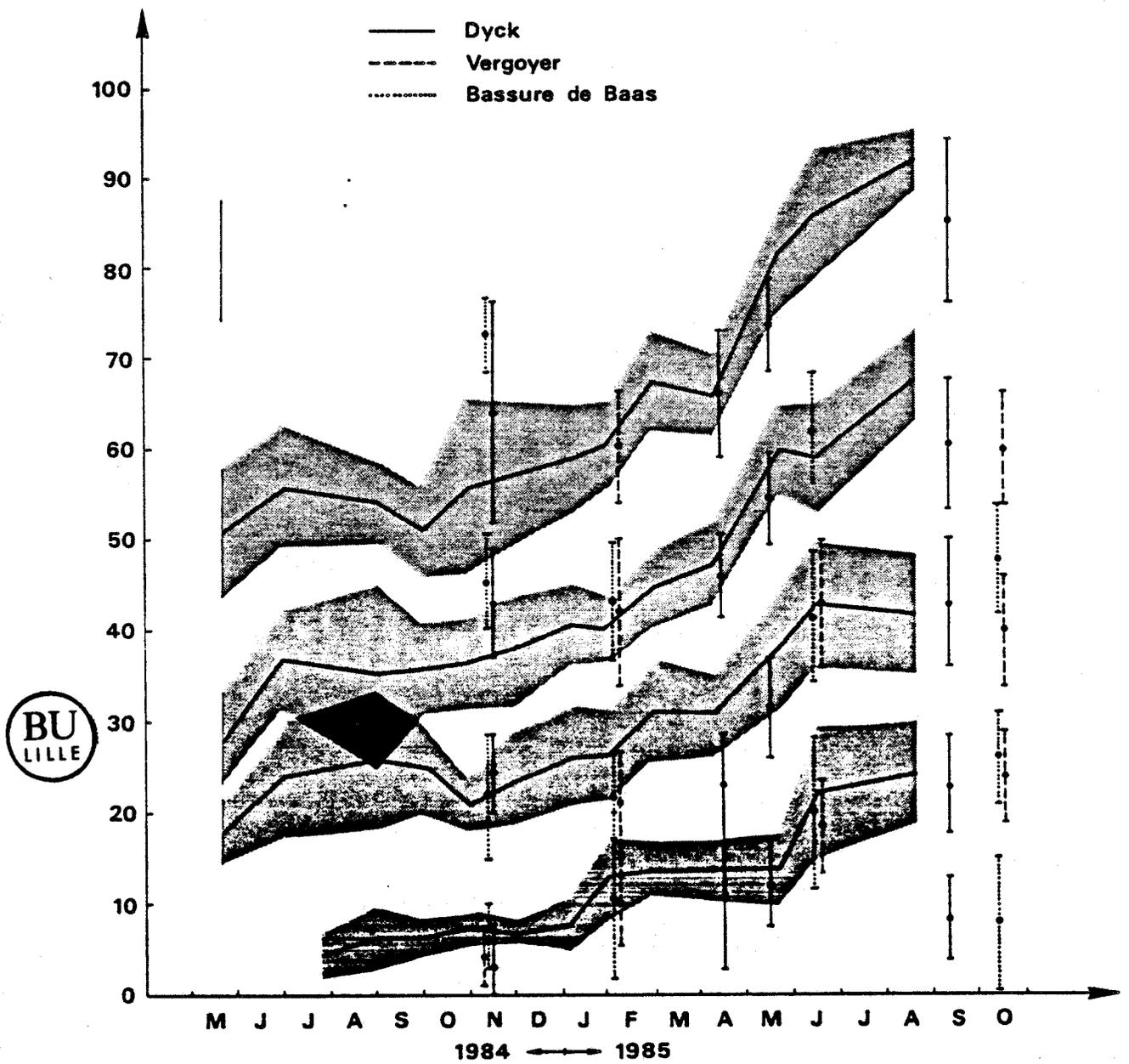


Fig. V . 14 : Etude comparative de l'évolution des cohortes de *Nephtys cirrosa* sur chaque banc par rapport au site de Wimereux



bancs sont proches entre eux pour une même période (prélèvements de novembre 1984 et septembre-octobre 1985) et ont une évolution similaire à la cohorte Go 1984 de la population de Wimereux. Le même phénomène s'observe pour les autres générations avec quelques hiatus. Les poids moyens individuels sont toujours proches entre eux mais s'éloignent parfois de ceux de Wimereux à des époques comparables (G3 : novembre 1984 ; G2 : septembre-octobre 1985). Il semblerait de plus que les poids moyens des générations les plus âgées G2 et G3 n'atteignent pas en milieu subtidal des valeurs aussi élevées qu'en milieu intertidal. Cependant les comparaisons de ces générations ne doivent pas conduire à des conclusions hâtives car les effectifs considérés ne sont pas toujours suffisamment grands.

Sur la plage de Wimereux, la génération Go 1985 apparaissait lors du prélèvement du 18 juin sous la forme de 32 individus d'une dizaine de segments (paragraphe V.4.4.) Le 15/6/85, on relevait sur la Bassure de Baas et le Vergoyer des densités de juvéniles comparables à celle de Wimereux mais possédant une quinzaine de segments. On peut donc en déduire que la ponte a eu lieu fin mars-tout début avril, avant celle survenue en milieu intertidal. Le recrutement semble de plus, beaucoup plus efficace au pied des bancs (Tableau V.6).

Tableau V.6 : 15/6/85 : Densités de Nephtys cirrosa sur les bancs de la Bassure de Baas et du Vergoyer

	Bassure de Baas			Vergoyer		
	Total	Juvéniles	% juvéniles	Total	juvéniles	% Juvéniles
Sommet	16	0	0	22	2	9,1
Pente	66	20	33,3	49	2	4,1
Creux	77	30	38,9	105	89	84,8

Il est étonnant que les juvéniles puissent constituer jusqu'à 85% de l'échantillon de population (creux du Vergoyer) à moins d'envisager une répartition en tâche des juvéniles de laquelle seraient absents les adultes.

Le rendement du recrutement croît avec la bathymétrie c'est-à-dire dans des zones où l'hydrodynamisme est moindre. Cela expliquerait l'absence au moins jusqu'en août de la nouvelle génération sur la plage de Wimereux qui est soumise à l'action des vagues et de la houle. Il se

pourrait donc que la maintenance de la population en milieu intertidal soit assurée par des migrations à partir de populations subtidales ainsi que le suggèrent GIBBS (1969), WARWICK et PRICE (1975) et OLIVE et MORGAN (1983) pour différentes espèces de nephtydae. Cela expliquerait que la génération Go 1984 de Wimereux ait vu ses effectifs augmenter jusqu'à la mi-septembre sans que l'on ait observé de juvéniles auparavant. Cette hypothèse reste cependant à vérifier.

V.6.2. Etude comparative de la reproduction

On dispose d'une série d'histogrammes des fréquences de diamètres ovocytaires pour chacun des quatre bancs échantillonnés (Fig.V.15). Les diamètres ovocytaires moyens sont calculés de la même façon que pour le suivi intertidal et reporté sur un seul diagramme (Fig.V.16) qui permet toutes les comparaisons.

Ceux-ci sont extrêmement proches les uns des autres lors d'une même période et différent peu de ceux calculés sur le site de Wimereux. Seules les valeurs relevées sur le Dyck et la Bassure de Baas s'écartent sensiblement des données de référence en novembre 1984. Il apparaît que l'évolution du diamètre ovocytaire est semblable pour l'ensemble des cinq populations des milieux intertidal et subtidal. On relève ainsi le 19/4/85 des valeurs de $12,2 \pm 1,2$ u.m. sur le Dyck, $12,15 \pm 1,15$ u.m. sur Gravelines et $12,3 \pm 1,1$ u.m. sur Wimereux (valeurs égales à $P = 5\%$: test t de Student). Des diamètres significativement différents à $P = 5\%$ existent : $9,5 \pm 0,9$ u.m. et $11,35 \pm 1,65$ u.m. sur le Dyck et Wimereux les 15 et 19/11/84.

Le cycle de croissance ovocytaire est reproductible d'une année sur l'autre comme en témoignent les valeurs suivantes : $10,3 \pm 0,9$ u.m. le 9/11/83 sur Gravelines et $9,5 \pm 0,9$ u.m. sur la Bassure de Baas le 15/11/84 ($P = 5\%$). De même le diamètre ovocytaire moyen de $12 \pm 1,4$ u.m. calculé sur le Dyck le 3/5/84 est identique à $P = 5\%$ à celui trouvé sur Wimereux le 2/5/85 ($11,9 \pm 1,1$ u.m.). Des différences existent cependant : les taux des femelles sont dans la plupart des cas, inférieurs à ceux relevés en milieu intertidal (Fig. V.17). L'hypothèse de l'erreur d'échantillonnage semble à écarter si l'on considère l'homogénéité des faibles valeurs enregistrées sur les bancs de la Bassure de Baas, du Vergoyer, du Dyck et du Haut Fond de Gravelines (6,2% ; 5,97% ; 5,26% et 6,59%) contre 24,51% à Wimereux le 30/10/84.

Fig. V.15 : HISTOGRAMMES DES FREQUENCES DE DIAMETRES OVOCYTAIRES

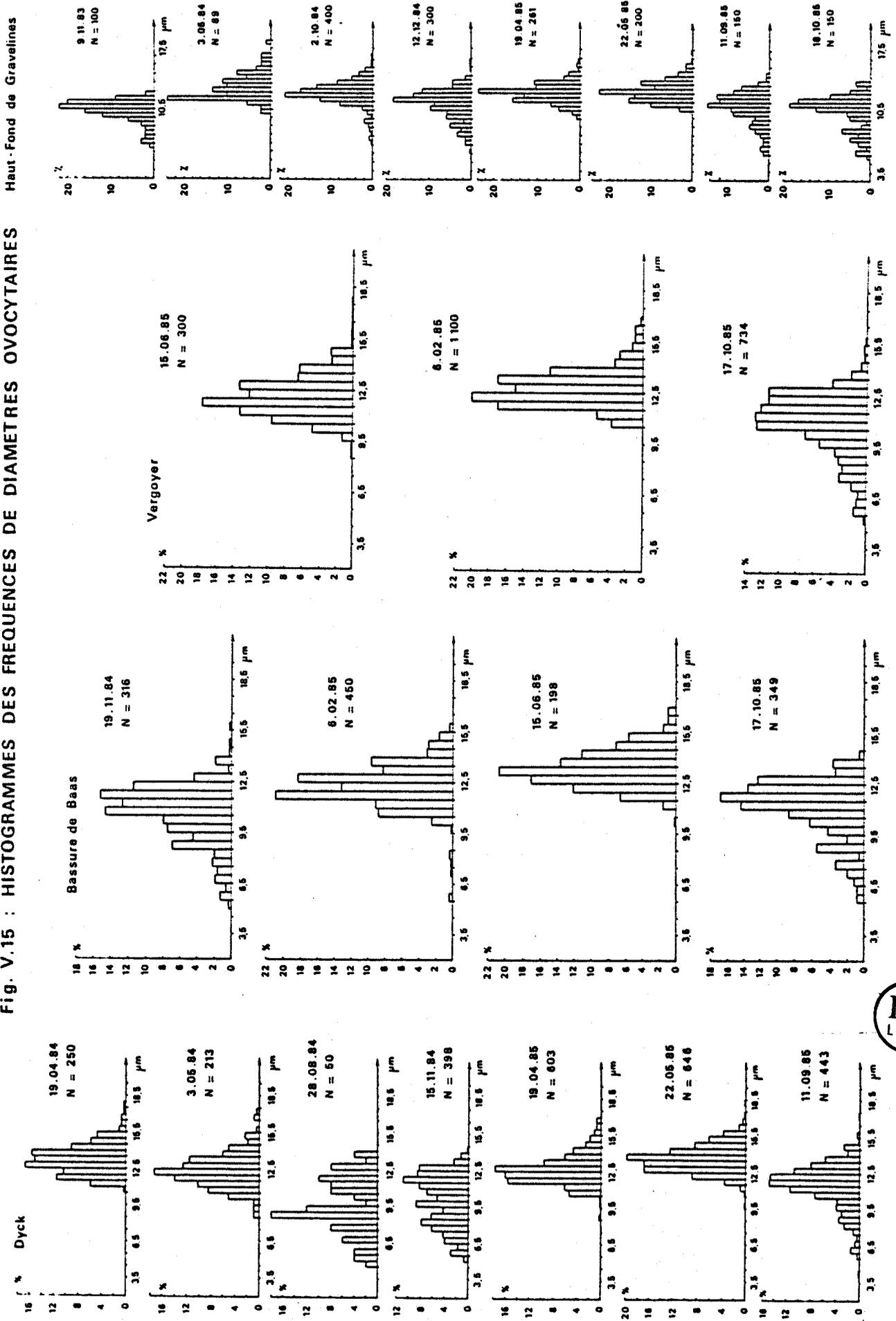


Fig. V.16 : Evolution comparée du diamètre ovocytaire moyen

de *Nephtys cirrosa*

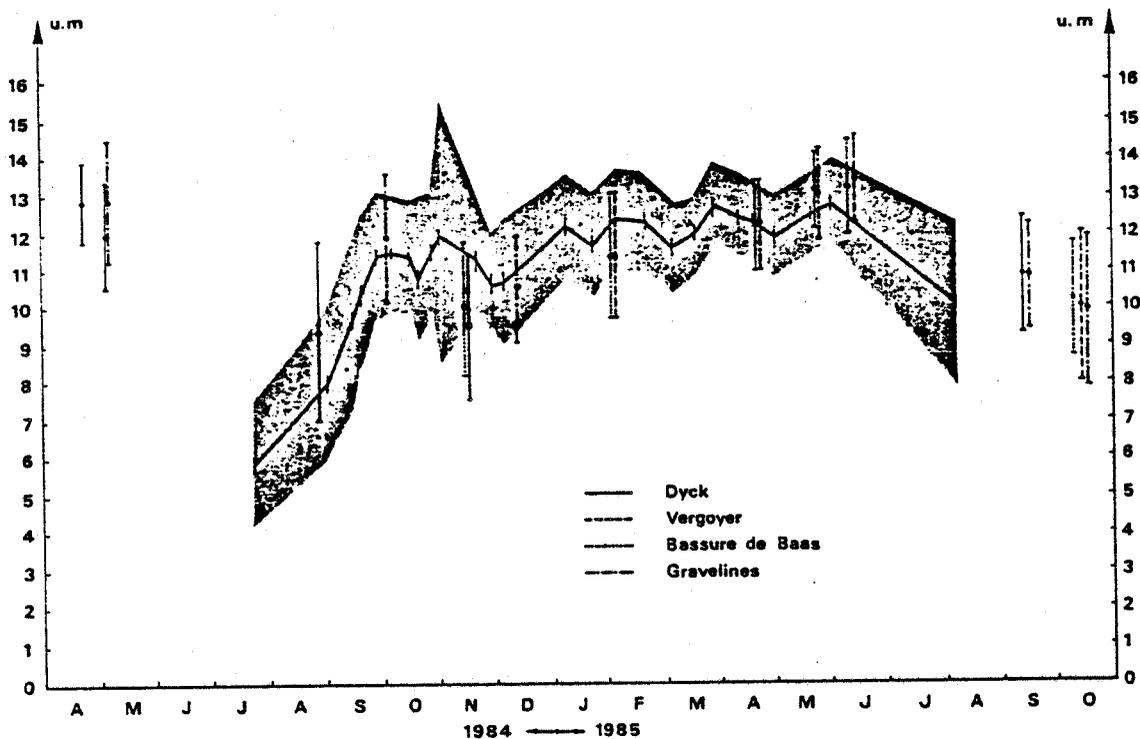
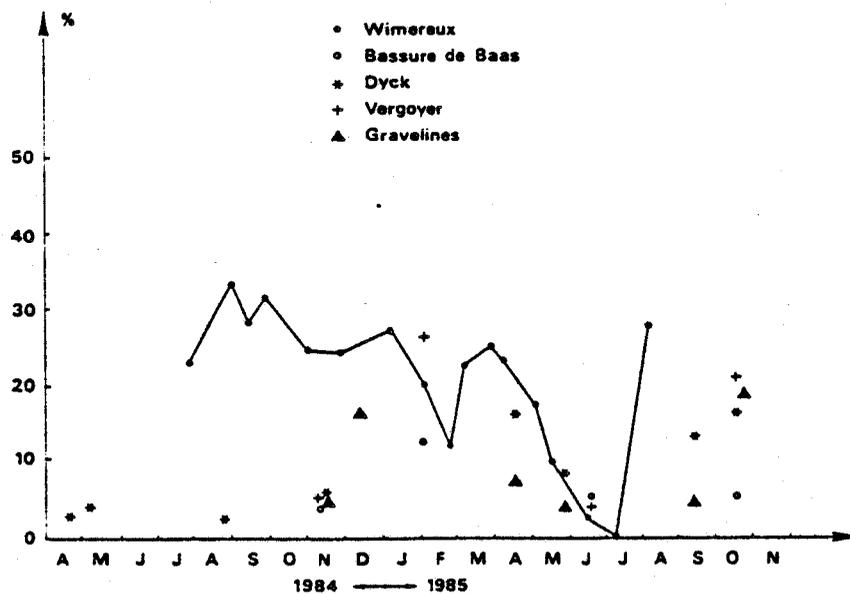


Fig. V.17 : Evolution comparée du taux de femelles

de *Nephtys cirrosa*



Cela n'empêche pas d'observer à partir de la mi-avril une baisse des taux de femelles qui aboutit fin mai à des valeurs proches pour Gravelines, le Dyck et Wimereux (4,46% ; 8,46% ; 11,04%) et mi-juin pour la bassure de Baas, le Vergoyer et Wimereux (5,8% ; 4,3% ; 2,2%). Le manque de données fin mars-début avril ne permet pas de situer exactement le début de la ponte et donc de vérifier l'hypothèse selon laquelle la ponte pourrait avoir eu lieu plus tôt en milieu subtidal. De même, le manque de données estivales ne permet pas de savoir si la ponte a été totale en milieu subtidal. Les taux de 4,44% et 4% observés sur le Dyck les 19/4/84 et 3/5/84 montrent cependant qu'elle ne l'a pas été sur ces bancs en 1984.

V.7. CONCLUSION

L'étude intertidale sur un cycle annuel montre l'existence de cinq générations. La ponte est possible dès la première année. Elle survient début avril quand le diamètre ovocytaire atteint 170 microns environ. La ponte s'effectue durant une période de presque trois mois et semble incomplète. C'est ce que montrent la présence constante de gamètes ainsi que la présence d'ovocytes de diamètre proche de 200 microns dès les premiers jours d'août.

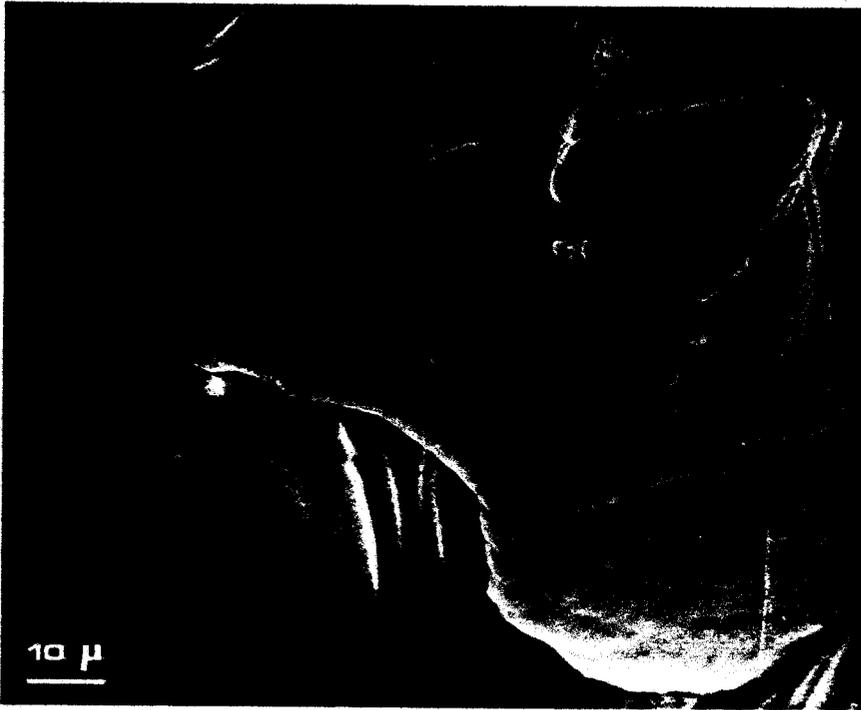
Bien que la période de ponte en milieu subtidal n'ait pu être déterminée, la nouvelle génération 1985 apparaît plus tôt sur les bancs du Vergoyer et de la Bassure de Baas, suggérant ainsi que la ponte en milieu subtidal survient avant la ponte en milieu intertidal.

L'efficacité du recrutement est meilleure en milieu subtidal que sur la plage de Wimereux. Aussi est-il possible que la maintenance de la population soit assurée par des migrations d'origine subtidale.

Le cycle ovocytaire est reproductible d'une année sur l'autre et identique pour chacune des cinq populations.

L'ensemble des résultats obtenus peut faire l'objet de quelques remarques. Pour des raisons essentiellement pratiques, l'étude au microscope électronique à balayage n'a porté que sur quelques échantillons. De plus, il a été admis que deux individus appartenant à deux populations différentes et ayant un même poids appartenaient à la même génération. Un véritable suivi des populations subtidales, un emploi généralisé du M.B.E. et une étude histologique des ovocytes permettraient d'affiner les résultats et d'avoir une meilleure connaissance de la biologie de Nephtys cirrosa en milieux subtidal et intertidal.

Planche II : Photographies au M.E.B. des machoires de *Nephtys cirrosa* : Prélèvement du 27.11.1984 . Plage de Wimereux



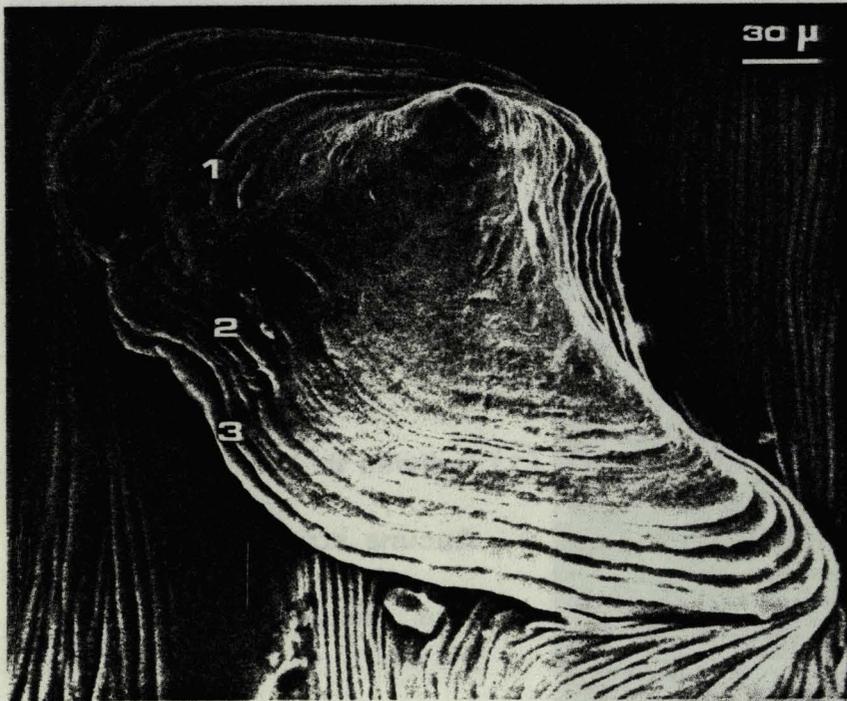
① Individu de la classe] 5; 10] mg
Aucune strie apparente
Age : début de 1^{ère} année

BU
LILLE

② Individu de 53 mg
3 stries apparentes dont une
près du bord externe indiquant
une reprise de croissance en
début de 3^{ème} année



Planche II : Suite



③ Individu de 58 mg ; Cas identique mais on observe un grand nombre de stries secondaires qui gênent considérablement la "lecture"

④a Individu de 74 mg ;
Les machoires sont similaires pour un même individu



④b Détail de la photo 4a ;
Individu en début de 4^{ème} année

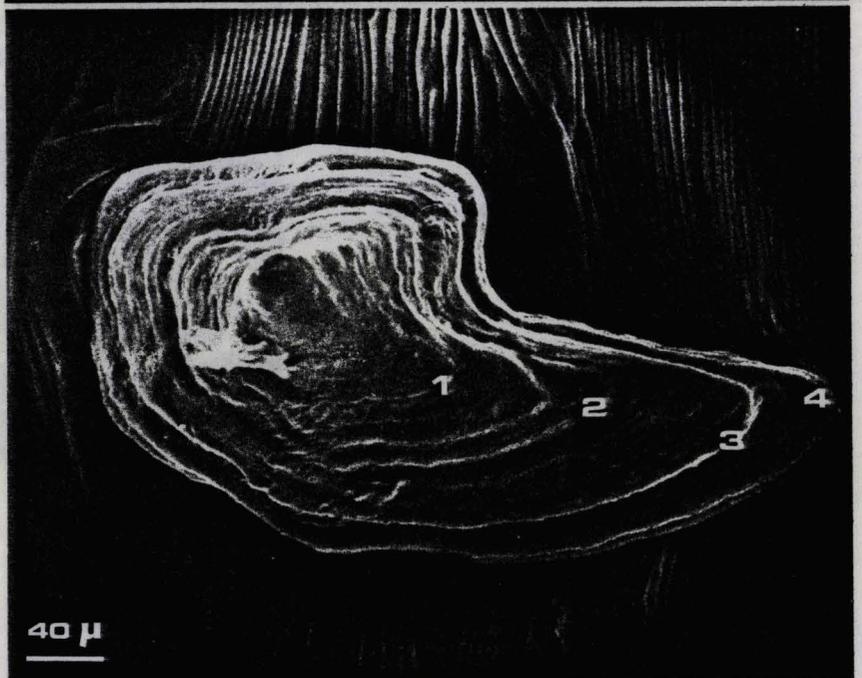


Planche III : Photographies au M.E.B. des machoires de *Nephtys*

cirrosa : Prélèvement du 3.05.1985 . Plage de Wimereux



① Individu de la classe] 10.15] mg ;
Aucune strie apparente ;
Fin de 1^{ère} année



② Individu de la classe] 30.35] mg ;
Une strie très nette ; Individu en
fin de 1^{ère} année



③ Individu de la classe] 40.45] mg ;
2 stries très nettes montrant que
l'animal achève sa 2^{ème} année

CHAPITRE VI

ETUDE COMPARATIVE DE LA PRODUCTION DE LA MACROFAUNE

VI.1. INTRODUCTION

"Le calcul des biomasses peut être très affecté par les techniques d'échantillonnage sur les grosses espèces. C'est pourquoi seules les mesures de production sont réellement suffisantes en théorie" (CHASSE et coll., 1979). Cette affirmation se justifie pleinement dans le cadre de cette étude où on a vu l'importance que peuvent revêtir certaines espèces rares comme Spisula ovalis, Ensis spp., Liocarcinus spp. etc... La biomasse peut être une mesure discutable de la richesse d'un peuplement. De plus, elle ne nous donne qu'une image instantanée. Comme le remarque HILY (1976), "la connaissance de la biomasse nous renseigne sur la quantité de matière organique disponible sur les fonds, mais le problème est de savoir dans quelle mesure cette richesse potentielle profite directement aux prédateurs". Il était donc souhaitable de compléter l'étude des biomasses par une étude de la production.

VI.2. DEFINITION

La notion de production a fait l'objet de nombreuses définitions qui ne concordent pas toujours (MASSE, 1968). THORSON (1957) définit la production par la quantité de matière organique produite dans un volume ou sur une surface donnée pendant un temps donné. Cette définition rejoint celles de ALLEN (1971) et CRISP (1984). Cette production englobe l'augmentation de biomasse due à la croissance somatique ainsi que l'apport de matière par recrutement et la matière perdue par élimination (mortalité et migrations).

VI.3. METHODES

Il existe deux types de méthodes d'estimation de la production. Le premier regroupe les méthodes qui nécessitent une bonne connaissance du cycle biologique, en particulier la détermination et l'évolution des différentes classes d'âge et que l'on peut regrouper sous le terme de méthodes directes. Le deuxième comprend les méthodes basées sur l'existence d'une relation existant entre la production et d'autres paramètres tels que la biomasse ou la longévité. Ce sont les méthodes indirectes.

VI.3.1. Méthodes directes

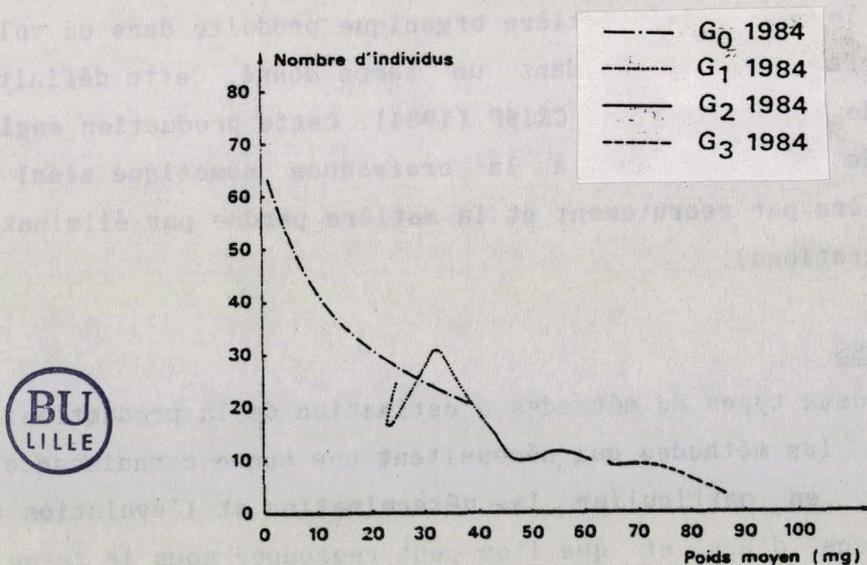
Elles sont nombreuses (MASSE, 1968 ; ALLEN, 1971 ; CRISP, 1984). Parmi celles-ci, nous avons choisi pour l'estimation de la production de l'annélide Nephtys cirrosa la méthode d'estimation de la production pour un stock avec recrutement et classes d'âge séparables (CRISP, 1984). Elle est en fait une expression mathématique de la méthode graphique d'ALLEN (1971) et est actuellement la plus utilisée tant pour les annélides (BUCHAMAN et WARWICK, 1974 ; WARWICK et PRICE, 1975 ; CURTIS, 1977 ; KIRKEGAARD, 1978b) que pour les mollusques (WOLFF et DE WOLF, 1977 ; BACHELET, 1982) ou les crustacés (KLEIN et coll., 1975 ; DAUVIN, 1979).

Cette méthode repose sur la somme des accroissements pondéraux résultant de la croissance individuelle.

Soit une classe d'âge i ; aux temps t et $t + \Delta t$ les individus sont au nombre de N_t et $N_{t + \Delta t}$ et ont un poids individuel moyen de ω_t et $\omega_{t + \Delta t}$.

L'intégration algébrique de la courbe d'Allen (Fig.VI.1) donne :

Fig. VI.1 : Courbe d'Allen établie pour 4 générations d'une population de *Nephtys cirrosa* - Dyck



$$P_i = 1/2 (N_t + N_{t + \Delta t}) (\omega_{t + \Delta t} - \omega_t)$$

ou encore :

$$P_i : \bar{N}_i \Delta \omega_i$$

où N_i est le nombre moyen d'individus de la classe d'âge i et $\Delta\omega_i$ la variation du poids moyen individuel entre deux prélèvements successifs.

Chaque classe d'âge étant considérée comme une population isolée, la production d'une population constituée de n classes d'âge sera :

$$P_{\text{tot}} = \sum_{i=0}^{i=n} \sum_{t=0}^{t=1} \bar{N}_i \Delta\omega_i$$

VI.3.2. Méthodes indirectes

VI.3.2.1. Généralités

Il est classique de comparer la production P d'une population à la valeur moyenne de sa biomasse \bar{B}_m calculée sur une même période de temps, et de calculer le rapport P/\bar{B}_m . Ce ratio dépend beaucoup de l'estimation de \bar{B}_m qui possède une dimension temporelle (MENESGUEN, 1980).

Il y a surestimation si les échantillons sont récoltés pendant une période favorable (période de reproduction par exemple) alors qu'il y a sous-estimation si la récolte est effectuée au cours des périodes défavorables (période hivernale par exemple). Il faut donc des échantillons régulièrement répartis dans le temps ou au moins des estimations de la biomasse à toutes les saisons (MASSE, 1968 ; MENESGUEN, 1980).

VI.3.2.2. Choix des valeurs de référence

La connaissance de \bar{B}_m et du rapport P/\bar{B}_m d'une espèce permettent une estimation rapide de sa production annuelle. C'est pourquoi cette méthode est très souvent employée soit en complément de méthodes directes (SANDERS, 1956 in MASSE, 1968 ; KIRKEGAARD, 1978b ; DAUVIN, 1984) soit seule (STEIMLE, 1985).

De nombreuses études de la production ont été menées dans les mers européennes (BUCHAMAN et WARWICK, 1974 ; WARWICK et PRICE, 1975 ; WARWICK et coll., 1978 ; PRICE et WARWICK, 1980 ; GEORGE et WARWICK, 1985). Aussi dispose-t-on pour quelques unes des espèces de la communauté à Ophelia borealis d'une ou parfois de plusieurs valeurs de P/\bar{B}_m . On choisit alors celle provenant de la zone d'étude la plus proche géographiquement (tableau VI.1).

Si aucun rapport P/\bar{B}_m n'est disponible, on utilise des estimations de P/\bar{B}_m établies à partir de nombreuses études pour chacune des classes faunistiques.

Tableau VI.1 : Valeur et origine des rapports P/\bar{B}_m

Espèce	P/\bar{B}_m	Autorité
<u>Annélides</u>		
Pholoe minuta	1,80	WARWICK et coll. (1978)
Harmothoe lunulata	2,00	WARWICK et coll. (1978)
Nephtys cirrosa	2,31	Cette étude
Nephtys hombergii	1,90	WARWICK et Price (1975)
Nephtys hombergii	1,90	WARWICK et coll. (1978)
Nephtys caeca	1,70	KIRKEGAARD (1978b)
Nephtys longosetosa	1,70	KIRKEGAARD (1978b)
Glycera lapidum	0,97	WARWICK et coll. (1978)
Lumbrineris fragilis	1,34	BUCHAMAN et WARWICK (1974)
Spiophanes bombyx	4,86	WARWICK et coll. (1978)
Magelona papillicornis	1,10	WARWICK et all. (1978)
Chaetozone setosa	1,28	BUCHAMAN et WARWICK (1974)
Lagis koreni	3,10	KIRKEGAARD (1978b)
Annélides vivant une année	3,00	BUCHAMAN et WARWICK (1974)
Annélides vivant plusieurs années	1,2	BUCHAMAN et WARWICK (1974)
<u>Mollusques</u>		
Spisula ovalis	0,92	HILY (1976)
Abra alba	1,59	ARNTZ (1971)
Tellina fabula	0,90	WARWICK et coll. (1978)
Mollusques en général	1,00	STEIMLE (1985)
<u>Crustacés</u>		
Gastrosaccus spinifer	2,00	ARNTZ (1971)
Crustacés en général	3,00	STEIMLE (1985)
<u>Echinodermes</u>		
Ophiura albida	0,80	ARNTZ (1971)
Echinodermes en général	1,20	STEIMLE (1985)



VI.4. RESULTATS

VI.4.1. Estimation de la production de Nephtys cirrosa

L'estimation de la production de Nephtys cirrosa par la méthode de CRISP n'a été réalisée que sur la population du Dyck. Seule celle-ci présentait en effet des effectifs réguliers, importants ainsi qu'une bonne représentation de chaque classe d'âge.

On estime la production annuelle de la population du Dyck à 1973,30 mg/m²/an pour une biomasse moyenne annuelle de 854,72 mg/m². On calcule donc un rapport P/\bar{B}_m de 2,31 (Tableau VI.2).

Cette valeur est élevée au regard d'autres P/\bar{B}_m calculés pour divers représentants de la famille des nephtydae (Tableau VI.3), où les ratios sont bien souvent inférieurs à 1,9.

Tableau VI.2 : Calcul de la production annuelle P (mg/m²/an)
d'une population de Nephtys cirrosa sur le Dyck
par la méthode de CRISP

		15/11/84	19/4/85	22/5/85	11/9/85	
Cl ₀ 84	Σ	3	11	12	23	P ₀ = 1039,75
	N	58	40	73	34,5	
	ΔΣ	-	8	1	11	
	N	-	49	56,5	53,75	
	P	-	392	56,5	591,25	
Cl ₁ 84	Σ	24,5	23	31,5	43	P ₁ = 429,70
	N	24	16,5	30,75	14,5	
	ΔΣ	-	- 1,5	8,5	11,5	
	N	-	20,25	23,6	22,6	
	P	-	- 30,38	200,6	259,90	
Cl ₂ 84	Σ	43	46	54,5	60,5	P ₂ = 204,75
	N	14,5	9,5	11,5	10	
	ΔΣ	-	3	8,5	6	
	N	-	17	10,5	10,75	
	P	-	51	89,25	64,5	
Cl ₃ 84	Σ	64	66	73,5	85	P ₃ = 158,85
	N	9,5	9	8,75	4	
	ΔΣ	-	2	7,5	11,5	
	N	-	9,25	9	6,4	
	P	-	18,5	66,75	73,6	
Cl ₀ 85	Σ	-	-	-	8,5	P _{0 85} = 140,25
	N	-	-	-	33	

P = 1973,30 \bar{B}_m = 854,72 P/ \bar{B}_m = 2,31



Ce rapport est également élevé au vu de la longévité minimale de 5 ans de Nephtys cirrosa. De nombreux auteurs (WATERS et CRAWFORD, 1973 ; LAMOTTE et MEYER, 1978 ; ROBERTSON, 1979) ont mis en évidence la relation existant entre le rapport P/ \bar{B}_m et la longévité. WATERS (1969) prévoit des rapports inférieurs à 1 pour la plupart des espèces vivant plus d'un an. KIRKEGAARD (1978b) utilise un rapport de 1,3 pour les espèces dont la durée de vie est supérieure à 1 an et DAUVIN (1984) constate pour ces mêmes annélides un rapport compris entre 1 et 2.

Tableau VI.3 : Rapports $P/\bar{B}m$ pour quelques espèces de nephtydae

Espèce	$P/\bar{B}m$	Site	Auteur
Nephtys hombergii	1,7	Isefjord (DK)	KIRKEGAARD (1978b)
"	1,9	Cornwall (GB)	WARWICK et PRICE (1975)
"	1,42 à 0,81	Cornwall (GB)	PRICE et WARWICK (1980)
"	1,9	Bristol Channel (GB)	WARWICK et coll. (1978)
"	1,2	Golfe normano- Breton (Fr)	RETIERE (1979)
"	1,6 à 2,9	Southampton (GB)	OYENEKAN (1986)
Nephtys incisa	2,16	Long Island Sound (E.U)	SANDERS (1956) in MASSE (1968)
Nephtys australiensis	0,4	Western port Bay (Austr.)	ROBERTSON (1979)
Nephtys cirrosa	2,31	Mer du Nord	Cette étude

La production est d'autant plus importante que la classe d'âge est jeune. Les classes d'âge Cl_0 1984, Cl_1 1985, Cl_2 1985 et Cl_3 1985, produisent respectivement 1039,75 ; 429,70 ; 204,75 et 158,85 $mg/m^2/an$, soit 52,7 ; 21,3 ; 10,4 et 8,0% de la production totale. Ce phénomène est bien connu chez diverses classes d'animaux macrobenthiques (CHAMBERS et MILNE, 1975 ; WARWICK, 1980 in GEORGE et WARWICK, 1985 ; BACHELET, 1982).

Hormis la classe Cl_0 1984, la production hivernale est faible ainsi que l'avaient déjà remarqué WARWICK et coll. (1978). La production est minimale entre les prélèvements du 15/11/84 et du 19/4/85. on peut même observer, comme pour la classe Cl_0 1984, des productions négatives (-30,38 $mg/m^2/an$). Ce cas de figure est rare mais existe dans la bibliographie (WOLFF et DE WOLF, 1977 WARWICK et coll., 1978). On peut l'expliquer de différentes façons :

- par une absence de recrutement entraînant un vieillissement de la population (WARWICK et coll., 1978)

- par un relâchement des gamètes ou une non-alimentation des individus mais surtout par un échantillon trop petit et/ou un échantillonnage pas assez fréquent (ROSENBERG, 1977) comme cela a été certainement le cas ici.

VI.4.2. Etude comparative de la production macrobenthique

Le rapport $P/\bar{B}m$ de 2,31 calculé pour Nephtys cirrosa est appliqué pour chacune des populations des bancs étudiés. L'utilisation des différents rapports reportés dans le tableau VI.1 permet d'estimer la production par banc et par niveau bathymétrique (Tableau VI.4). Celle-ci est faible avec une moyenne de 1513,57 mg/m²/an sur la Bassure de Baas, 2384,40 mg/m²/an sur le Vergoyer ; 2089,76 mg/m²/an sur le Dyck et 2522,98 mg/m²/an sur le Haut Fond de Gravelines. Les productions peuvent varier du simple (663,50 mg/m²/an pour le sommet de la Bassure de Baas) au quintuple (3357,98 mg/m²/an pour le creux du Vergoyer). Même si on s'en tient aux valeurs les plus fortes, celles-ci demeurent faibles par rapport aux estimations réalisées pour diverses communautés des eaux nord-européennes où les productions avoisinent plutôt plusieurs dizaines de grammes par m² et par an (Tableau VI.5).

Seules sont comparables les estimations de 1,738 g/m²/an (BUCHAMAN et WARWICK, 1974) pour la communauté à Brissopsis lyrifera/Amphiura chiajei et 5,2 et 3,42 g/m²/an (DAUVIN, 1984 ; REES, 1983 in DAUVIN, 1984) pour deux communautés à Abra alba. Les données existant pour d'autres communautés extraeuropéennes confirment cette pauvreté.

De plus, à l'exception de quelques travaux portant sur la totalité de la macrofaune (SANDERS, 1956 in MASSE, 1968 ; DAUVIN, 1984 ; STEIMLE, 1985), la plupart des calculs ne tiennent compte que de la production des principales espèces annéliennes (BUCHAMAN et WARWICK, 1974 ; KIRKEGAARD, 1978b).

Rapportées à leur biomasse, ces productions permettent le calcul du rapport $P/\bar{B}m$ (Tableau VI.4). Celui-ci varie de 2,24 pour le sommet du Vergoyer à 1,46 pour le creux de ce même banc. Le rapport $P/\bar{B}m$ moyen par banc est cependant de 1,60 à 1,73. Ces valeurs sont très proches de celles observées dans la plupart des peuplements marins et s'inscrivent dans l'intervalle des rapports connus dont les limites sont :

- 0,44 pour la communauté à Brissopsis lyrifera/Amphiura chiajei (BUCHAMAN et WARWICK, 1974) et 0,56 pour la communauté à Venus striatula (WARWICK et coll., 1978).

- 2,5 pour la communauté à Nephtys incisa/Yoldia limatula (SANDERS, 1956 in MASSE, 1968) et 2,3 pour une communauté estuarienne suédoise (ROSENBERG, 1977).

D'une façon générale, la production augmente avec la bathymétrie de



TABLEAU VI.4. : TABLEAU SYNTHETIQUE DE LA PRODUCTION MACROBENTHIQUE ANNUELLE SUR QUATRE BANCS
DE LA COMMUNAUTE A OPHELIA BOREALIS

Niveau bathymétrique	Bassure de Baas			Vergoyer			Dyck			Gravelines
	Sommet	Pente	Creux	Sommet	Pente	Creux	Sommet	Pente	Creux	
Production (mg/m ² /an)	663,50	1811,51	2065,69	1794,11	2001,13	3357,98	1045,31	2288,17	2935,79	
	1513,57			2384,40			2089,76			2522,98
Participation (%)	14,61	39,89	45,99	25,08	27,98	46,94	16,67	36,50	46,83	
	394,94	949,22	1287,19	800,25	1080,86	2299,05	595,04	1400,82	1803,08	
Biomasse moyenne ² (mg/m ²)	877,12			1393,39			1266,47			1588,84
	1,68	1,91	1,60	2,24	1,85	1,46	1,76	1,63	1,63	
P/Bm	1,73			1,71			1,65			1,60

TABLEAU VI.5 : ESTIMATION DE LA PRODUCTION SECONDAIRE DE LA MACROFAUNE BENTHIQUE DE
DIFFERENTES COMMUNAUTES NORD-EUROPENNES

Communauté	P (g/m ² /an)	\bar{B}_m (g/an)	P/ \bar{B}_m	Auteur
<u>Modiolus modiolus</u> Bristol Channel (G.B.) (41 m)	34,1	25,4	1,4	GEORGE et WARWICK (1985)
<u>Abra alba</u> Bristol Channel (G.B.) (10 m)	14,2	11,1	1,3	WARWICK (1980) in GEORGE et WARWICK (1985)
<u>Abra alba/Hyalinoecia bilineata</u> Baie de Morlaix (Fr.) (20 m)	5,2 à 14,5	2,7 à 6,7	1,91 à 2,16	DAUVIN (1984)
<u>Abra alba/Venus striatula</u> Côtes du Yorkshire (G.B.) (10 m)	3,42 à 7,38	1,97 à 6,10	0,9 à 1,73	REES (1983) in DAUVIN (1984)
<u>Venus striatula</u>	25,8	45,8	0,56	WARWICK et coll. (1978)
<u>Macoma baltica</u> Tamar estuary (G.B.)	13,3	13,2	1	WARWICK et PRICE (1975)
<u>Macoma baltica</u> Estuaire suédois-Mer baltique (46 m)	6,8	4,3	1,6	CEDERWALL (1978) in DAUVIN (1984)
Estuaire de Grevelingen (Pays-Bas)	41,3	25,7	1,6	WOLFF ET DE WOLF (1977)
Sables fins propres et vaseux Dogger Bank - Mer du Nord	19	12,69	1,50	KIRKEGAARD (1978b)
<u>Brissopsis lyrifera/Amphiura chiajei</u> Northumberland coast (G.B.) (80 m)	1,74	3,98	0,44	BUCHAMAN et WARWICK (1974)
<u>Ophelia borealis</u> Mer du Nord (Fr.) 8 à 30 m	1,51 à 2,52	0,87 à 1,59	1,60 à 1,73	Cette étude



la même façon que la richesse spécifique, le nombre d'individus et la biomasse (Chapitre IV). Dans chacun des cas, la production du creux constitue avec 46 à 47% près de la moitié de la production totale alors que la pente participe pour 28 à 40% et le sommet pour seulement 14,6 à 25%.

La participation à la production totale des différentes classes faunistiques est variable pour les bancs comme pour les niveaux bathymétriques (tableau VI.6). La production des mollusques représentés principalement par Spisula ovalis et Abra alba est nulle sur les sommets et minime (7,29% maximum) sur les creux. Grâce à une espèce unique, Echinocardium cordatum, les échinodermes peuvent atteindre des taux de 53% (creux du Vergoyer). Comme les mollusques, leur participation est maximale sur les creux. Les crustacés atteignent des taux de 11 à 55%. Les fortes valeurs sont dues à quelques individus de forte biomasse (Liocarcinus spp, Pagurus bernardus, Thia scutellata, Corystes cassivelaunus). Ce sont les amphipodes et les haustoriés en particulier qui contribuent le plus à la production. Leur participation décroît avec la profondeur. Les annélides enfin réalisent les plus forts pourcentages (de 17,32% à 68,21%) grâce à quelques espèces (Nephtys spp, Ophelia borealis, Scoloplos armiger, Spiophanes bombyx...).

Si l'on s'en tient aux seules espèces présentes dans au moins la moitié des prélèvements et à 4 ou 5 exemplaires minimum au mètre carré, on constate que les 15 premières espèces peuvent totaliser jusqu'à 96,9% (creux du Dyck) de la production totale (tableau VI.7).

Il ne semble pas exister de relation entre la bathymétrie et la production des 15 premières espèces. Le pourcentage va diminuant sur la Bassure de Baas, augmentant sur le Vergoyer et est identique quel que soit le niveau sur le Dyck. C'est sur ce dernier banc que la production est la plus mal répartie, puisque les deux premières espèces de chaque niveau (Nephtys cirrosa, Ophelia borealis, Echinocardium cordatum) totalisent plus de 63% de la production totale. C'est sur les sommets du Vergoyer ($H' = 2,87$; $E = 0,73$) et sur le creux de la Bassure de Baas ($H' = 2,82$; $E = 0,72$) que la répartition est la meilleure (tableau VI.8).

Des diagrammes rangs-fréquences ont été construits à partir des pourcentages de production. Seul le creux du Vergoyer (Fig. VI.2b) présente une allure de courbe proche du stade 1 de FRONTIER que l'on peut

**TABLEAU VI.6 : PARTICIPATION DES CLASSES FAUNISTIQUES A LA PRODUCTION TOTALE PAR BANC
ET PAR NIVEAU**

	Bassure de Baas			Vergoyer			Dyck			Gravelines
	Sommet	Pente	Creux	Sommet	Pente	Creux	Sommet	Pente	Creux	
Annélides	68,04	58,22	44,09	34,58	38,33	17,32	68,21	49,49	44,79	36,29
Crustacés	13,35	31,37	26,30	55,14	28,36	26,56	31,79	11,07	13,51	20,84
Echinodermes	18,61	10,28	22,32	10,23	27,57	53,00	0	37,69	38,76	35,74
Mollusques	0	0,13	7,29	0,05	5,73	3,12	0	1,75	2,94	7,13

**TABLEAU VI.7 : POURCENTAGE DE PRODUCTION DES 15 PREMIERES ESPECES ; H' et E par BANC
ET PAR NIVEAU BATHYMETRIQUE**

	Bassure de Baas			Vergoyer			Dyck			Gravelines
	Sommet	Pente	Creux	Sommet	Pente	Creux	Sommet	Pente	Creux	
Production totale (mg/m ² /an)	663,50	1811,51	2065,69	1794,11	2001,13	3357,98	1045,31	2288,17	2935,79	2522,98
Pr. 15 (mg/m ² /an)	585,03	1229,62	1240,57	918,78	1388,87	2737,34	996,26	2208,39	2844,70	2209,02
%	88,18	67,87	60,03	51,7	69,4	81,5	95,3	96,49	96,9	87,56
H'	2,31	2,62	2,82	2,87	2,63	2,07	2,27	2,56	2,69	2,62
E	0,59	0,67	0,72	0,73	0,67	0,53	0,58	0,66	0,69	0,67



Fig. VI . 2 : Diagrammes Rangs -Fréquences des productions des espèces principales



Fig. VI . 2 a : Diagrammes Rangs -Fréquences des productions des espèces principales : Bassure de Baas

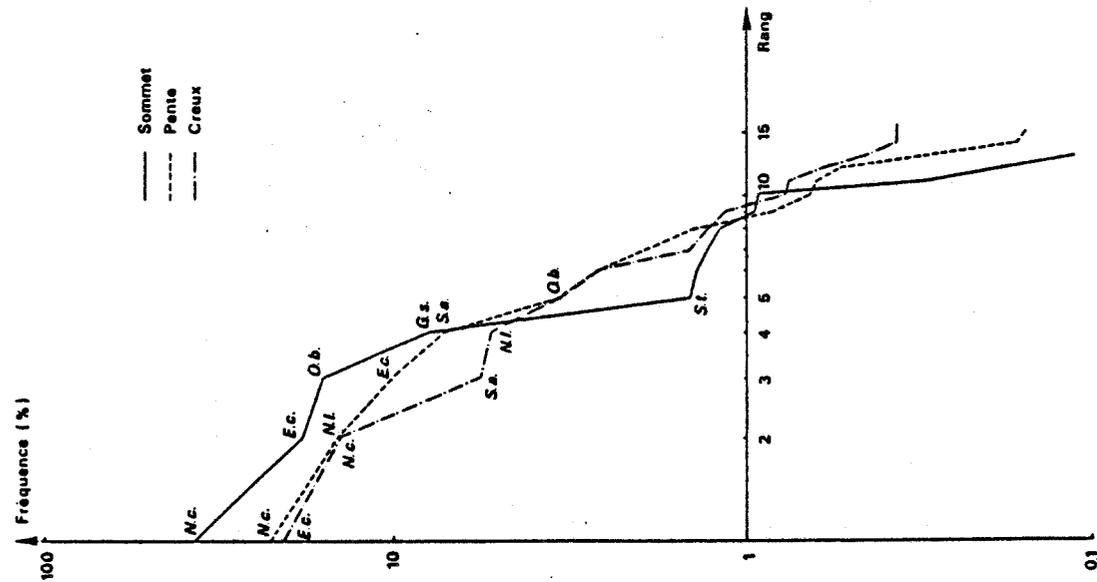


Fig. VI . 2 b : Diagrammes Rangs -Fréquences des productions des espèces principales : Vergoyer

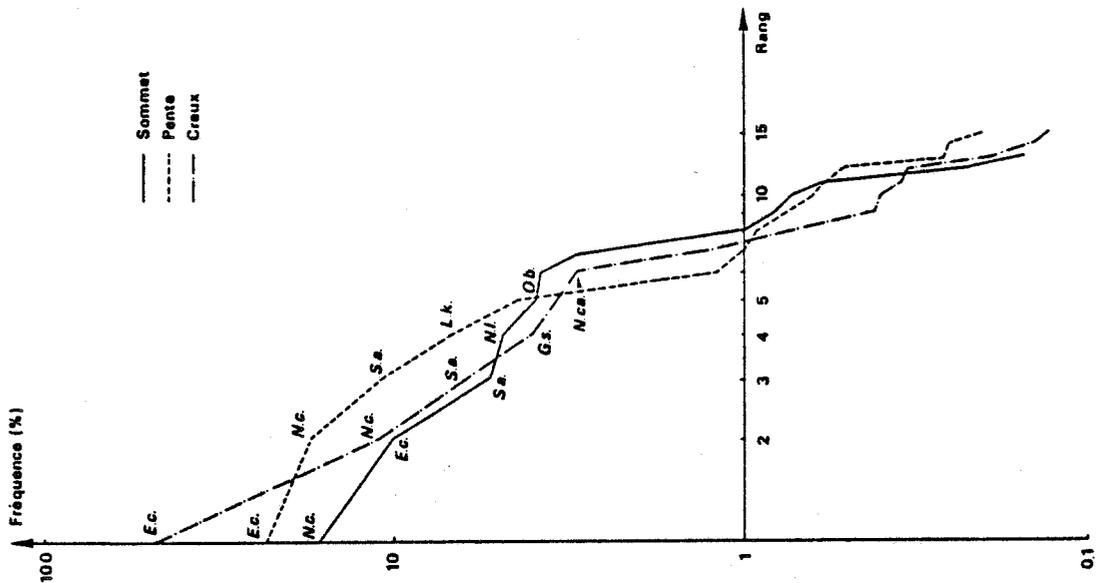


Fig. VI - 3 : Diagrammes Rangs - Fréquences des productions des espèces principales

Fig. VI . 3 a : Diagramme Rangs - Fréquences des productions des espèces principales : Haut-Fond de Gravelines

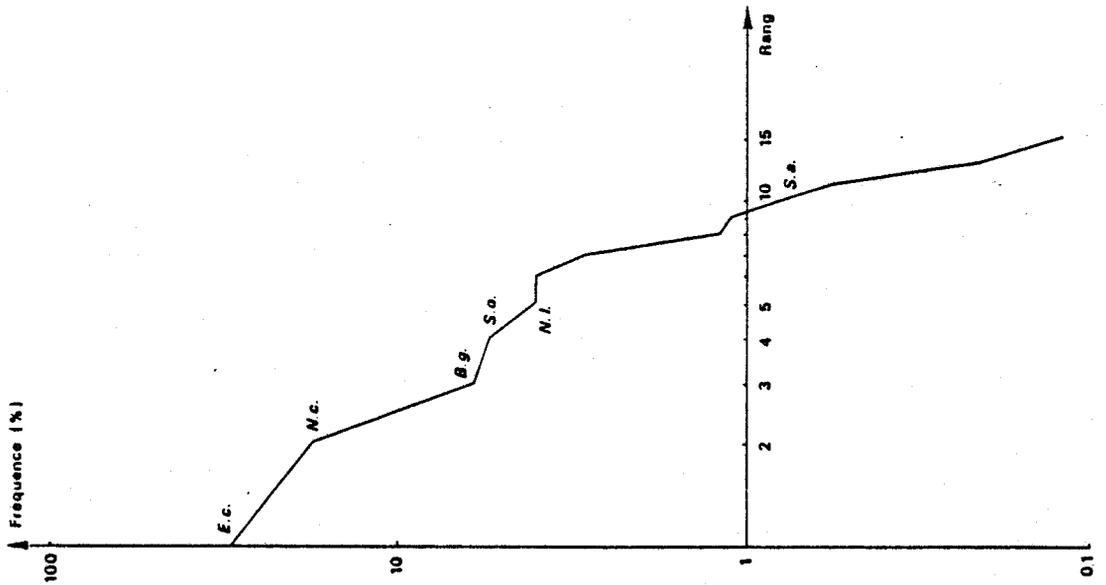
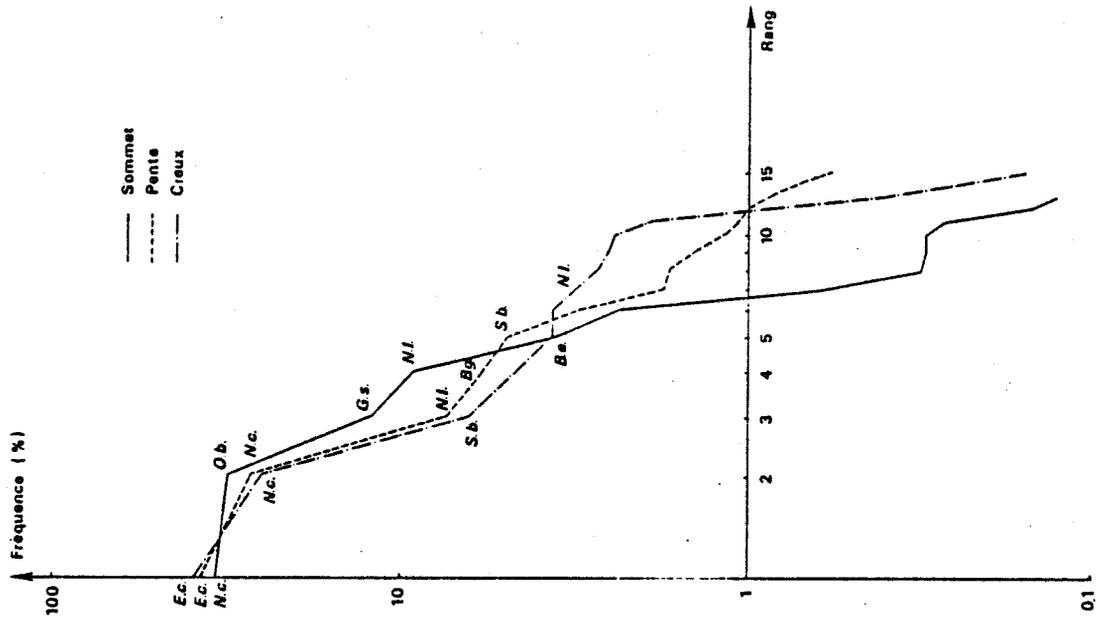


Fig. VI . 3 b : Diagrammes Rangs - Fréquences des productions des espèces principales : Dyck



attribuer à Echinocardium cordatum qui représente 49,4% de la production totale contre 10,9% pour la seconde espèce : Nephtys cirrosa.

Les autres diagrammes rangs-fréquences sont typiques de systèmes matures (Fig. VI.2a et 2b, Fig. VI.3a et 3b) et les courbes sont d'autant plus proches du stade 2 que la production spécifique est mieux répartie (sommet et pente de la Bassure de Baas, Fig. VI.2a ; sommet et pente du Vergoyer : Fig. IV.2b).

Ce sont les annélides qui contribuent le plus à la production. Nephtys cirrosa en particulier, partage les premier et deuxième rangs avec Echinocardium cordatum. Parmi les quinze premières espèces, on compte de 7 (Gravelines) à 12 espèces d'annélides (Sommet du Dyck) totalisant un pourcentage allant de 28,9% (Gravelines) à 72,3% (Sommet du Dyck). Ainsi que l'avait remarqué KIRKEGAARD (1978b), les nephtydae jouent un rôle important dans les peuplements sableux et Nephtys cirrosa peut contribuer jusqu'à 37,7% de la production (Sommet de la Bassure). Ophelia borealis participe à la production surtout sur les sommets où elle peut atteindre un taux de 16,33%. Tiennent également un rôle important dans cette production : Scoloplos armiger, Spiophanes bombyx, Spio filicornis.

Les crustacés ont une part relativement faible même si le mysidacé Gastrosaccus spinifer peut atteindre des taux de 12,34% (sommet du Dyck) à 7,95% (Sommet de la Bassure de Baas). Les mollusques ne sont que peu ou pas représentés sur les bancs de la Manche (0,03% maximum sur le sommet du Vergoyer) et ne dépassent guère 5,65% sur les bancs de la Mer du Nord (Gravelines).

VI. 5. Conclusion et discussion

L'estimation de la production annuelle par la méthode de CRISP (1984) a permis le calcul d'un rapport $P/\bar{B}m$ de 2,31 pour l'annélide Nephtys cirrosa. Ce rapport est élevé pour un annélide ayant une durée de vie de plusieurs années et pour un nephtydae. Grâce aux $P/\bar{B}m$ relevés dans la bibliographie, la production totale a pu être estimée sur chaque banc et à chaque niveau bathymétrique. Celle-ci est faible et de l'ordre d'un $g/m^2/an$ et permet le calcul d'un ratio $P/\bar{B}m$ voisin de 1,7 pour la communauté des sables fins à moyens à Ophelia borealis. 51 à 97% de la production totale sont assurés par quinze espèces parmi lesquelles l'échinoderme Echinocardium cordatum et l'annélide Nephtys cirrosa qui

peuvent totaliser jusqu'à 64,4%.

Les valeurs de production données dans ce travail ne sont que des estimations. CURTIS (1977) estime qu'une maille de 1,5 mm et plus entraîne une sous-estimation d'environ 50% tandis que BUCHAMAN et WARWICK (1974) estiment cette erreur à 25% dans le cas d'une maille de 0,5 mm. La sous-estimation vient du fait qu'une partie des juvéniles de la macrofaune et la totalité de la méiofaune sont ignorées.

L'importance de la méiofaune a été signalée par SANDERS (1960). Sa biomasse est faible au regard de celle de la macrofaune (WIGHLEY et MAC INTYRE, 1964). GERLACH (1972) estime que la méiofaune constitue environ 3% de la biomasse de la macrofaune mais que compte-tenu du grand nombre de générations et d'un métabolisme 5 fois plus élevé par unité de poids que celui de la macrofaune, elle peut avoir un $P/\bar{B}m$ de 26 soit dix fois plus élevé que le rapport moyen de la macrofaune. Son importance ne doit donc pas être négligée.

KIRKEGAARD (1978b) admet les risques d'erreurs dus à l'emploi des rapports $P/\bar{B}m$ empruntés à la bibliographie. En effet les productions dépendent également du choix du rapport $P/\bar{B}m$. Celui-ci est caractéristique d'une population (HILY, 1976). Il existe cependant de nombreux facteurs capables d'influencer ce ratio parmi lesquels le cannibalisme (WATERS, 1979), le taux de prédation, les basses températures (GRAY, 1981 ; ROBERTSON, 1979) et l'habitat (BACHELET, 1982). Le plus déterminant est néanmoins la structure de la population étudiée, c'est à dire le nombre de classes d'âge et l'importance relative de chaque cohorte (CHAMBERS et MILNE, 1975 ; WATERS, 1977 ; ROBERTSON, 1979 ; WARWICK, 1980 in GEORGE et WARWICK, 1985 ; BACHELET, 1982).

Le calcul de la production par l'utilisation de rapports $P/\bar{B}m$ constitue une méthode rapide qui ne demande ni comptage, ni mesure individuelle (LAPCHIN et NEVEU, 1980) mais qui suppose une connaissance minimale du cycle biologique des espèces (BACHELET, 1982).

Cette connaissance fait défaut pour la plupart des espèces concernées. Aussi est-il possible que la plupart des $P/\bar{B}m$ utilisés dans les estimations de production ne soient pas les plus représentatifs. Cela ne nuit néanmoins en rien à l'étude comparative qui fait l'objet de ce travail car les populations de chaque banc ont approximativement la même structure.

CONCLUSION

Les études de prospection de la partie française de la Mer du Nord et de la Manche Orientale montrent l'existence de cinq unités biosédimentaires. C'est parmi celles-ci que l'on identifie le peuplement des sables fins à moyens propres à Ophelia borealis. Ce peuplement constitue des ilots séparés par de grandes dépressions. Il tend, en Mer du Nord, à former un vaste complexe qui recouvre la région.

L'étude de 4 bancs sableux choisis de façon à obtenir un double gradient Nord-Sud et côte-large a permis de définir les principales caractéristiques de ce peuplement.

Ces bancs appartiennent à 3 zones hydrologiques bien distinctes. Le Haut-fond de Gravelines est directement soumis à l'influence continentale. L'importance des divers rejets provoque l'apparition d'un milieu eutrophe. Les bancs du Dyck et de la Bassure de Baas sont situés dans une zone intermédiaire où l'influence de la côte est moindre tandis que le Vergoyer est baigné par des eaux typiques du large.

La presque totalité du sédiment est composé de sables fins avec une médiane comprise entre 190 et 260 μm . On note un très léger enrichissement en pélites ainsi qu'en sables moyens-grossiers et petits graviers avec la profondeur.

Les différents paramètres mesurés montrent que le peuplement peut être considéré comme pauvre. Le nombre d'espèces au mètre carré est faible, de l'ordre de 25. La densité annuelle varie de 87 à 541 individus/m² et la biomasse de 0,4 à 2,3 g/m². L'estimation de la production secondaire est de 0,7 à 3,4 g/m²/an donnant un rapport P/\bar{B} compris entre 1,60 et 1,9. En règle générale, on observe au sein de chaque banc une augmentation de ces paramètres avec la profondeur.

La richesse décroît avec l'éloignement à la côte. Un classement par richesse placerait en tête le Haut-Fond de Gravelines puis le Dyck, la Bassure de Baas et le Vergoyer. Il est intéressant de noter que les bancs les plus riches sont également ceux qui se situent dans la zone où les apports nutritifs d'origine terrestre sont les plus importants.

Les richesses spécifiques et les cortèges faunistiques sont comparables sur chaque banc pour un même niveau bathymétrique. L'adaptation des espèces à ces milieux instables se traduit par des diagrammes rangs-fréquences caractéristiques de systèmes matures.

L'étude de l'annélide polychète Nephtys cirrosa menée sur la plage de Wimereux a permis, grâce à l'observation des mâchoires au microscope électronique à balayage, de définir 5 générations successives. Celles-ci participent toutes à la reproduction, même si les individus reproducteurs d'un an sont exceptionnels. La ponte survient début avril et se prolonge durant trois mois. Elle est incomplète, comme chez de nombreux nephtydae, et les ovocytes non pondus ne dégènèrent pas : ils feront partie de la nouvelle génération d'ovocytes qui apparaît en août. Les populations subtidales ont une évolution identique et également similaire à la population de Wimereux. La ponte semble cependant survenir légèrement plus tôt au large. Le recrutement paraît avoir un meilleur rendement, au large surtout au pied des bancs. Ces deux hypothèses restent toutefois à vérifier.

Des recherches plus poussées seraient nécessaires pour connaître le peuplement à Ophelia borealis : les analyses de productions secondaires présentées dans ce travail ne sont, à l'exception d'une espèce, que des estimations. Pour être fiables, ces études de production secondaire requièrent une poursuite des travaux d'analyse des cycles biologiques qui ne sont pas possible dans le laps de temps imparti à l'exécution de ces travaux de thèse de 3ème cycle.

BIBLIOGRAPHIE

- ALHEIT J., 1978a - Distribution of the polychaetes genus Nephtys : a stratified random sampling survey. Kieler Meeresforsch., 4, pp. 61-67.
- ALHEIT J., 1978b - Long and short term population trends in the polychaete genus Nephtys in "Cyclic phenomena in marine plants and animals." Ed. by E. NAYLOR and R.G. HARNALL. Oxford-Pergamon Press, pp. 49-56.
- ALLEN K.R., 1971 - Relation between production and biomass. J. Fish. Res. Bd. Canada, 28, pp. 1573-1581.
- AMANIEU M., GUELORGET O., MICHEL P., 1977 - Richesse et diversité de la macrofaune benthique d'une lagune littorale méditerranéenne. Vie et Milieu, Vol. XXVII. Fasc. 1, sér. B, pp. 85-104.
- AMOUREUX L., 1968 - Recherches écologiques sur les annélides polychètes du genre Nephtys. Arch. Zool. exp. gén., 109 (1), pp. 69-77.
- AMOUREUX J.M., 1974a - Etude des peuplements infralittoraux de la côte du Roussillon. II. Faunistique et caractéristiques bionomiques. Vie et Milieu, Vol. XXIV, Fasc. 1, sér. B, pp. 209-222.
- AMOUREUX J.M., 1974b - Etude des peuplements infralittoraux de la côte du Roussillon III. Variations spatiales et saisonnières. Vie et Milieu. Vol. XXIV, Fasc. 2, sér. B, pp. 321-354.
- ANGEL H.H., ANGEL M.V., 1967 - Distribution pattern analysis in a marine benthic community. Helgoländer wiss. Meeresunters, 15, pp. 445-454.
- ARNTZ W.E., 1971 - Biomasse und Produktion des Makrobenthos in den tieferen der Kieler Bucht im Jahr 1968. Kieler Meeresforsch, 27, pp. 36-72.
- AUGRIS C., CLABAUT P., 1986 - Répartition des formations superficielles

- au large de Boulogne sur mer (Cap Gris-Nez - Baie d'Authie). Etude intégrée du littoral Nord-Pas-de-Calais. Journée de travail du 19/9/86. IFREMER - Rég. Nord-Pas-de-Calais.
- BACHELET G., 1979 - Dynamique de la macrofaune benthique et production des lamellibranches dans l'estuaire de la Gironde. Thèse de 3^e Cycle, Paris VI, 163 p.
- BACHELET G., 1982 - Quelques problèmes liés à l'estimation de la production secondaire. Cas des bivalves Macoma balthica et Scrobicularia plana. Oceanol. Acta, Vol. 5 (4), pp. 421-431.
- BACHELET G., 1984 - Le recrutement des populations annéliennes sur substrat meuble : aspects méthodologiques. Océanis, Vol. 10, Fasc. 7, pp. 735-746.
- BELLAN G., 1964 - Contribution à l'étude systématique, bionomique et écologique des annélides polychètes de la Méditerranée. Thèse doct. d'état. Univ. Aix-Marseille. Rec. Trav. Stn. Mar. Endoume, 49 (33), pp. 1-372.
- BELLAN G., 1969 - Annélides polychètes recueillies dans l'Archipel de Madère au cours de la campagne scientifique du Navire Océanographique "Jean Charcot" (juillet 1966). Cah. Biol. Mar. X (1), pp. 35-57.
- BENTLEY M.G., OLIVE P.J.W., GARWOOD P.R. et WRIGHT N.H., 1984 - The spawning and spawning mechanism of Nephtys caeca (Fabricius, 1780) and Nephtys hombergii Savigny, 1818 (Annelida, polychaeta) Sarsia, 69, pp. 63-68.
- BHAUD M., 1982 - Relations entre stratégies de reproduction et aire de répartition chez les annélides polychètes. Oceanol. Acta, 5 (4), pp. 465-472.
- BHAUD M., DUCHENE J.C., 1977 - Observations sur l'efficacité comparée de deux bennes. Vie et Milieu, 27 (1A), pp. 35-53.

- BHAUD M., GRUET Y., 1984 - Variation saisonnière du nombre et de la taille des ovocytes chez Sabellaria alveolata (Linné) (Polychaeta, sabellariidae) et effets des paramètres climatiques. Proc. 1st Int. polyc. conf. Sydney. Pub. Lin. Soc. of New South Wales, pp. 450-460.
- BIANCHI A., MASSE H., 1974 - Etude comparée des variations quantitatives de la teneur en matières organiques et de la macrofaune de quelques sédiments meubles infralittoraux de Méditerranée Nord-occidentale. Thetys, 6 (4), pp. 657-666.
- BLANC F., CHARDY P., LAUREC A., REYS J.P., 1976 - Choix des métriques qualitatives en analyse d'inertie. Implications en écologie marine benthique. Mar. Biol., 35, pp. 49-67.
- BOUCHET J.M., BACHELET G., CORNET M. LISSALDE J.P., 1983 - Evolution des peuplements des fonds côtiers au large du Bassin d'Arcachon. Oceanol. Acta 17e Symp. Europ., Biol. Mar. Brest, pp. 39-43.
- BOURGAIN J.L., 1984 - Effets des rejets de vases portuaires sur les peuplements benthiques au large de Boulogne-sur-mer. D.E.A. U.S.T.Lille, 59 p.
- BOYDEN C.R., LITTLE C., 1973 - Faunal distributions in soft sediments of the Severn estuary. Estuarine Coastal Mar. Sci. 1, pp. 203-223.
- BUCHAMAN J.B., 1966 - The biology of Echinocardium cordatum (Echinodermata, spatangoidea) from different habitats. J. Mar. Biol. Ass. U.K., 46, pp. 97-114.
- BUCHAMAN J.B., 1984 - Sediment analysis in "method for the study of marine benthos". 2è edit. Ed. by N.A. HOLMES and A.D. MAC INTYRE. IBP handbook 16.
- BUCHAMAN J.B., WARWICK R.M., 1974 - An estimate of benthic macrofaunal production in the offshore mud of Northumberland coast. J. Mar Biol. Ass. U.K., 54, pp. 197-222.

- CABIOCH L., 1968 - Contribution à la connaissance des peuplements benthiques de la Manche occidentale. Cah. Biol. Mar., 9, pp. 493-720.
- CABIOCH L., GENTIL F., 1975 - Distribution des peuplements benthiques dans la partie orientale de la Baie de Seine. C.R. Acad. Sc. Paris, 280 (D), pp. 571-574
- CABIOCH L., GLACON R., 1975 - Distribution des peuplements benthiques en Manche occidentale, de la Baie de Somme au Pas-de-Calais. C.R. Acad. Sc. Paris, 280 (D), pp. 491-494.
- CABIOCH L., GENTIL F., GLACON R., RETIERE C., 1977 - Le macrobenthos des fonds meubles de la Manche. Distribution générale et écologie. 11th europ. symp. Mar. Biol. Galway oct. 76. Perg. Press.
- CABIOCH L., GLACON R., 1977 - Distribution des peuplements benthiques en Manche orientale. Du Cap d'Antifer à la baie de Somme. C.R. Acad. Sc. Paris 285 (D), pp. 209-211.
- CHAMBERS M.R., MILNE H., 1975 - The production of Macoma balthica in the Ythan estuary. Estuarine coastal Mar. Sci., 3, pp. 443-455.
- CHASSE C., GLEMAREC M., GUILLOU J., HILY C., 1979 - Répartition des biomasses de la macrofaune endogée des sédiments meubles du Golfe de Gascogne (Nord et centre). Jour. Rech. Oceanogr., 4 (2), pp. 3-9.
- CLARK R.B., 1962 - Observation on the food of Nephtys. Limnol. Oceanogr. 7, pp. 380-385.
- CLARK R.B., 1965 - Endocrinology and the reproductive biology of polychaetes. Oceanogr. Mar. Biol., 3, pp. 211-255.
- CLARK R.B., MILNE A., 1955 - The sublittoral fauna of two sandy bays on the Isle of Cumbray, Firth of Clyde. J. Mar. Biol. Ass. U.K., 34 (1), pp. 161-180.

CLARK R.B., HADERLIE E.C., 1960 - The distribution of Nephtys cirrosa and Nephtys hombergii on the south western coast of England and Wales. J. Anim. Ecol., 29, pp. 117-147.

CLARK R.B., ALDER J.R., MAC INTYRE A.D., 1962 - The distribution of Nephtys on the scottish coast. J. Anim. Ecol., 31, pp. 359-372.

CLAVIER J., 1981 - Ecologie descriptive et fonctionnelle du peuplement des sables fins vaseux dans le bassin maritime de la Rance. Thèse de 3^è Cycle, Paris VI, 232 p.

CORNET M., LISSALDE J.P., BOUCHET J.M., SORBE, AMOUREUX L. 1983 - Données qualitatives sur le benthos et le suprabenthos d'un transect du plateau continental sud-Gascogne. Cah. Biol. Mar. XXIV (1), pp. 69-84.

CRISP D.J., 1984 - Energy flow measurements in "Methods for the study of Marine benthos". 2^è édition. Ed. by N.A. HOLMES and A.D. MAC INTYRE. IBP handbook 16, pp. 284-372.

CUISINET H., MOGUEDET P., 1983 - Echantillonnage en milieu benthique littoral et sublittoral : étude des associations et de la diversité. D.E.A. U.S.T.Lille, 209 p.

CURTIS M.A., 1977. Life cycles and population dynamics of marine benthic polychaetes from Disco Bay area of west Greenland. Ophelia, 16 (1), pp. 9-58.

DAGET P., 1976 - Les modèles mathématiques en écologie. Coll. Ecologie. Masson, 172 p.

DAUER D.M., MAYBURY C.A., EWING R.M., 1981 - Feeding behavior and general ecology of several spionid polychaetes from the Chesapeake Bay. J. Exp. Mar. Biol. Ecol. Vol. 54, pp. 21-38.

DAUVIN J.C., 1979 - Recherches quantitatives sur le peuplement des sables

fins de la Pierre Noire-Baie de Morlaix et sur la perturbation par les hydrocarbures de l'Amoco Cadiz. Thèse doct. de 3^e Cycle. Paris VI, 251 p.

DAUVIN J.C., 1984 - Dynamique d'écosystèmes macrobenthiques des fonds sédimentaires de la Baie de Morlaix et leurs perturbations par les hydrocarbures de l'Amoco Cadiz. Thèse d'Etat. Paris VI.

DAVANT P., SALVAT B., 1961 - Recherches écologiques sur la macrofaune intercotidale du Bassin d'Arcachon. I. Le milieu physique. Vie et Milieu XII (3), pp. 405-471.

DAVOULT D., 1983 - Etude du benthos intertidal entre Calais et l'Aa. D.E.A. UST Lille, 36 p.

DAVOULT D., RICHARD A., 1986 - Analyse du benthos au large du site des Caps. Contrat U.S.T.L.F.A.-Région Nord Pas-de-Calais, 40 p.

DAVOULT D., RICHARD A., 1987 - Les Ridens, haut-fond rocheux isolé du Pas-de-Calais : un peuplement remarquable. (En soumission).

DESBRUYERES D., 1977 - Bionomie benthique du plateau continental des îles Kerguelen. Macrofaune 6 : Evolution des populations de 3 espèces d'annélides polychètes en milieu sub-antarctique. C.N.F.R.A., 42, pp. 135-174.

DESBRUYERES D., GUILLE A., RAMOS J., 1972 - Bionomie benthique de la côte catalane espagnole. Vie et Milieu XXIII, Fasc. 2, série B, pp. 335-363.

DESPREZ M., BRULARD J.F., DUPONT J.P., SIMON S., SYVAND P., DUVAL P., 1983 - Etude des biofaciès intertidaux de l'estuaire de la Seine. C.R. Acad. Sc. Paris, 296, sér. III, pp. 521-526.

DESSAINT F., 1987 - Etudes par analyses statistiques multivariées de l'influence de la charge métallique des sédiments sur le peuplement benthique marin (Communauté à Ophelia borealis des bancs de sables

sublittoraux en Manche orientale et en Mer du Nord). Thèse 3^e Cycle, UST Lille Flandres Artois, 130 p.

DEWARUMEZ J.M., 1979 - Etude biologique d'Abra alba Wood (mollusque lamellibranche) du littoral de la Mer du Nord. thèse de 3^e Cycle UST Lille, 139 p.

DEWARUMEZ J.M., QUISTHOUDT C., RICHARD A., 1986 - Suivi pluriannuel du peuplement à Abra alba dans la partie méridionale de la Mer du Nord (Région de Dunkerque, France). Hydrobiologia, 142, pp. 187-197.

DORJES J., 1977 - Uber die Makrofauna des Borkum Riffgrundes (Nordsee). Senckenbergiana marit. 1/2, pp. 1-17.

DRAGO N., ALBERTELLI G., 1978 - Etude faunistique et bionomique du littoral de Cogoleto (Golfe de Gênes). Thetys, vol. 8 (2), pp. 203-212.

DUCHENE J.C., 1976 - Recherches sur les fonds meubles circalittoraux au large de Banyuls-sur-mer. Thèse de 3^e Cycle, Paris VI, 176 p.

DUCHENE J.C., 1977 - Observations sur la biologie de Terebellides stroemi (annélide polychète) au large de Banyuls-sur-mer. J. Rech. Oceanogr. Vol. II (2), pp. 29-32.

EAGLE R.A., 1973 - Benthic studies in the south east of Liverpool Bay. Estuarine Coastal Mar. Sci., 1, pp. 285-299.

ELEFThERIOU A., NICHOLSON M.D., 1975 - Effects of exposure on beach fauna. Cah. Biol. Mar. XVI, pp. 695-710.

ELKAIM B., 1976 - Bionomie et écologie des peuplements des substrats meubles d'un estuaire atlantique marocain. L'estuaire du Bou Regreg. 1. Unités indicatrices infralittorales. Vie et Milieu, Vol. XXVI, Fasc. 1, ser. B, pp. 107-169.

ELLIOTT J.M., DESCAMPS H., 1973 - Guide pour l'analyse statistique des

échantillons d'invertébrés benthiques. Annales de Limnologie, 9 (2), pp. 79-120.

ESTCOURT I.N., 1975 - Population structure of Aglaophamus verrilli (Polychaeta, nephtydae) from Tasmany Bay. N.Z.O.I. Records 13 (2), pp. 149-154.

FAUCHALD K., 1963 - Nephtydae (polychaeta) from norwegian waters. Sarsia, 13, pp. 1-32.

FAUCHALD K., JUMARS P.A., 1979 - The diet of worms : a study of polychaete feeding guilds. Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev. Vol. 17, pp. 193-284.

FINCHAM A.A., 1971 - Ecology and population studies of some intertidal and sublittoral sand dwelling amphipods. J. Mar. Biol. Ass. U.K., 51, pp. 471-488.

FINCHAM A.A., 1973 - The association of amphipods in the shallow water sand habitat of Strangford Lough. Co. Down. J. Mar. Biol. Ass. U.K., 53, pp. 119-185.

FORET-MONTARDO P., 1969 - Etude systématique et écologique des nephtydae (polychètes errantes) des parages de Marseille. Thetys, 1 (3), pp. 807-832.

FRANK P.G., 1982 - Some technics for narcotizing and preserving invertebrate animals, exept insects. Mus. Nat. Sc. Nat. du Canada. Ottawa, 29 p.

FRONTIER S., 1973 - Etude statistique de la dispersion du zooplancton. J. Exp. Mar. Biol. Ecol., Vol. 12, pp. 229-262.

FRONTIER S., 1976 - Utilisation des diagrammes rangs-fréquences dans l'analyse des écosystèmes. J. Rech. Oceanogr., Vol. I (3), pp. 35-48.

- FRONTIER S., 1983 - L'échantillonnage de la diversité spécifique. In "Stratégies d'échantillonnage en écologie". Frontier S. éd., Masson, Paris et PUL, pp. 417-436.
- FRONTIER S., 1985 - Diversity and structure in aquatic ecosystems. Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev., 23, pp. 253-312.
- GAGE J., GEEKIE A.D., 1973 - Community structure of the benthos in scottish sealochs. II. Spatial pattern. Mar. Biol. 19 (1), pp. 41-54.
- GENIS M.I., 1973 - Contribucion al estudio ecologico de los anelidos poliuetos de la peninsula iberica. Thesis doctoral. Fac. ciencias Madrid.
- GENTIL F., 1976 - Distribution des peuplements benthiques en Baie de Seine. Thèse 3ème Cycle. Paris VI, 79 p.
- GEORGE C.L., WARWICK R.M., 1985 - Annual macrofauna production in a hard bottom reef-community. J. Mar. Biol. Ass. U.K., 65 (3), pp. 713-737.
- GERLACH S.A., 1972 - Die Produktionsleitung des Benthos in der Helgoländer Bucht : Productivity of benthos in Helgoland bight. Verh. d. Dtsch. Zool. Ges. 65, pp. 1-12.
- GIBBS P.E., 1969 - A quantitative study of the polychaete fauna of certain fine deposits in Plymouth Sound. J. Mar. Biol. Ass. U.K., 49 (2), pp. 311-326.
- GLACON R., 1984 - Faune et Flore du littoral du Pas de Calais et de la Manche Orientale. Ed. de la St. Mar. Wimereux.
- GLEMAREC M., 1968 - Distinction de 2 mactridae des côtes atlantiques européennes Spisula solida (Linné) et Spisula ovalis (Sowerby). Cah. Biol. Mar. IX, pp. 167-174.
- GLEMAREC M., 1969 - Les peuplements benthiques du plateau continental

nord-Gascogne. Thèse doct. d'état Fac. Sc. Paris, 169 p.

GLEMAREC M., 1973 - The benthic communities of european north atlantic continental shelf. *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.*, 11, pp. 263-289.

GOVAERE J.C.R., VAN DAMME D., HEIP C., DE COMINCK A.P., 1980 - Benthic communities in the southern Bight of the north sea and their use in ecological monitoring. *Helgoland Meeresunt.*, 33, pp. 507-521.

GRAY J.S., 1981 - The ecology of marine sediments. Ed. by Cambridge University Press, 178 p.

GREGOIRE A., 1976 - Etude de la macrofaune intertidale de la région de Gravelines (Nord). D.E.A., U.S.T.Lille, 111 p.

GRUET Y., 1974 - Macrofaune des substrats meubles intertidaux entre le pont d'Yeu et Sion sur l'Océan (Vendée). *Bull. Soc. Sci. Nat. Ouest Fr LXXII*, pp. 11-27.

GUILLE A., 1970 - Bionomie benthique du plateau continental de la côte catalane française. II. Les communautés de la macrofaune. *Vie et Milieu*, 21 (1B), pp. 149-280.

GUILLE A., 1971a - Bionomie benthique du plateau continental de la côte catalane française. IV. Densités, biomasses et variations saisonnières de la macrofaune. *Vie et Milieu XXII*, fasc. 1 (B), pp. 93-158.

GUILLE A., 1971b - Bionomie benthique du plateau continental de la côte catalane française. VI. Données autécologiques (macrofaune). *Vie et Milieu XXII*, fasc. 3 (B), pp. 469-527.

GUILLOU J., 1980 - Les peuplements de sables fins du littoral Nord-Gascogne. Thèse 3ème Cycle. Univ. Bret. Occid, 209 p.

HAMOND R., 1966 - The polychaeta of the coast of Norfolk. *Cah. Biol. Mar.* 7, pp. 383-436.

- HARDING J.P., 1949 - The use of probability paper for the graphical analysis of polymodal frequency distribution. J. Mar. Biol., Ass., U.K., 28, pp. 141-153.
- HEIP C., 1975 - On the significance of aggregation in some benthic marine invertebrates. Proc. 9th Europ. mar. biol. Symp., pp. 527-538.
- HELIEZ A., 1984 - Contribution à la connaissance de la biologie de populations de Nephtys cirrosa (Ehlers, 1868) dans le golfe Normano-breton. D.E.A., Univ. Rennes, 43 p.
- HILY C., 1976 - Ecologie benthique des pertuis charentais. Thèse 3ème Cycle. Univ. Bret. Occid., 235 p.
- HILY C., 1984 - Variabilité de la macrofaune benthique dans les milieux hypertrophiques de la rade de Brest. Thèse doct. d'état. Univ. Bretagne, 360 p.
- HOLMES N.A., 1949 - The fauna of sand and mud sand banks near the mouth of the Exe estuary. J. Mar. Biol. Ass. U.K. XXVIII, pp. 189-237.
- HOLMES N.A., 1953 - The biomass of the bottom fauna in the English Channel off Plymouth. J. Mar. Biol. Ass. U.K., 32, pp. 1-49.
- KIRKEGAARD J.B., 1970 - Age determination of Nephtys (Polychaeta : nephtyidae). Ophelia 7, pp. 277-282.
- KIRKEGAARD J.B., 1978a - Settling, growth and life span of some common polychaetes of Danish waters. Medd. Danm. Fisk. Havundersog., 7, pp. 447-496.
- KIRKEGAARD J.B., 1978b - Production by polychaetes on the Dogger bank in the North Sea. Medd. Danm. Fisk. Havundersog., 7, pp. 497-509.
- KLEIN G., RACHOR E., GERLACH S.A., 1975 - Dynamics and productivity of the benthic tube dwelling amphipods Ampelisca brevicornis (Costa) in

Helgoland bight. *Ophelia*, 14, pp. 139-159.

LAGARDERE F., 1971 - Les fonds de pêche de la côte ouest de l'île d'Oléron. Cartographie bionomique. III. Les peuplements benthiques. *Thetys*, 3 (3), pp. 507-538.

LAMOTTE M., BOURLIERE F., 1971 - Problèmes d'écologie : l'échantillonnage des peuplements animaux des milieux aquatiques. Publ. Comité Français du progr. biol. intern. Masson, 294 p.

LAMOTTE M., MEYER J.A., 1978 - Utilisation des taux de renouvellement P/\bar{B} dans l'analyse du fonctionnement énergétique des écosystèmes. C.R. Acad. Sc. Paris, 286 (D), pp. 1387-1389.

LAPCHIN L., NEVEU A., 1980 - The production of benthic invertebrates ; comparison of different methods. I. Theoretical populations. *Acta oecologia, Oecol. gener.*, 1 (3), pp. 287-322.

LARSONNEUR C., 1977 - La cartographie des dépôts meubles sur le plateau continental français. Méthode mise au point et utilisée en Manche. *J. Rech. Oceanogr.* II (2), pp. 33-39.

LEGENDRE L., LEGENDRE P., 1984 - Ecologie numérique.

T.1 Le traitement multiple des données écologiques.

T.2 La structure des données écologiques. Coll. écologie 2ème édition, n° 12 et 13. Masson 260 et 235 p.

LOPEZ-COTELO I., VIEITEZ J.M., DIAZ-PINEDA F., 1982 - Tipos de comunidades bentónicas de la Playa del Puntal (Bahía de Santander). *Cah. Biol. Mar.* XXIII (1), pp. 53-69.

MAC INTYRE A.D., 1958 - The ecology of scottish inshore fishing grounds. I. The bottom fauna of east coast grounds. *Mar. Res.*, 1, pp. 1-24.

MAC INTYRE A.D., ELEFThERIOU A., 1968 - The bottom fauna of a flat fish nursery ground. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.*, 48 (1), pp. 113-142.

- MAC INTYRE A.D., MURISSON D.J., 1973 - The meiofauna of a flatfish nursery ground J. Mar. Biol. Ass. U.K., 53, pp. 93-118.
- MARE M., 1942 - A study of a marine benthic community with special reference to the microorganisms. J. Mar. Biol. Ass. U.K., 25 (3), pp. 517-554.
- MASSE H., 1962 - Cartographie bionomique de quelques fonds meubles de la partie sud orientale du golfe de Marseille. Rec. Trav. Stn. Mar. Endoume. Bull 27 (42), pp. 221-259.
- MASSE H., 1968 - Sur la productivité des peuplements marins benthiques. Cah. Biol. Mar. XI (4), pp. 363-372.
- MASSE H., 1972a - Contribution à l'étude de la macrofaune des sables fins infralittoraux des côtes de Provence. VI. Données sur la biologie des espèces Thetys, 4 (1), pp. 63-84.
- MASSE H., 1972b - Contribution à l'étude de la macrofaune des sables fins infralittoraux des côtes de Provence. VII. Discussion-comparaison et interprétation des données quantitatives. Thetys, 4 (2), pp. 397-422.
- MATHIVAT M.H., CAZAUX C., 1985 - Recrutement benthique de l'annélide polychète Nephtys hombergii. J. Rech. Oceanogr., 10 (4), pp. 142-145.
- MENESGUEN A., 1980 - La macrofaune benthique de la Baie de Concarneau. Peuplements, dynamique des populations, prédation exercée par les poissons. Thèse 3è Cycle. Univ. Bret. Occid., 127 p.
- MONBET Y., 1972 - Etude bionomique du plateau continental au large d'Arcachon. Application de l'analyse factorielle. Thèse 3è Cycle. Univ. Aix-Marseille, 99 p.
- NICOLAISEN W., KANNEWORFF E., 1983 - Annual variation in vertical distribution and density of Bathyporeia pilosa Lindström and

- Bathyporeia sarsi Watkin at Jukbaek North Sealand, Denmark. *Ophelia* 22 (2), pp. 237-251.
- OLIVE P.J.W., 1977 - The life history and population structure of the polychaetes Nephtys caeca and Nephtys hombergii with special reference to the growth ring in the teeth. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.*, 57 (1), pp. 133-150.
- OLIVE P.J.W., 1978 - Reproduction and annual gametogenic cycle in Nephtys hombergii and Nephtys caeca (Polychaeta, nephtyidae). *Mar. Biol.*, 46, pp. 83-90.
- OLIVE P.J.W., 1980 - Preparation of polychaete jaws for growth line examination in "Skeletal growth of aquatic organisms". Edited by D.C. Rhoads and R.A. Lutz, Plenum N.Y., pp. 625-626.
- OLIVE P.J.W., 1984 - Environmental control of reproduction in polychaeta. *Polychaete reproduction*. Verlag ed. pp. 17-38.
- OLIVE P.J.W., BENTLEY M.G., 1980 - Hormonal control of oogenesis, ovulation and spawning in the annual reproductive cycle of the polychaete Nephtys hombergii. Savigny (Nephtyidae). *Int. J. Invertebrate Reprod.* 2, pp. 205-221.
- OLIVE P.J.W., GARWOOD P.R., BENTLEY M.G., WRIGHT N.H., 1981a - Reproductive success, relative abundance and population structure of two species of Nephtys in an estuarine beach. *Mar. Biol.*, 63, pp. 189-196.
- OLIVE P.J.W., GARWOOD P.R., BENTLEY M.G., 1981b - Reproductive failure and oosorption in polychaeta in relation to their reproductive strategies. *Bull. Soc. Zool. Fr.*, 106 (3), pp. 263-268.
- OLIVE P.J.W., MORGAN P.J., 1983 - A survey of the age structure of beach population of Nephtys spp. in the british isles. The basis of population fluctuations. *Oceanol. Acta 17e Symp. Europ. Biol. Mar.*, pp. 141-145.

- OLIVE P.J.W., BENTLEY M.G., WRIGHT N.H., MORGAN P.J., 1985 - Reproductive energetics, endocrinology and population dynamics of Nephtys caeca and Nephtys hombergii. Mar. Biol., 88, pp. 235-246.
- OYENEKAN J.A., 1986 - Population dynamics and secondary production on an estuarine population of Nephtys hombergii (Polychaeta, nephtydae). Mar. Biol., 93, pp. 217-223.
- PAXTON H., 1980 - Jaw growth and replacement in polychaete. J. Nat. Hist., 14 (4).
- PEARSON T.H., 1970 - Studies on the ecology of the macrobenthos fauna of Lochs Linnhe and Eil ; West coast Scotland. II. Analysis of the macrofauna by comparison of feeding groups. Vie et Milieu, suppl. (22), pp. 53-91.
- PEARSON T.H., ELEFThERIOU A., 1981 - The benthic ecology of Sullom Voe. Proc. Roy. Soc. Edinburgh, 80B, pp. 241-269.
- PETERSEN G.H., 1977 - The density, biomass and origin of the bivalves of the central North Sea. Meddl. Danm. Fisk. Havundersog., 7, pp. 221-273.
- PICARD J., 1965 - Recherches qualitatives sur les biocenoses marines des substrats meubles dragables de la région marseillaise. Rec. Trav. Stn. Mar. Endoume, 36 (52), pp. 1-160.
- PLANTE R., LELOEUFF P., 1983 - Le benthos marin et les statistiques d'échantillonnage. In "Stratégies d'échantillonnage en écologie". Frontier ed., Masson, Paris PUL, pp. 325-340.
- PRICE R., WARWICK R.M., 1980 - Temporal variations in annual production and biomass in estuarine populations of two polychaetes Nephtys hombergii and Ampharete acutifrons. J. Mar. Biol. Ass. U.K., 60, pp. 481-487.

- PROBERT P.K., 1975 - The bottom fauna of China clay waste deposits in Mevagissey Bay. J. Mar. Biol. Ass. U.K., 55, pp. 19-44.
- PRYGIEL J., 1983 - Benthos de la Bassure de Baas. Etude comparative de la communauté à Ophelia borealis. DEA, UST Lille, 30 p.
- QUISTHOUDT C., 1983 - Hydrologie du détroit du Pas-de-Calais. Carbone-Azote-Chlorophylle. DEA UST Lille, 38 p.
- RACHOR E., GERLACH S.A., 1978 - Changes of macrobenthos in a sublittoral sand area of the german bight. Rapports et procès-verbaux des réunions. Cons. perm. intern. exploit. Mer. 172, pp. 418-431.
- RAINER S.F., 1984 - Nephtys pente sp. nov. (Polychaeta : nephtyidae) and a key to Nephtys from northern Europe. J. Mar. Biol. Ass. U.K., 64, pp. 899-907.
- RASMUSSEN E., 1973 - Systematics and ecology of the Isefjord marine fauna (Denmark). Ophelia, 11, pp. 1-495.
- REISE K., 1979 - Spatial configurations generated by motile benthic polychaetes. Helgoländ. Meeresunt. 32, pp. 55-72.
- REISH D.J., 1959 - A discussion of the importance of the screen size in washing quantitative marine bottom samples. Ecology, 40, pp. 307-309.
- RETIERE C., 1972 - Structure et dynamique d'une population de Travisia forbesii Johnston 1840 (Ophelidae) dans la région de Dinard. C.R. Acad. Sc. Paris, 275 (D), pp. 1543-1546.
- RETIERE C., 1976 - Détermination des classes d'âge des populations de Nephtys hombergii (annélide polychète) par lecture des mâchoires en microscopie électronique à balayage. Structure des populations en Rance maritime. C.R. Acad. Sc. Paris, 282 (D), pp. 1553-1556.
- RETIERE C., 1979 - Contribution à la connaissance des peuplements

benthiques du golfe normano-breton. Thèse d'état Univ. Rennes, 370 p.

REYS J.P., 1971 - Analyse statistique de la microdistribution des espèces benthiques de la région de Marseille. Thétys 3, pp. 381-403.

RHOADS D.C. YOUNG D.K., 1970 - The influence of deposit feeding organisms on sediment stability and community trophic structure. Jour. Mar. Res., 28 (2), pp. 150-177.

RIVAIN V., 1983 - Contribution à l'étude dynamique et fonctionnelle des peuplements de sables fins du golfe normano-breton. Thèse de 3ème Cycle . Univ. Paris VI, 150 p.

ROBERTSON, 1979 - The relationship between annual production. Biomass ratios and lifespans for marine macrobenthos. Oecologia, 38, pp. 193-202.

RODRIGUEZ V., IBANEZ M., RODRIGUEZ J., 1980 - Ecologie des annélides polychètes de quelques plages de la baie d'Algeciras (Espagne). Vie et Milieu 30 (2), pp. 131-138.

ROSENBERG R., 1972 - Benthic faunal recovery in a swedish fjord following the closure of a sulphite pulp mill. Oikos, Vol. 23, pp. 93-108.

ROSENBERG R., 1974 - Spatial dispersion of an estuarine benthic faunal community. J. Exp. Mar. Biol. Ecol., Vol. 15, pp. 69-80.

ROSENBERG R., 1977 - Benthic macrofaunal dynamics, production and dispersion in an oxygen-deficient estuary of west Sweden. J. Exp. Mar. Biol. Ecol., 26, pp. 107-133.

SANDERS H.L., 1960 - Benthic studies in Buzzards Bay. III. The structure of the soft bottom community. Limnol. Oceanogr. 5 (2), pp. 138-153.

SCHEIBEL W., 1981 - Zur Nahrung von Nephtys ciliata (O.F. Müller, 1776) (Polychaeta nephtyidae) aus der westlichen Ost See (Kieler Bucht).

- Zool. Anz., 206, 3-4, pp. 171-177.
- SMITH W., MAC INTYRE A.D., 1954 - A spring-loaded bottom sampler. J. Mar. Biol. Ass. U.K., 33, pp. 257-264.
- SOUPLET A., DEWARUMEZ J.M., 1980 - Les peuplements benthiques du littoral de la région de Dunkerque. Cah. Biol. Mar. XXI, pp. 23-39.
- SOUPLET A., GLACON R., DEWARUMEZ J.M., SMIGIELSKI F., 1980 - Distribution des peuplements benthiques littoraux en Mer du Nord du Cap Blanc-Nez à la frontière belge. C.R. Acad. Sc. Paris, 290 (D), pp. 627-630.
- SOUTHWARD E.C., 1957 - The distribution of polychaete in offshore deposits in the Irish Sea. J. Mar. Biol. Ass. U.K., 36 (1), pp. 49-77.
- STEIMLE F.W.Jr., 1985 - Biomass and estimated productivity of the benthic macrofauna in the New York Bight. A stressed coastal area. Estuarine coastal, Mar. Sci., 21, pp. 539-554.
- THORSON G., 1946 - Reproduction and larval development of danish marine bottom invertebrates with special reference to the planktonic larvae in the sound (Oresund). Meddl. Danm. Fisk. Havundersog ser. plankton Bind 4 NR 1.
- THORSON G., 1957 - Bottom communities (sublittoral of shallow shelf). Geol. Soc. Am. Mem. 67 (1), pp. 461-534.
- THORSON G., 1966 - Some factors influencing the recruitment and establishment of marine benthic communities. Neth. J. Sea Res., 3 (2), pp. 267-293.
- TOULEMOND A., 1972 - Influence de la nature granulométrique des sédiments sur les structures benthiques (Baies de Douarnenez et d'Audierne - Ouest Finistère). Cah. Biol. Mar. XIII (1), pp. 91-136.
- TREVOR J.H., 1976 - The burrowing activity of Nephtys cirrosa Ehlers

(Annelida : polychaeta). J. Exp. Mar. Biol. Ecol., 24 (3), pp. 307-319.

TYLER P.A., SHACKLEY S.E., 1980 - The benthic ecology of linear sand banks : a modified Spisula sub-community : a case study of Swansea bay. Ind. embayments and their environmental problems. Ed. by M.B. Collins et coll. Pergamon Press, pp. 539-554.

VERMEULEN Y.M., GOVAERE J.C.R., 1983 - Distribution of benthic macrofauna in the western Scheldt estuary (the Netherlands). Cah. Biol. Mar. XXIV (3), pp. 297-309.

VANOSMAEL C., WILLEMS K.A., CLAEYS D., VINCX M., HEIP C., 1982 - Macrobenthos of a sublittoral sandbank in the southern bight of the North Sea. J. Mar. Biol. Ass. U.K., 62, pp. 521-534.

WARWICK R.M., PRICE R., 1975 - Macrofauna production in an estuarine mud flat. J. Mar. Biol. Ass. U.K., 55, pp. 1-18.

WARWICK R.M., DAVIES J.R., 1977 - The distribution of sublittoral macrofauna communities in the Bristol Channel in relation to the substrate. Estuarine Coastal, Mar. Sci., 5, pp. 267-288.

WARWICK R.M., GEORGE C.L., DAVIES J.R., 1978 - Annual macrofauna production in a Venus community. Estuarine Coastal, Mar. Sci. 7 (3), pp. 215-241.

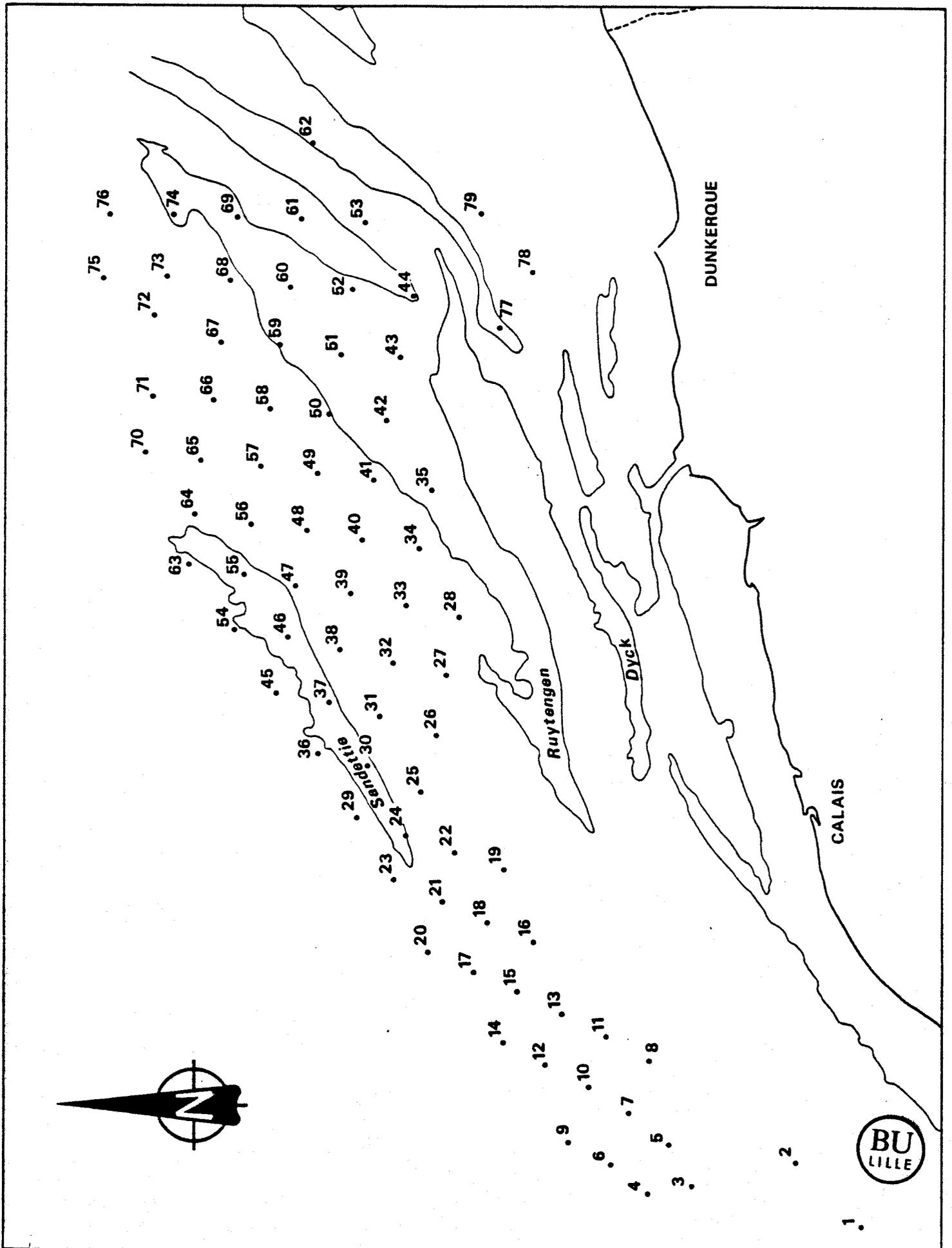
WATERS T.F., 1969 - The turnover ratio in production ecology of freshwater invertebrates. Am. Nat., 103 (930), pp. 173-185.

WATERS T.F., 1979 - Influence of benthos life history upon the estimation of secondary production. J. Fish Res. Bound Can., 36 (12), pp. 1425-1430.

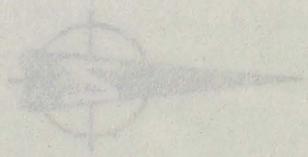
WATERS T.F., CRAWFORD C.W., 1973 - Annual production of a stream mayfly population : a comparison of methods. Limnol. Oceanogr. 18 (2), pp. 286-296.

- WIEDERHOLM T., ERIKSSON L., 1977 - Effets of alkohol preservation on the weight of some benthic invertebrates. *Zoon* 5 (1), pp. 29-31.
- WIGHLEY R.L., MAC INTYRE A.D., 1964 - Some quantitative comparisons of offshore meiobenthos and macrobenthos south of Martha's Vineyard. *Limnol. Oceanogr.* 9 (4), pp. 485-494.
- WILLEMS K.A., VINCX M., CLAEYS D., VANOSMAEL C., HEIP C., 1982 - Meiobenthos of a sublittoral sandbank in the southern bight of the North Sea. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.*, 62, pp. 535-548.
- WITHERS R.G., 1977 - Soft shore macrobenthos along the south west coast of Wales. *Estuarine Coastal Mar. Sci.*, 5, pp. 467-484.
- WITHERS R.G., THORP G.M., 1978 - The macrobenthos in habiting sandbanks in Langstone Harbour, Hampshire. *J. Nat. Hist.*, 12, pp. 445-455.
- WOLFF W.J., 1971 - Distribution of 4 species of Nephtys (Polychaeta) in the estuarine area of the rivers Rhine, Meuse and Sheldt. *Vie et Milieu*, T.S.E.B.M., suppl. 22, pp. 677-699.
- WOLFF W.J., WOLF L. DE, 1977 - Biomass and production of zoobenthos in the Grevelingen Estuary, the Netherlands. *Estuarine Coastal Mar. Sci.*, 5, pp. 1-24.

Annexe 1 . Etude bionomique : Stations de dragages



Station	Repérage DECCA		Station	Repérage DECCA		Station	Repérage DECCA				
1	E	6,30	H 42,55	30	F	12,00	G 42	59	G	0,00	G 34,00
2	E	4,50	H 42,15	31	F	6,00	G 40,00	60	G	2,00	G 34,00
3	E	5,70	H 39,5	32	F	8,00	G 40,00	61	G	4,00	G 34,00
4	E	6,00	H 38,00	33	F	10,00	G 40,00	62	G	6,00	G 34,00
5	E	8,00	H 38,00	34	F	12,00	G 40,00	63	G	8,00	G 34,00
6	E	8,00	H 36,00	35	F	14,00	G 40,00	64	G	10,00	G 34,00
7	E	10,00	H 36,00	36	F	16,00	G 40,00	65	G	22,00	G 32,00
8	E	12,00	H 36,00	37	F	18,00	G 40,00	66	G	0,00	G 32,00
9	E	12,00	H 34,00	38	F	10,00	G 38,00	67	G	2,00	G 32,00
10	E	12,00	H 34,00	39	F	12,00	G 38,00	68	G	4,00	G 32,00
11	E	14,00	H 34,00	40	F	14,00	G 38,00	69	G	6,00	G 32,00
12	E	14,00	H 32,00	41	F	16,00	G 38,00	70	G	18,00	G 32,00
13	E	16,00	H 32,00	42	F	18,00	G 38,00	71	G	10,00	G 32,00
14	E	16,00	H 30,00	43	F	20,00	G 38,00	72	G	4,00	G 36,00
15	E	18,00	H 30,00	44	F	22,00	G 38,00	73	G	6,00	G 30,00
16	E	20,00	H 30,00	45	G	0,00	G 38,00	74	G	8,00	G 30,00
17	E	20,00	G 46,00	46	G	2,00	G 38,00	75	G	10,00	G 30,00
18	E	22,00	G 46,00	47	F	14,00	G 36,00	76	G	12,00	G 30,00
19	F	0,00	G 46,00	48	F	16,00	G 36,00	77	G	12,00	F 46,00
20	E	22,00	G 44,00	49	F	18,00	G 36,00	78	G	14,00	F 46,00
21	F	0,00	G 44,00	50	F	20,00	G 36,00	79	F	22,32	G 41,68
22	F	2,00	G 44,00	51	F	22,00	G 36,00	80	G	0,22	G 40,68
23	F	4,00	G 44,00	52	G	0,00	G 36,00	81	G	2,81	G 39,63
24	F	6,00	G 44,00	53	G	2,00	G 36,00	82	F	23,58	G 41,37
25	F	2,00	G 42,00	54	G	4,00	G 36,00				
26	F	4,00	G 42,00	55	G	6,00	G 36,00				
27	F	6,00	G 42,00	56	F	18,00	G 34,00				
28	F	8,00	G 42,00	57	F	20,00	G 34,00				
29	F	10,00	G 42,00	58	F	22,00	G 34,00				



ANNEXE 2

LISTE DES ESPECES RECENSEES SUR LA COMMUNAUTE A OPHELIA BOREALIS

C1. POLYCHAETA

- Scoloplos armiger (O.F. Müller, 1776)
- Paraonis fulgens (Levinsen, 1833)
- Aracidea cerrutii (Laubier, 1966)
- Nerine foliosa (Aud. et Edw., 1834)
- Nerine bonnieri Mesnil, 1896
- Spio filicornis (O.F. Müller, 1776)
- Spiophanes bombyx (Clarapède, 1870)
- Aonides oxycephala (M. Sars, 1862)
- Polydora ciliata (Johnston, 1838)
- Polydora pulchra (Carazzi, 1895)
- Magelona papillicornis O.F. Müller, 1858
- Poecilochaetus serpens Allen, 1904
- Cirratulus cirratus (O.F. Müller, 1776)
- Chaetozone setosa Malmgren, 1867
- Caulleriella alatus (Southern, 1914)
- Notomastus latericeus Sars, 1850
- Arenicola marina (Linné, 1758)
- Euclymene oerstedii Clarapède, 1863
- Micromaldane ornithochaeta Mesnil, 1897
- Travisia forbesii Johnston, 1840
- Ophelia borealis Quatrefages, 1845
- Anaitides mucosa Oersted, 1843
- Anaitides groenlandica Oersted, 1843
- Eulalia viridis (Linné, 1767)
- Eumida sanguinea (Oersted, 1843)
- Eteone longa (Fabricius, 1780)
- Eteone foliosa Quatrefages, 1865
- Mysta picta (Quatrefages, 1865)
- Mystides limbata Saint-Joseph, 1888
- Harmothoe impar (Johnston, 1839)
- Harmothoe longisetis (Grube, 1863)

Harmothoe lunulata (Delle Chiaje, 1841)
Sthenelais limicola (Ehlers, 1864)
Pholoe minuta (Fabricius, 1780)
Pisione remota Southern, 1914
Kefersteinia cirrata (Keferstein, 1862)
Nereis zonata Malmgren, 1867
Glycera gigantea Quatrefages, 1865
Glycera lapidum Quatrefages
Glycinde nordmanni (Malmgren, 1865)
Nephtys longosetosa Oersted, 1843
Nephtys caeca (Fabricius, 1780)
Nephtys cirrosa (Ehlers, 1868)
Nephtys hombergii Savigny, 1813
Lumbrineris fragilis (O.F. Müller, 1776)
Lumbrineris gracilis Ehlers, 1868
Owenia fusiformis Delle Chiaje, 1841
Lagis koreni Malmgren, 1866
Ampharete acutifrons (Grube, 1860)
Lanice conchilega (Pallas, 1776)

MOLLUSCA

Gastropoda

Natica alderi (Forbes, 1838)

Bivalvia

Nucula hanleyi Winckworth, 1931

Nucula nucleus (Linné, 1758)

Modiolus modiolus (Linné, 1758)

Montacuta ferruginosa (Montagu, 1808)

Mysella bidentata (Montagu, 1803)

Spisula elliptica (Brown, 1827)

Spisula ovalis (Sowerby, 1817)

Macoma balthica (Linné, 1758)

Tellina tenuis Da Costa, 1778

Tellina fabula Gmelin, 1791

Angulus pygmaeus (Loven, 1846)

Angulus donacinus (Linné, 1758)

Abra alba (W. Wood, 1802)
Abra prismatica (Montagu, 1803)
Ensis arcuatus (Jeffreys, 1865)
Mya truncata Linné, 1758

CRUSTACEA

Amphipoda

Hippomedon denticulatus (Bate, 1857)
Lepidepecreum longicorne (Bate et Westwood, 1861)
Orchomene nana (Kroyer, 1846)
Tryphosella sarsi Bonnier, 1893
Ampelisca spinipes Boeck, 1851
Leucothoe incisa Robertson, 1892
Sthenotoe marina (Bate, 1856)
Melita gladiosa Bate, 1862
Melita obtusata (Montagu, 1813)
Bathyporeia elegans Watkin, 1938
Bathyporeia guilliamsoniana (Bate, 1856)
Bathyporeia pelagica (Bate, 1856)
Urothoe brevicornis Bate, 1862
Urothoe elegans (Bate, 1856)
Urothoe poseidonis Reibisch, 1905
Perioculodes longimanus (Bate et Westwood, 1868)
Pontocrates altamarinus (Bate et Westwood, 1862)
Megaluropus agilis Hoeck, 1889
Atylus falcatus Metzger, 1871
Atylus swammerdami (Milne-Edwards, 1830)
Gammaropsis maculata (Johnston, 1828)
Gammaropsis nitida (Stimpson, 1853)
Corophium sextonae Crawford, 1937
Jassa falcata (Montagu, 1808)
Caprella linearis (Linné, 1758)

Isopoda

Paragnathia formica Hesse, 1864
Eurydice pulchra Leach, 1815
Eurydice spinigera Hansen, 1890

Idotea linearis (Linné, 1763)

Tanaidacea

Tanais cavolini Milne Edwards, 1829

Cumacea

Bodotria scorpioides (Montagu, 1804)

Iphinoe trispinosa (Goodsir, 1843)

Pseudocuma similis Sars, 1900

Pseudocuma longicornis (Bate, 1858)

Diastylis lucifera (Kroyer, 1841)

Diastylis bradyi Norman, 1879

Diastylis rathkei (Kroyer, 1841)

Mysidacea

Gastrosaccus normani Sars, 1877

Gastrosaccus spinifer (Goes, 1864)

Paramysis helleri (Sars, 1877)

Shistomysis spiritus (Norman, 1860)

Mesopodopsis sabbleri (Van Beneden, 1861)

Decapoda

Processa canaliculata Leach, 1815

Processa edulis crassipes Nouvel et Holthuis, 1957

Crangon crangon (Linné, 1758)

Pontophilus trispinosus Hailstone, 1835

Upogebia deltaura (Leach, 1815)

Galathea intermedia Liljeborg, 1851

Pisidia longicornis (Linné, 1767)

Pagurus bernhardus (Linné, 1758)

Ebalia tuberosa (Pennant, 1777)

Corystes cassivelaunus (Pennant, 1777)

Thia scutellata (Fabricius, 1793)

Liocarcinus pusillus (Leach, 1815)

Liocarcinus depurator (Linné, 1758)

Liocarcinus marmoreus (Leach, 1816)

Liocarcinus holsatus (Fabricius, 1798)

Pinnotheres pisum (Linné, 1767)

ECHINODERMATA

Ophiothrix fragilis (Abilgaard)
Amphipholis squamata (Delle Chiaje, 1829)
Acrocnida brachiata (Montagu)
Ophiura albida Forbes
Ophiura affinis Lütken
Psammechinus miliaris (Gmelin)
Echinocyamus pusillus (O.F. Müller)
Echinocardium cordatum (Pennant, 1777)

CHORDATA

Ammodytes tobianus

ANNEXE 3

LISTE DES ABBREVIATIONS D'ESPECES UTILISEES
DANS LES DIAGRAMMES RANGS-FREQUENCES

A.a.	<i>Abra alba</i>
A.g.	<i>Anaitides groenlandica</i>
A.sw	<i>Atylus swammerdami</i>
B.e.	<i>Bathyporeia elegans</i>
B.g.	<i>Bathyporeia guilliamsoniana</i>
C.s.	<i>Chaetozone setosa</i>
E.c.	<i>Echinocardium cordatum</i>
E.l.	<i>Eteone longa</i>
E.s.	<i>Eurydice spinigera</i>
G.s.	<i>Gastrosaccus spinifer</i>
L.f.	<i>Lumbrineris fragilis</i>
L.k.	<i>Lagis koreni</i>
M.p.	<i>Magelona papillicornis</i>
N.b.	<i>Nerine bonnieri</i>
N.c.	<i>Nephtys cirrosa</i>
N.ca	<i>Nephtys caeca</i>
N.h.	<i>Nephtys hombergii</i>
N.l.	<i>Nephtys longosetosa</i>
O.a.	<i>Ophiura albida</i>
O.b.	<i>Ophelia borealis</i>
P.b.	<i>Pagurus bernhardus</i>
P.f.	<i>Paraonis fulgens</i>
P.s.	<i>Poecilochaetus serpens</i>
S.a.	<i>Scoloplos armiger</i>
S.b.	<i>Spiophanes bombyx</i>
S.f.	<i>Spio filicornis</i>
S.o.	<i>Spisula ovalis</i>
U.b.	<i>Urothoe brevicornis</i>

