

50376
1988
233



50376
1988
233

N° d'ordre : 271

UNIVERSITE DE LILLE
FACULTE DE SCIENCES
DE LILLE - LEZ-LILLE

STATION MARINE DE WIMEREUX

THESE PRESENTEE POUR OBTENIR LE GRADE DE
DOCTEUR DE L'UNIVERSITE DE LILLE
EN
BIOLOGIE ET PHYSIOLOGIE ANIMALES



ETUDE DU PEUPLEMENT DES CAILLOUTIS
A EPIBIOSE SESSILE ET DE LA
POPULATION D'*OPHIOTHRIX FRAGILIS*
(ABILDGAARD) DU
DETROIT DU PAS-DE-CALAIS (FRANCE)

Dominique DAVOULT



Thèse soutenue le 14 octobre 1988 devant le jury composé de :

Président	M. PORCHET
Rapporteurs	L. CABIOCH L. LAUBIER
Examineurs	A. RICHARD, Directeur de Thèse S. FRONTIER C. BECK

à Boubi

Là sont enfermées par la nature
au fond de cent mille vases
les semences de toutes les choses
éternelles filles des eaux

RONSARD

AVANT-PROPOS

Je tiens à remercier les personnes qui ont accepté de juger ce travail :

- Monsieur le professeur M. PORCHET a bien voulu présider ce jury de thèse.

- Monsieur L. LAUBIER suit depuis longtemps les travaux de la station et a manifesté son intérêt pour les caractéristiques des peuplements benthiques de la région, en particulier les fonds à Ophiures ; il a accepté de faire partie de ce jury malgré son emploi du temps très chargé.

- Monsieur L. CABIOCH m'a permis de confronter mes résultats et mes réflexions à sa grande connaissance des peuplements benthiques et m'a aidé au cours de nos conversations à mieux cerner les problèmes rencontrés.

- Monsieur le Professeur A. RICHARD m'a confié ce sujet de thèse et a suivi mon travail dans toutes ses phases. Il m'a en outre permis de réaliser une partie de ce travail à l'aide de la plongée sous-marine en me faisant profiter de son enthousiasme et de son expérience et en m'accompagnant souvent lors des opérations de prélèvement.

- Monsieur le Professeur S. FRONTIER, directeur de la station marine de Wimereux, m'a initié aux techniques du traitement de données et m'a conseillé tout au long de ce travail.

- Monsieur le Professeur C. BECK, géologue, s'intéresse aux interactions entre le sédiment et la faune benthique et a bien voulu participer à ce jury.

Je désire également remercier tous ceux qui ont travaillé avec moi au cours de ces trois années :

- Ingrid, Chantal, Marie-Andrée et Patrick ont participé aux plongées effectuées pendant cette étude.

- Philippe, avec lequel j'ai collaboré tout au long de cette période.

- Madame M. PANNIER a dactylographié cette thèse avec patience et gentillesse.

- Monsieur D. MENU a réalisé avec talent l'iconographie de cet ouvrage.

- L'ensemble des chercheurs et techniciens de la station m'a toujours aidé avec beaucoup de gentillesse.

- Mes collègues et amis Chantal, Jean-Luc, Yvan, Françoise, Valérie et Edouard.

Enfin, je veux particulièrement remercier mes PARENTS qui m'ont permis de mener à terme mes études tant par leur soutien matériel que moral, ainsi que Dominique qui m'a encouragé et s'est toujours intéressée à mon travail.

SOMMAIRE

AVANT-PROPOS

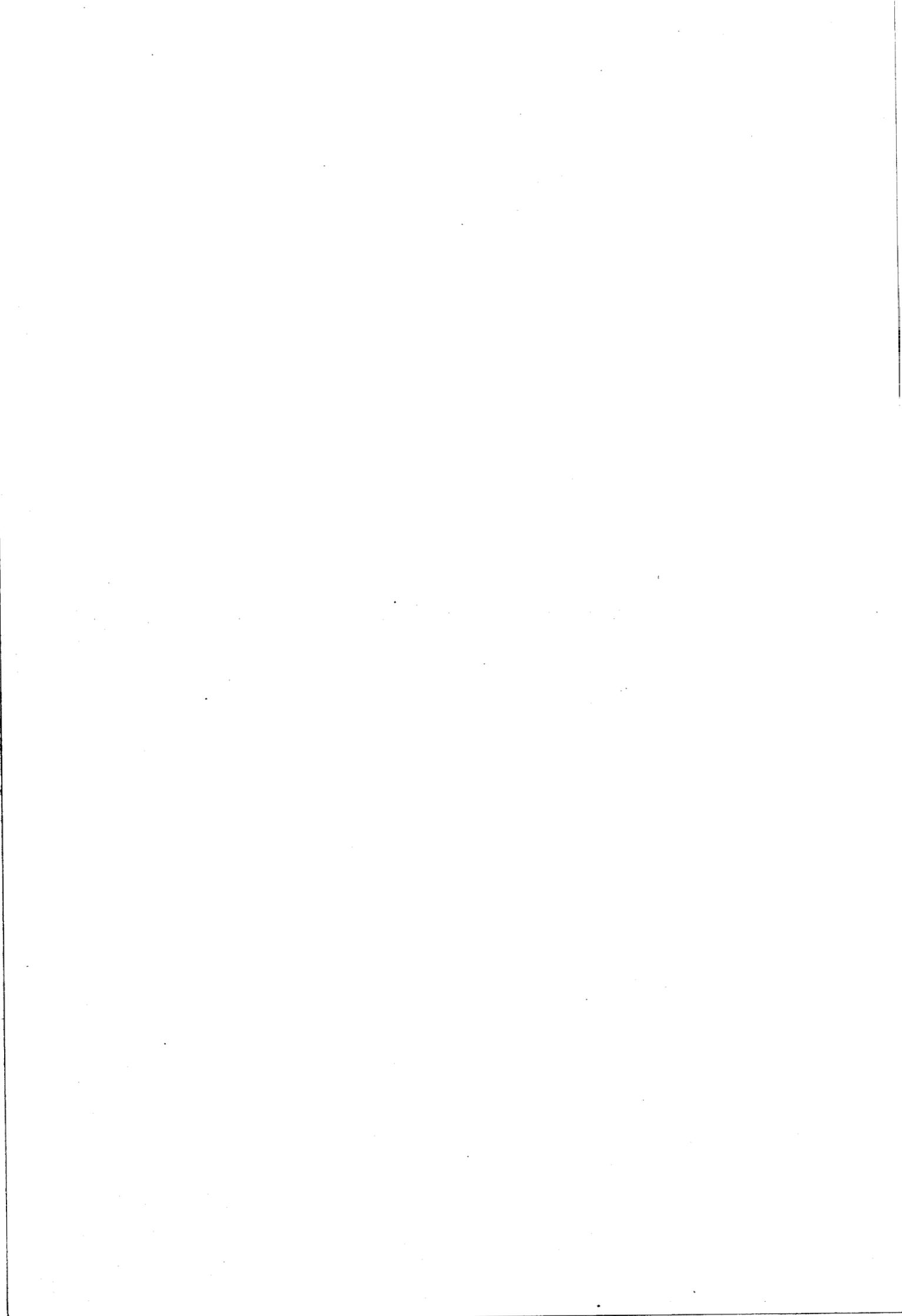
SOMMAIRE	1
RESUME-ABSTRACT	5
LISTE DES FIGURES	7
LISTE DES TABLEAUX	10
INTRODUCTION	11
<u>CHAPITRE I - PRESENTATION DE LA ZONE D'ETUDE</u>	15
I.1. GEOGRAPHIE	17
I.2. COURANTS DE MAREE	17
I.3. CARACTERISTIQUES BATHYMETRIQUES ET COUVERTURE SEDIMENTAIRE ..	19
I.4. CARACTERISTIQUES HYDROLOGIQUES AU LARGE DU CAP GRIS-NEZ	19
<u>CHAPITRE II - MATERIELS ET METHODES</u>	21
II.1. STRATEGIE D'ECHANTILLONNAGE	21
II.1.1. Choix et contraintes présidant à la planification de l'échantillonnage	21
II.1.2. Choix de l'engin de prélèvement	21
II.1.3. Répartition spatio-temporelle des stations de prélèvement	23
II.1.3.1. Quadrillage côtier	23
II.1.3.2. Quadrillage du large	25
II.1.3.3. Suivi temporel de la station 32	25
II.1.3.4. Suivi de la population d' <i>Ophiothrix fragilis</i>	25
II.2. OPERATIONS REALISEES EN PLONGEE AUTONOME	26
II.2.1. Prélèvements quantitatifs	26
II.2.2. Observations et photographies	26
II.2.3. Etude de la colonisation de plaques expérimentales ...	27
II.3. OBSERVATIONS PAR CAMERA VIDEO SOUS-MARINE	28
II.4. AUTRES MESURES EFFECTUEES	29
II.4.1. Analyse granulométrique	29
II.4.2. Mesures de courant	30
II.4.3. Mesure d' <i>Ophiothrix fragilis</i>	30
II.4.4. Décomposition des histogrammes	31
II.4.5. Mesure de la biomasse d' <i>Ophiothrix fragilis</i>	31
II.4.6. Calcul de la production de la population d' <i>Ophiothrix fragilis</i>	31
II.5. TRAITEMENT DES DONNEES	32
II.5.1. Analyse de la macrofaune benthique	32
II.5.2. Dominance et dominance moyenne	34
II.5.3. Constance, fidélité	35
II.5.4. Diversité, équitabilité	36
II.5.5. Diagrammes Rang-Fréquence (D.R.F.)	37
II.5.6. Indice de similarité, dendrogramme	38
II.5.6.1. Choix de l'indice	38
II.5.6.2. Hiérarchisation des stations et formation des groupes	39

II.5.7. Utilisation de la distance polaire pour comparer les faciès d'un même peuplement	40
II.5.8. Analyse factorielle des correspondances (AFC)	41
II.5.9. Analyse de correspondances multiples (ACM)	42
II.5.10. Analyse de variance	44

CHAPITRE III - ANALYSE DU PEUPEMENT DES CAILLOUTIS A EPIBIOSE

<u>SESSILE</u>	47
III.1. REPARTITION DES PEUPEMENTS BENTHIQUES DANS LA PARTIE FRANCAISE DE LA MER DU NORD	47
III.2. ETUDE DES PRELEVEMENTS DU LARGE	49
III.2.1. Analyse globale et définition des faciès	49
III.2.2. Caractéristique des faciès par la distance polaire (CABIOCH, 1979)	52
III.2.3. Faciès à <i>Modiolus modiolus</i>	53
III.2.4. Faciès de fort hydrodynamisme	55
III.2.4.1. Description générale du faciès	55
III.2.4.2. Analyse factorielle des correspondances (AFC) réalisée sur ce faciès	57
III.2.4.3. Analyse du gradient d'atténuation du courant ..	63
III.2.5. Faciès d'atténuation du courant	66
III.2.5.1. Description générale du faciès	66
III.2.5.2. Interprétation de l'AFC	67
III.2.5.3. Analyse du gradient	71
III.2.6. Conclusion sur l'étude des prélèvements du large ...	73
III.3. ETUDE DU QUADRILLAGE COTIER	77
III.3.1. Analyse globale, délimitation des peuplements et faciès	77
III.3.1.1. Dendrogramme des affinités spécifiques	77
III.3.1.2. Le peuplement des sables fins à moyens à <i>Ophelia borealis</i> de la Baie de Wissant	79
III.3.1.3. Le peuplement du Banc à la Ligne	79
III.3.1.4. Le peuplement des cailloutis et ses faciès	81
III.3.1.5. Caractérisation des faciès par la distance polaire	82
III.3.2. Le faciès côtier de fort hydrodynamisme	85
III.3.2.1. Etude bionomique du faciès	85
III.3.2.2. AFC réalisée sur le faciès	87
III.3.2.3. Caractéristiques du faciès devant le Gris-Nez ..	93
III.3.3. Le faciès côtier d'appauvrissement des cailloutis ...	94
III.3.4. Le faciès côtier d'envasement des cailloutis	97
III.3.4.1. Etude bionomique du faciès	97
III.3.4.2. AFC réalisée sur le faciès	99
III.3.4.3. Analyse du gradient d'envasement	103
III.3.5. Conclusion de l'étude bionomique du quadrillage côtier	104
III.4. DONNEES SUR LES PHENOMENES DE TRANSITION ENTRE LES FONDS CAILLOUTEUX ET LES FONDS SABLEUX	105
III.4.1. Les rubans sableux	107
III.4.2. Transition en pied de banc sableux	107
III.5. SUIVI DE LA STATION 32	108
III.6. DONNEES SUR LA REPARTITION ET LA DENSITE DE QUELQUES ESPECES	110
III.6.1. Données des dragages	110
III.6.2. Données quantitatives obtenues en plongée	117
III.7. ASSOCIATIONS ANIMALES OBSERVEES	121

III.8. STRUCTURE TROPHIQUE DES FACIES DU PEUPEMENT DES CAILLOUTIS	122
III.8.1. Détermination des groupes trophiques	122
III.8.2. Structure trophique des prélèvements du large	126
III.8.3. Structure trophique des faciès côtiers du peuplement des cailloutis	127
III.8.4. Résultats par station dans le quadrillage côtier ...	130
III.9. DISCUSSION - CONCLUSION	130
 <u>CHAPITRE IV - ETUDE DE LA COLONISATION DE PLAQUES EXPERIMENTALES IMMERGEES SUR LE SITE D'ETUDE</u>	
IV.1. OBJECTIFS DE L'ETUDE	135
IV.2. MISE EN PLACE DES PLAQUES ET REGULARITE DES PRELEVEMENTS ..	135
IV.3. ETUDE SYNECOLOGIQUE	137
IV.3.1. Principales périodes de fixation	137
IV.3.2. Evolution du nombre d'espèces récoltées	138
IV.3.3. Définition des différents types d'espèces fixées	140
IV.3.4. Evolution de la structure du peuplement	142
IV.3.5. Dendrogramme des affinités spécifiques	142
IV.3.6. Analyse factorielle des correspondances (AFC)	145
IV.3.7. Analyse des correspondances multiples (ACM)	148
IV.4. ETUDE AUTECOLOGIQUE DE QUELQUES ESPECES	150
IV.5. DISCUSSION	164
IV.6. CONCLUSION	168
 <u>CHAPITRE V - ETUDE DES BANCS D'OPHIOTHRIX FRAGILIS DU CAP GRIS-NEZ</u>	
V.1. INTRODUCTION	169
V.2. REPARTITION DE L'ESPECE DANS LA REGION	171
V.3. MESURE DE LA DENSITE DE LA POPULATION	172
V.4. IMPACT DE LA DENSITE D'OPHIOTHRIX FRAGILIS SUR LA MACROFAUNE BENTHIQUE	173
V.5. COMPORTEMENT D'OPHIOTHRIX FRAGILIS	174
V.6. SUIVI ANNUEL DE LA POPULATION D'OPHIOTHRIX FRAGILIS	176
V.6.1. Analyse des histogrammes de taille d' <i>Ophiothrix fragilis</i>	176
V.6.2. Présence des larves d' <i>Ophiothrix fragilis</i> dans le plancton	180
V.6.3. Estimation de la biomasse et de la relation taille-poids	182
V.6.4. Estimation de la production d' <i>Ophiothrix fragilis</i>	184
V.7. CONCLUSION	188
 CONCLUSION GENERALE	 191
 BIBLIOGRAPHIE	 195
 ANNEXES	



Etude du peuplement des cailloutis à épibiose sessile et de la population d'*Ophiothrix fragilis* (Abildgaard) du détroit du Pas-de-Calais (France).

RESUME - Ce travail concerne le peuplement des cailloutis à épibiose sessile des zones de fort hydrodynamisme du détroit du Pas-de-Calais.

Les faciès se différencient du Sud-Ouest vers le Nord-Est, dans le sens d'atténuation des courants de marée, et du large vers la côte, en fonction de l'envasement et des caractéristiques hydrologiques. Ils sont nettement caractérisés par leur richesse spécifique et leur diversité. Une analyse factorielle des correspondances réalisée sur chaque faciès met en évidence le rôle prépondérant du gradient hydrodynamique, à l'exception du faciès situé devant le Cap Gris-Nez, très homogène. Ces faciès sont également caractérisés par leur structure trophique : l'importance des suspensivores montre l'enrichissement du peuplement aux dépens de la masse d'eau. La pauvreté en matière organique des eaux du large semble un facteur limitant le développement des suspensivores. Les dépositivores prennent une place importante au Nord-Est de la zone et vers la côte, en relation avec l'affinement du sédiment. La répartition de quelques espèces et les phénomènes de transition entre fonds sableux et caillouteux sont discutés.

Les périodes de fixation et le processus de mise en place de l'épifaune sessile, part importante de la macrofaune benthique, sont abordés par l'étude de la colonisation de plaques expérimentales. Les espèces principales du peuplement naturel apparaissent tardivement, généralement après 12 à 15 mois d'immersion des plaques.

Enfin, la population d'*Ophiothrix fragilis* (1500 à 2000 ind/m²) a été étudiée. L'impact d'une telle densité d'Ophiures sur la macrofaune benthique semble faible. L'étude démographique montre quatre recrutements annuels, trois secondaires en février, avril et juin, et un principal en septembre-octobre, ce dernier étant le seul cité dans la littérature. La biomasse moyenne ($\bar{B} = 210$ g/m²) et la production ($P = 269$ g/m²/an), montrent que le peuplement des cailloutis est le plus riche de la région.

Mots-clés : Pas-de-Calais, analyses factorielles, biofaciès, structure trophique, épifaune sessile, colonisation, *Ophiothrix fragilis*, production

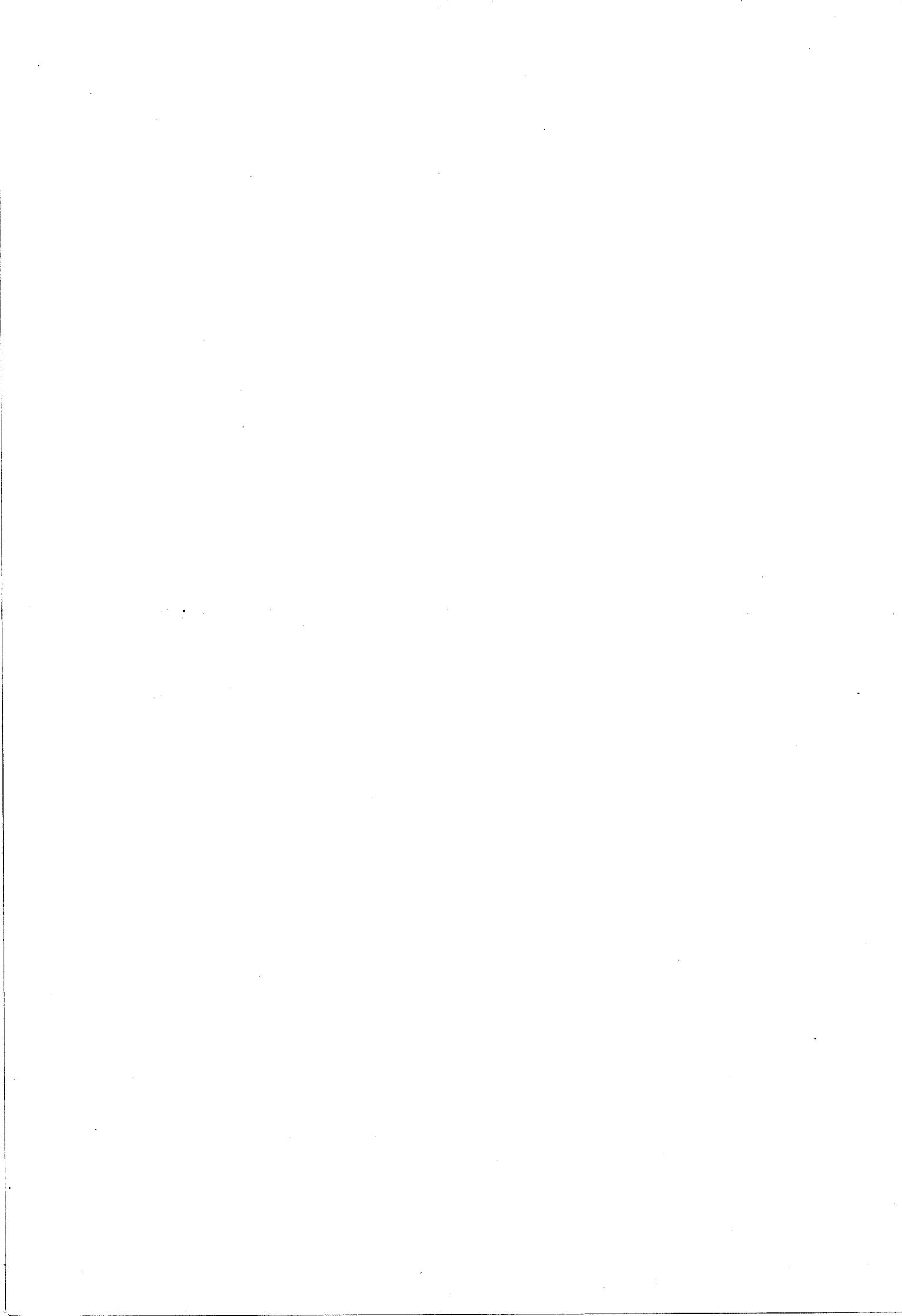
Study of the "pebbles with sessile epifauna" community and the *Ophiothrix fragilis* population in the Dover Strait (France)

ABSTRACT - This study has been performed on the "pebbles with sessile epifauna" community located in the Dover Strait, area highly controlled by tidal currents. Biofacies are determined by these currents, from SW to NE, and by silting and hydrologic conditions, from offshore to coastal waters. Correspondence factor analyses show the importance of the hydrodynamic gradient in each facies. Suspension-feeders are numerous in the coastal part of the community because of the organic matter richness of water, which appears to be a limiting factor. Deposit-feeders are more numerous in the NE of the community, where the sediment is dominated by sands. Species distribution and transition between sandy and hard bottoms are discussed.

Experimental colonization by sessile epifauna shows that main species appear 12 to 15 months after the beginning of the experience.

Dense *Ophiothrix fragilis* beds (1500 to 2000 ind.m⁻²) have been studied. The effect of these ophiurids beds on benthic macrofauna seems to be low. The study of the demographic structure shows four benthic recruitments : secondary ones in february, april and june, and a main one in september-october, the only one cited in the litterature. Mean biomass (210 g.m⁻²) and production (269 g.m⁻².year⁻¹) show that this community is the richest of the area.

Keys-words : Dover Strait, factor analyses, biofacies, trophic structure, sessile epifauna, colonization, *Ophiothrix fragilis*, production



LISTE DES FIGURES

- Figure 1 : Carte de situation.
- Figure 2 : Courants de marée de surface mesurés au point 5 du quadrillage côtier.
- Figure 3 : Mesures de la vitesse du courant à la station 5 du quadrillage côtier.
- Figure 4 : Stations de prélèvement du quadrillage côtier.
- Figure 5 : Prélèvements du large.
- Figure 6 : Méthode de mesure du diamètre du disque d'*Ophiothrix fragilis* (d'après GUILLE, 1964).
- Figure 7 : Dendrogramme des affinités spécifiques entre prélèvements du large (indice d'OCHIAI).
- Figure 8 : Evolution du sédiment du Sud-Ouest vers le Nord-Est (Prélèvements du large).
- Figure 9 : AFC réalisée sur les abondances spécifiques des stations du faciès de fort hydrodynamisme.
- Figure 10 : AFC effectuée sur les abondances spécifiques des stations du faciès de fort hydrodynamisme (station 6' en supplémentaire).
- Figure 11 : Spectre des espèces structurantes du faciès de fort hydrodynamisme le long du gradient d'atténuation du courant SW → NE (abscisse), représentées par leur dominance moyenne (D.M.) dans le faciès (ordonnée).
- Figure 12 : Diagrammes Rang-Fréquence réalisés sur les dominances moyennes des faciès du large (peuplement des cailloutis).
- Figure 13 : AFC réalisée sur les abondances spécifiques des stations du faciès d'atténuation du courant.
- Figure 14 : Spectre des 20 espèces structurantes du faciès d'atténuation du courant le long du gradient d'atténuation du courant SW → NE (abscisse), représentées par leur dominance moyenne (D.M.) en ordonnée.
- Figure 15 : Dendrogramme des affinités spécifiques entre stations du quadrillage côtier (indice d'OCHIAI).
- Figure 16 : Analyse granulométrique : histogrammes de fréquences pondérales.
- Figure 17 : Les peuplements benthiques du quadrillage côtier.
- Figure 18 : Diagrammes Rang-Fréquence réalisés d'après les dominances moyennes spécifiques des 2 faciès.
- Figure 19 : AFC effectuée sur les abondances spécifiques des stations du faciès côtier de fort hydrodynamisme.
- Figure 20 : AFC réalisée sur les abondances spécifiques des stations du faciès côtier de fort hydrodynamisme (stations 3', 5' et 17' en supplémentaire).
- Figure 21 : AFC effectuée sur les abondances spécifiques des stations du faciès côtier d'envasement.
- Figure 22 : Spectre des 20 espèces dominantes du faciès côtier d'envasement le long du gradient d'envasement.
- Figure 23 : Evolution des dominances trophiques (calculées sur le nombre d'individus récoltés) dans le ruban sableux.
- Figure 24
à
- Figure 28 : Répartition de quelques espèces dans le quadrillage côtier.
- Figure 29 : Variations du rapport Epifaune/Endofaune (nombre d'espèces) sur le quadrillage côtier
- Figure 30 : Dendrogramme des affinités spécifiques des prélèvements au quadrat de 0,25 m² (Epifaune sessile).

- Figure 31 : Importance spécifique des groupes trophiques dans les 3 faciès du large (calculée sur les 30 espèces dominantes).
- Figure 32 : Dominance moyenne (DM) des groupes trophiques dans les 3 faciès du large (calculée sur les 30 espèces dominantes).
- Figure 33 : Importance spécifique des Annélides Polychètes de chaque groupe trophique dans les 3 faciès du large (calculée sur les 20 espèces dominantes d'Annélides, *Pomatoceros triqueter* non comprise).
- Figure 34 : Dominance moyenne (DM) des Annélides Polychètes de chaque groupe trophique dans les 3 faciès du large (calculée sur les 20 espèces dominantes d'Annélides, *Pomatoceros triqueter* non comprise).
- Figure 35 : Importance spécifique des groupes trophiques dans les 3 faciès côtiers (calculée sur les 30 espèces dominantes).
- Figure 36 : Dominance moyenne des groupes trophiques dans les 3 faciès côtiers (calculée sur les 30 espèces dominantes).
- Figure 37 : Importance spécifique des Annélides Polychètes de chaque groupe trophique dans les 3 faciès côtiers (calculée sur les 20 espèces d'Annélides dominantes, *Pomatoceros triqueter* non comprise).
- Figure 38 : Dominance moyenne des Annélides Polychètes de chaque groupe trophique dans les 3 faciès côtiers (calculée sur les 20 espèces d'Annélides dominantes, *Pomatoceros triqueter* non comprise).
- Figure 39 : Variations de la dominance moyenne des groupes trophiques sur le quadrillage côtier du peuplement des cailloutis (calculées sur les 20 premières espèces de chaque station).
- Figure 40 : Evolution des allures des DRF le long du gradient d'envasement.
- Figure 41 : Nombre d'espèces fixées sur les plaques immergées pendant de courtes périodes.
- Figure 42 : Durée d'immersion des plaques initiales.
- Figure 43 : Evolution du nombre des espèces fixées par plaque en fonction du temps d'immersion.
- Figure 44 : Evolution du nombre d'espèces solitaires et coloniales fixées sur les plaques expérimentales.
- Figure 45 : Importance relative des différents groupes zoologiques récoltés (nombre d'espèces) sur les plaques (épifaune sessile et vagile).
- Figure 46 : Importance relative des différents groupes zoologiques (nombre d'espèces) ayant colonisé les plaques immergées le 2 mai 1986.
- Figure 47 : Dendrogramme des affinités spécifiques entre plaques immergées le 2 mai 1986, réalisé sur l'épifaune sessile (indice d'OCHIAI).
- Figure 48 : AFC réalisée sur l'épifaune sessile récoltée sur les plaques immergées le 2 mai 1986.
- Figure 49 : Analyse des correspondances multiples réalisée sur l'épifaune sessile récoltée sur les plaques immergées le 2 mai 1986.
- Figure 50 : Evolution des densités d'*Onchidoris bilamellata* et de *Balanus crenatus* sur les plaques expérimentales.
- Figure 51 : Evolution de la densité de *Pomatoceros triqueter*.
- Figure 52 : Evolution de la densité de *Lanice conchilega*.
- Figure 53 : Evolution de la densité de *Modiolus* sp.
- Figure 54 : Evolution de la densité de *Sphenia binghami*.
- Figure 55 : Evolution de la densité de *Verruca stroemia*.

- Figure 56 : Répartition d'*Ophiothrix fragilis* du cap d'Antifer au cap Blanc-Nez (Données GRECO-MANCHE, L. CABIOCH et R. GLACON, inédit).
- Figure 57 : Histogrammes des fréquences de taille (classes de 1 mm) du diamètre des disques de la population d'*Ophiothrix fragilis* au large du cap Gris-Nez.
- Figure 58 : Croissance du diamètre des disques des différentes cohortes d'*Ophiothrix fragilis* au large du cap Gris-Nez.
- Figure 59 : Estimation des variations de densité d'*Ophiothrix fragilis* au large du cap Gris-Nez.
- Figure 60 : Relation Diamètre du disque (mm) - Poids sec sans cendre (mg).
- Figure 61 : Estimation de la variation de la biomasse d'*Ophiothrix fragilis* au cours de l'année 1987, en relation avec les phases majeures de la reproduction.

LISTE DES TABLEAUX

- Tableau I : Corrélations au carré et contributions des espèces représentées sur la figure 9.
- Tableau II : Corrélations au carré et contributions des espèces représentées sur les 2 premiers axes de l'AFC du faciès de fort hydrodynamisme, effectuée en mettant la station 6' en supplémentaire (Fig. 10).
- Tableau III : Corrélations au carré et contributions des espèces représentées à la figure 13.
- Tableau IV : Classification bionomique du faciès côtier de fort hydrodynamisme des cailloutis
- Tableau V : Corrélations au carré et contributions des espèces représentées sur la figure 19.
- Tableau VI : Corrélations au carré et contributions des espèces représentées sur la figure 20.
- Tableau VII : Classification bionomique du faciès côtier d'appauvrissement des cailloutis.
- Tableau VIII : Classification bionomique du faciès côtier d'envasement des cailloutis
- Tableau IX : Corrélations au carré et contributions des espèces représentées sur la figure 21.

INTRODUCTION

INTRODUCTION

Depuis maintenant quelques années, l'exploration de la partie européenne du plateau continental en Atlantique du Nord a permis de dresser une description des principales communautés benthiques rencontrées dans les sédiments meubles (GLEMAREC, 1973).

L'étude des fonds de la Manche (HOLME, 1966 ; CABIOCH, 1968) entre dans cette perspective. Cette mer de dimensions relativement modestes est fortement structurée sur le plan thermique d'Ouest en Est, ce qui conditionne la répartition de nombreux organismes et s'ajoute au fort hydrodynamisme observé.

Dans le cadre du R.C.P. Benthos de la Manche, puis du GRECO-Manche, la Station Biologique de Roscoff, le Laboratoire Maritime de Dinard et la Station Marine de Wimereux ont entrepris l'étude de la répartition des peuplements et des espèces dans l'ensemble de la Manche, par des études régionales (CABIOCH, 1968 ; GENTIL, 1976 ; RETIERE, 1979), mais également par des études à plus grande échelle (CABIOCH et GLACON, 1975 et 1977 ; CABIOCH et coll., 1977). Plus de 4000 prélèvements ont été réalisés dans le cadre de ces études. Le manque de moyens informatiques adaptés n'a pas permis immédiatement le traitement global de ces données. Les interprétations ont été déduites, d'une part de traitements partiels, d'autre part de la connaissance précise et complète et de l'esprit de synthèse des benthologues impliqués dans ces études. Le traitement de ces données est en cours.

Par la suite, que ce soit en Manche ou dans la partie française de la Mer du Nord, l'essentiel des recherches sur les aspects quantitatifs et dynamiques des communautés benthiques s'est porté en premier lieu sur les peuplements des sédiments fins (DEWARUMEZ, 1979 ; DAUVIN, 1984 ; HILY, 1984) parce que ceux-ci sont souvent situés en zone côtière et donc plus souvent soumis à l'action de l'homme, mais également parce qu'une étude quantitative est possible dans ce type de sédiment.

En effet, une étude quantitative s'avère indispensable pour mieux comprendre le fonctionnement d'une communauté benthique, évaluer la production des principales espèces ainsi que leurs variations temporelles. La variabilité doit également être évaluée afin de dégager les tendances réelles des populations et des peuplements.

Le peuplement des cailloutis est, quant à lui, souvent situé plus au

large et son étude quantitative pose de nombreux problèmes. Toutefois, il représente une partie importante, tant par sa superficie que par sa richesse, des fonds de la Manche fortement marqués par un hydrodynamisme intense.

A l'échelle du plateau continental européen de l'Atlantique Nord, les fonds grossiers sont relativement peu étendus et principalement représentés par des sédiments plus graveleux que caillouteux (GLEMAREC, 1973) ; ces fonds sont en outre généralement légèrement envasés : gravelle à *Dosinia exoleta*, gravelle à *Astarte sulcata-Venus casina*. Toutefois, les sédiments grossiers propres sont bien représentés localement, en Mer celtique, Mer d'Irlande et bien sûr en Manche, et abritent un peuplement endogé à *Venus fasciata* : il s'agit de la "*Spatangus purpureus-Venus fasciata* community" de FORD (1923 in CABIOCH, 1968), équivalent de la "Boreal offshore gravel association" décrite en Manche par HOLME (1966). Lorsque l'hydrodynamisme devient intense, l'endobiose à *Venus fasciata* se raréfie, le sédiment est alors surtout constitué, non plus par des graviers, mais par des cailloutis favorables à l'établissement de riches épibioses (CABIOCH, 1968) : le peuplement des cailloutis, caractéristique des fonds de la Manche soumis à un hydrodynamisme important

A ce titre, le détroit du Pas-de-Calais offre un intérêt évident puisqu'il présente à une échelle spatiale modeste un gradient hydrodynamique marqué, dû au resserrement important des côtes françaises et anglaises, au niveau du Cap Gris-Nez.

Bien que des descriptions globales du peuplement des cailloutis du détroit existent (CABIOCH et GLACON, 1975 ; GLACON, 1977 ; SOUPLET et coll., 1980), il nous a paru opportun de réaliser une étude détaillée du peuplement au large des caps Gris-Nez et Blanc-Nez, en essayant de résoudre en partie les problèmes que pose une étude quantitative sur ces fonds.

Nous nous sommes interrogés sur les liens existant entre les différents aspects du peuplement (faciès) à l'échelle d'observation choisie et les principaux facteurs du milieu, considérés comme responsables de l'établissement et de la permanence des communautés benthiques (Hydrodynamisme, nature du sédiment), mais également certaines particularités locales (hydrologiques et bathymétriques, par exemple), mises en évidence par différents auteurs (BRYLINSKI et coll., 1984 :

QUISTHOUDT et coll., 1987) et qui justifiaient de considérer le peuplement selon un gradient côte-large.

L'essentiel des prélèvements a été réalisé à l'aide d'un engin qualitatif (drague Rallier du Baty), mais un traitement des données en deux temps, d'abord qualitatif puis quantitatif, nous a permis de considérer les variations d'abondance des principales espèces. Des prélèvements quantitatifs réalisés en plongée autonome ont complété l'étude.

Les variations spatiales de la structure trophique de la macrofaune benthique au sein du peuplement ont été considérées, et l'épifaune sessile qui représente une part importante de la macrofaune a été étudiée du point de vue de sa répartition et de sa mise en place. Les transitions entre le peuplement des cailloutis et les peuplements adjacents ont également été décrites.

Les échelles d'observation choisies dépendent des connaissances déjà acquises, mais également des contraintes de temps et de volume de travail inhérentes à ce genre d'étude. Les opérations de prélèvement et de dépouillement ont été planifiées de façon à permettre la réalisation sur les données des traitements adaptés aux questions posées (FRONTIER, 1983).

Un autre point remarquable du détroit est la très forte densité de l'ophiure *Ophiothrix fragilis*, déjà constatée par CABIOCH et GLACON (1975), qui n'avait jamais été quantifiée. Cette concentration inhabituelle mérite une attention particulière : sa localisation est évidemment liée à l'hydrodynamisme mais ses limites au large et à la côte semblent assez précises et stables. Il convenait d'étudier l'écologie de la population, afin de compléter les informations existantes, mais également de nous intéresser au cycle de vie de l'espèce, pour laquelle les données sont fragmentaires et peu précises. Enfin, l'estimation de la richesse de cette population en termes de biomasse et de production nous a permis de montrer l'extrême richesse de ce peuplement.

CHAPITRE I

PRESENTATION DE LA ZONE D'ETUDE

CHAPITRE I
PRESENTATION DE LA ZONE D'ETUDE

I.1. GEOGRAPHIE

L'ensemble des travaux et observations présentés dans cette thèse a été effectué dans la zone du détroit du Pas-de-Calais (Fig. 1).

Ce détroit forme un étranglement entre la Manche orientale et la Mer du Nord, qui provoque une amplification de la vitesse du courant au large du cap Gris-Nez, et un gradient d'affaiblissement du courant de marée en Mer du Nord, zone beaucoup plus ouverte.

Les activités portuaires sont développées dans la région à Boulogne sur Mer, au Sud du cap Gris-Nez, à Calais et Dunkerque, en Mer du Nord.

Plusieurs petits fleuves côtiers débouchent sur ce littoral, avec une incidence plus ou moins marquée en terme de dessalure, turbidité, enrichissement en matière organique et pollutions diverses.

La région est soumise à un climat océanique tempéré. Malgré cette tendance générale, les hivers 1984-85, 1985-86 et 1986-87 ont été très rigoureux et les minimums thermiques de l'air et de l'eau ont été inférieurs à la moyenne.

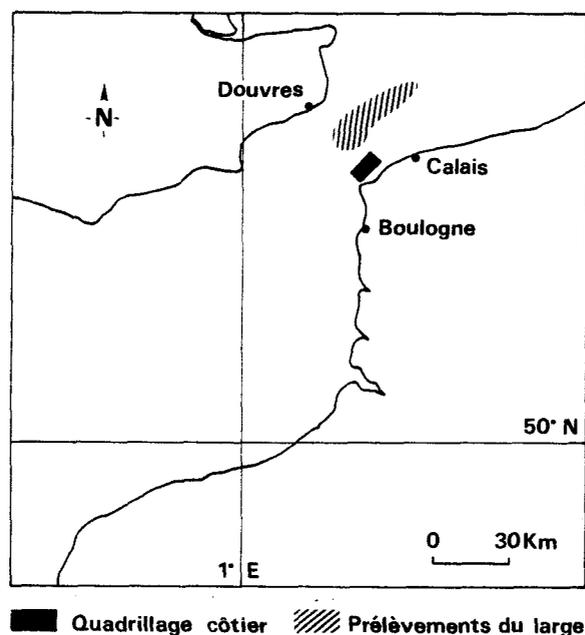


Fig. 1 : Carte de situation

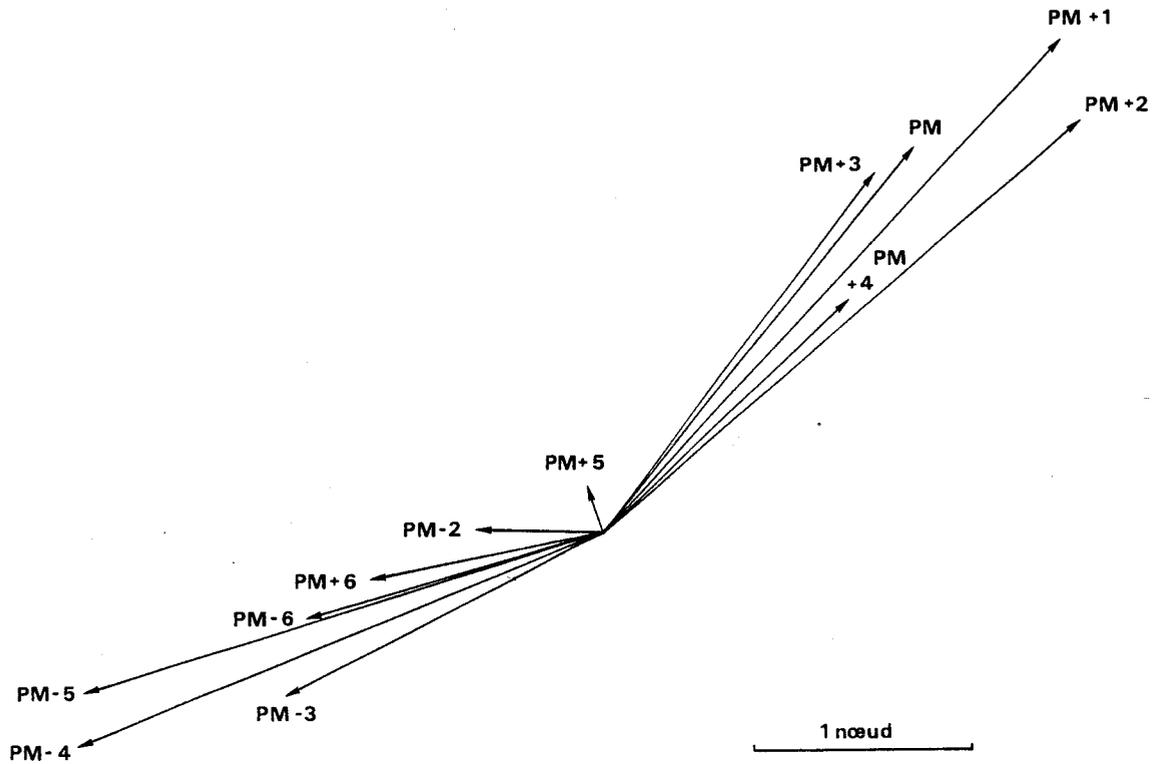


Fig. 2 : Courants de marée de surface mesurés au point 5 du quadrillage côtier
(Courantomètre Braystoke), réf. PM de Boulogne/mer, coef. 91

1.2. LA MAREE ET LES COURANTS DE MAREE

La Manche et la Mer du Nord sont de dimension modeste et ne subissent pas directement une influence importante de l'attraction luni-solaire.

La marée observée dans la région résulte d'ondes dérivées originaires de l'Atlantique et d'une augmentation de l'amplitude due à un phénomène d'interférences (CODDE et DEKEYSER, 1967).

La région est donc soumise à un régime marégraphique mégatidal. La marée est de type semi-diurne, il y a donc deux périodes de flot et deux périodes de jusant par 24 heures. La marée montante est plus courte d'environ deux heures que la marée descendante.

Les marnages sont importants :

		Vive-eau moyenne (coef. 95)	Morte-eau moyenne (coef. 45)
Calais	PM	7,05 m	5,9 m
	BM	0,85 m	2,1 m

Les données hydrographiques utilisées proviennent de l'Annuaire des marées 1985, 1986 et 1987 (Service hydrographique et océanographique de la Marine).

Les courants de marée sont alternatifs et parallèles à la côte. Ils sont provoqués par les ondes de marée venant d'Atlantique (ANONYME, 1968).

Au Nord du cap Gris-Nez, ces courants sont orientés du Sud-Ouest vers le Nord-Est, en période de flot et inversement en période de jusant. Ils sont décalés par rapport aux marées montantes et descendantes. Au niveau de la bouée Abbeville (Fig. 4), l'étales de flot se produit environ 3 h 30 après la pleine mer de Boulogne sur mer, et l'étales de jusant environ 2 h 15 avant.

Les renverses de courant près de la côte ont lieu plus tôt que celles du large. Les étales de marée sont courts, de 10 à 20 minutes selon le coefficient de marée.

La durée du courant de flot est moins longue que celle du courant de jusant, mais son intensité plus grande provoque un courant résiduel portant au Nord-Est d'environ 2,7 milles par jour, en moyenne (ANONYME, 1968 ; PINGREE et MADDOCK, 1977).

La figure 2 montre l'intensité et la direction des courants de

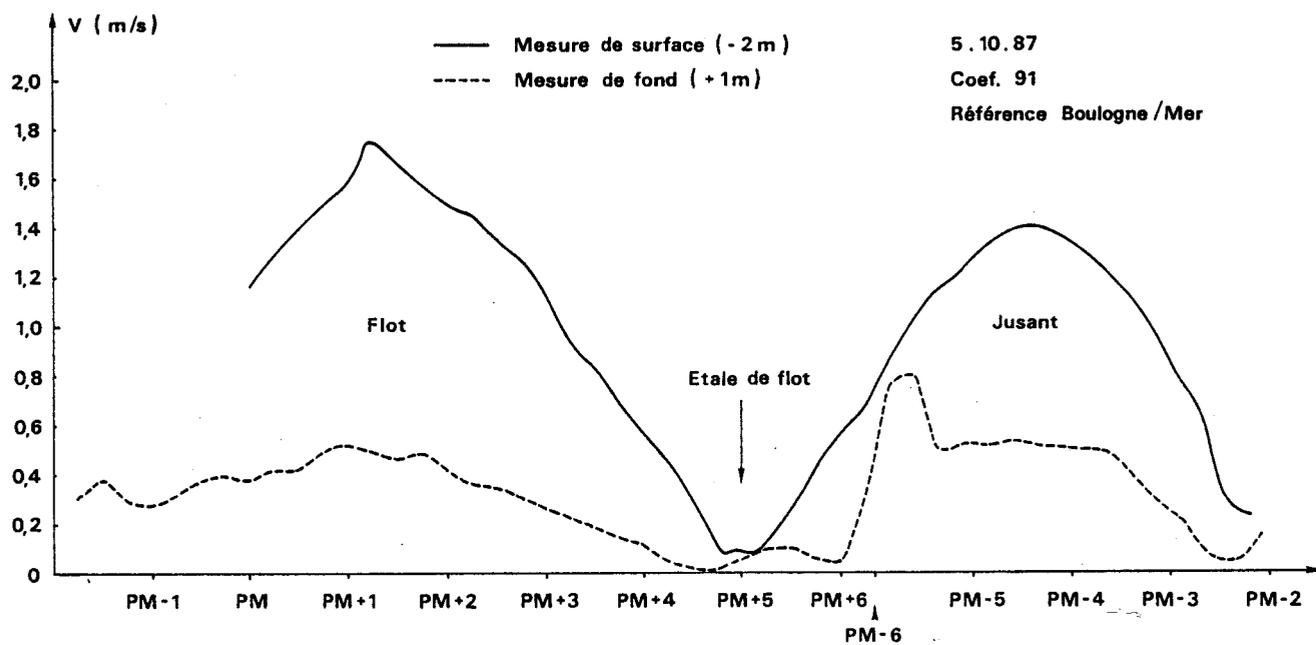


Fig. 3 : Mesures de la vitesse du courant à la station 5
du quadrillage côtier

surface au point 5 du quadrillage côtier (Fig. 4). Une mesure simultanée a été effectuée à environ un mètre de fond. Les variations de vitesse sont illustrées à la figure 3. Le courant de flot semble environ trois fois plus important en surface. L'étale est légèrement décalé au fond. L'enregistrement de fond en période de jusant est étonnant, mais il semble montrer une reprise du courant retardée par rapport à la surface, et de forte intensité.

L'étale de flot se produit ici environ 5 heures après la pleine mer, soit plus d'une heure après l'étale au niveau de la bouée Abbeville, située plus près de la côte.

I.3. CARACTERISTIQUES BATHYMETRIQUES ET COUVERTURE SEDIMENTAIRE

Les fonds prospectés varient de deux mètres, sur le Banc à la Ligne, à cinquante deux mètres au large.

Les fonds caillouteux du large sont relativement plats. A proximité du cap Gris-Nez, les fonds sont plus tourmentés et formés de grands ridens rocheux, sur lesquels les cailloutis sont de grande taille.

La profondeur reste de toute façon modeste dans le détroit, où elle excède rarement cinquante mètres.

Au Nord-Est des cailloutis, de grands bancs sableux orientés dans le sens des courants s'élargissent et forment un vaste complexe sableux au-delà des côtes françaises.

Les cailloutis occupent donc l'essentiel de la zone étudiée. Les prélèvements, observations en scaphandre autonome et vidéo montrent la forte dominance de galets de silex et la présence locale de blocs. A ces galets de silex s'ajoutent des fragments de roches d'origine locale (calcaires et grès) ainsi que quelques rares roches granitiques (CLABAUT, 1988).

I.4. CARACTERISTIQUES HYDROLOGIQUES AU LARGE DU CAP GRIS-NEZ

QUISTHOUDT (1987) a réalisé un suivi des caractéristiques hydrologiques au large du Cap Gris-Nez, à la station 10 de notre quadrillage côtier (Fig. 4), de février 1985 à mars 1986. Les données suivantes sont tirées de ses travaux.

La colonne d'eau est homogène pratiquement toute l'année, il n'existe pas de thermocline.

La température au fond est maximale en septembre 1985 (16,63°C) et

minimale en mars 1986 (2,45°C). Les données moyennes de température au fond (ANONYME, 1981) montrent une valeur comparable en été (16 à 17°C) mais une valeur hivernale beaucoup plus élevée en février (6 à 7°C).

La salinité demeure toujours supérieure ou égale à 34,1‰, les fluctuations restent faibles ($\Delta S‰ = 0,38$).

D'une façon générale, la charge de matières en suspension diminue de la côte vers le large (QUISTHOUDT et coll., 1987). Ces auteurs ont mis en évidence une discontinuité hydrologique dans le détroit du Pas-de-Calais. Les deux séries de stations les plus au large du quadrillage côtier (Fig. 4) sont situées au niveau de cette discontinuité, alors que les stations du large (Fig. 5) sont baignées par des eaux aux caractéristiques hydrologiques et planctoniques différentes. Les eaux côtières sont riches en chlorophylle, mais la productivité reste inférieure à celle du large, où les conditions semblent plus favorables (QUISTHOUDT, 1987).

CHAPITRE II

MATERIELS ET METHODES

CHAPITRE II

MATERIELS ET METHODES

II.1. STRATEGIE D'ECHANTILLONNAGE

II.1.1. Choix et contraintes présidant à la planification de l'échantillonnage

Afin de répondre aux questions définies dans l'introduction, il est nécessaire, d'une part de contrôler le plus précisément possible le prélèvement réalisé sur le macrobenthos, compartiment de l'écosystème particulièrement étudié, et d'autre part de définir clairement les conditions spatio-temporelles les mieux adaptées à la problématique. Des choix effectués découleront les traitements de données qui doivent être prévus à l'avance.

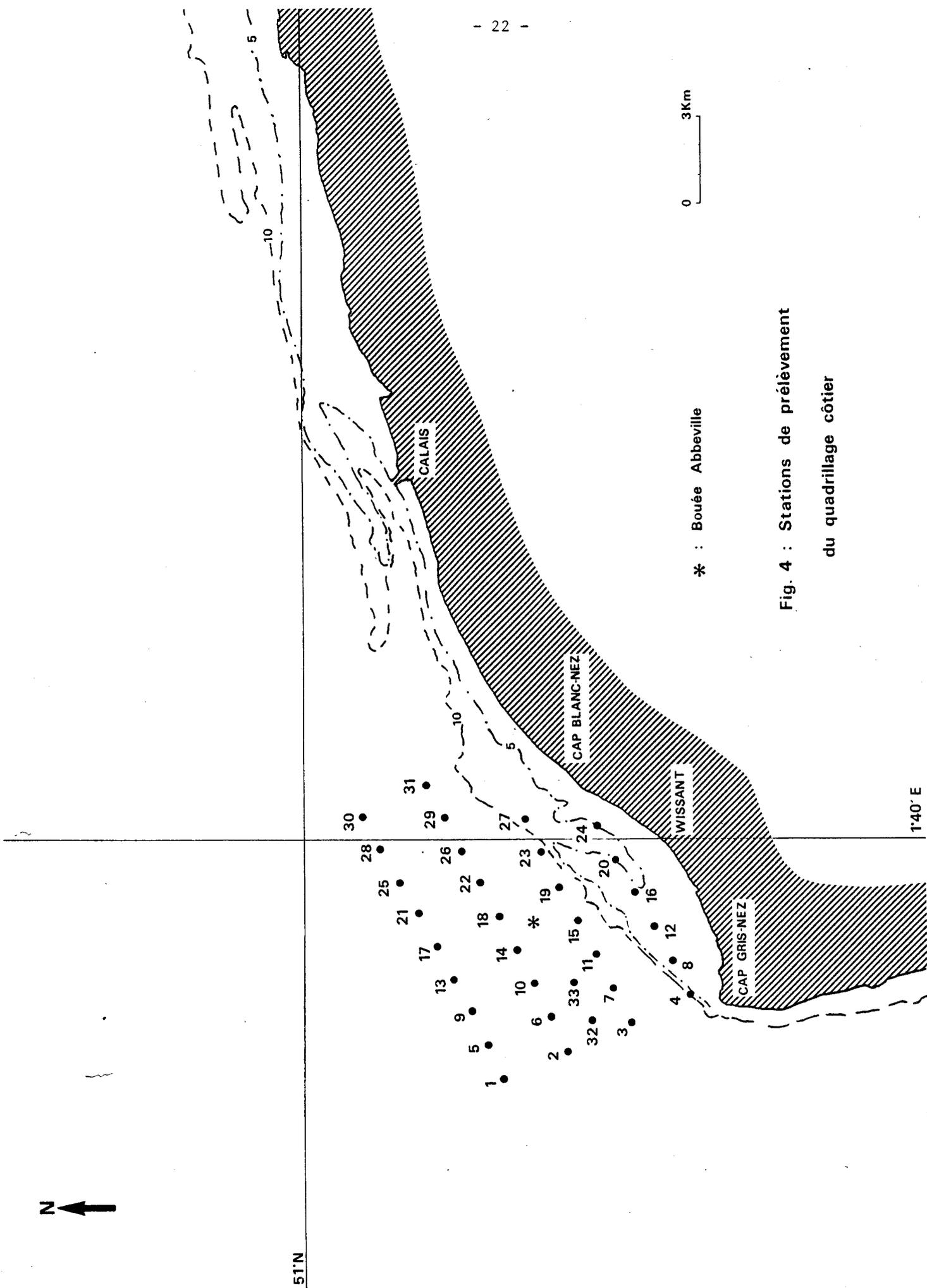
II.1.2. Choix de l'engin de prélèvement

Le prélèvement le plus satisfaisant est quantitatif, la quantité de sédiment prélevé étant précise et identique à chaque prélèvement.

Même lorsque qu'un engin de prélèvement quantitatif peut être utilisé, ces conditions ne sont pas complètement vérifiées : l'appareil (benne, carottier ou suceuse utilisée en plongée sur un quadrat) ne permet pas d'obtenir des répliquats parfaits, et selon la méthode choisie, il existe toujours des organismes mal échantillonnés (espèces de grande taille, ou très dispersées, ou très mobiles, ou enfouies trop profondément, etc...)

Or, le milieu que nous désirons échantillonner est constitué d'un sédiment grossier, caillouteux, qui empêche le bon fonctionnement d'une benne, d'un carottier ou l'utilisation efficace et rapide d'une suceuse.

Nous avons donc choisi la drague Rallier du Baty, déjà utilisée sur ce type de fond, tant en Manche occidentale (CABIOCH, 1968) qu'orientale (CABIOCH et GLACON, 1975 ; GLACON, 1977). Les prélèvements ainsi obtenus sont évidemment qualitatifs, la drague étant trainée sur le fond sur une surface difficilement déterminable. Cependant, les fonds prospectés étant en majorité assez plats et le sédiment du même type sur l'ensemble des zones prospectées, nous avons considéré qu'il était cohérent de comparer les dominances relatives des espèces et même les variations importantes d'abondance pour les principales espèces (par exemple *Ophiotrix fragilis*). Nous avons donc supposé que le remplissage de la drague



* : Bouée Abbeville

Fig. 4 : Stations de prélèvement
du quadrillage côtier

s'effectuait toujours de la même façon sur un même type de fond, et nous avons essayé de contrôler le mieux possible le déroulement des prélèvements. Arrivé à la station choisie, la drague est filée jusqu'au fond, la même proportion de câble est déroulée (3 fois la profondeur lue au sondeur) et le N/O SEPIA II se met à décrire un cercle à vitesse lente et régulière, pendant un temps suffisant pour remplir complètement la drague (un trait dure entre 5 et 10 minutes).

Une fois la drague virée à bord, nous vérifions que le volume minimum de 30 litres choisi en Manche (CABIOCH, 1968) est atteint. Dans le cas contraire, un deuxième trait est effectué afin de parvenir au volume de 30 litres, ce qui ne s'est produit qu'à 2 ou 3 reprises pendant la durée de l'étude.

II.1.3. Répartition spatio-temporelle des stations de prélèvement

II.1.3.1. Quadrillage côtier

Afin d'appréhender le rôle des courants de marée dans la répartition des espèces et de définir les faciès côtiers du peuplement des cailloutis, un quadrillage (Fig. 4) de 31 stations a été défini au large de la baie de Wissant, du cap Gris-Nez à l'ouest (zone de plus fort courant) jusqu'au cap Blanc-Nez vers l'est (où le courant est déjà fortement atténué).

A la côte, le quadrillage englobe le banc à la Ligne, et une partie de la baie de Wissant ; l'intérêt d'étendre les prélèvements au-delà des nappes de cailloutis est d'essayer d'appréhender la transition existant avec les fonds sableux côtiers.

Au large, le quadrillage s'étend au-delà de la ligne de sonde des 30 m, jusqu'à des fonds de l'ordre de 40 m, qui sont les plus importants rencontrés dans le Pas-de-Calais, à l'exception de quelques dépressions situées au-dessous de 50 m et échantillonnées par ailleurs (paragraphe suivant).

Les stations, repérées grâce au système DECCA, sont distantes d'environ 3/4 de mille les unes des autres. Les prélèvements ont été réalisés en 2 jours, les 5 et 21 février 1985.

2 stations (32 et 33) ont été ajoutées lors de prélèvements ultérieurs (paragraphe II.2.1.). Elles n'ont pas été utilisées dans l'analyse initiale du peuplement, mais ont permis d'évaluer la variabilité intra-stations de l'épifaune sessile.

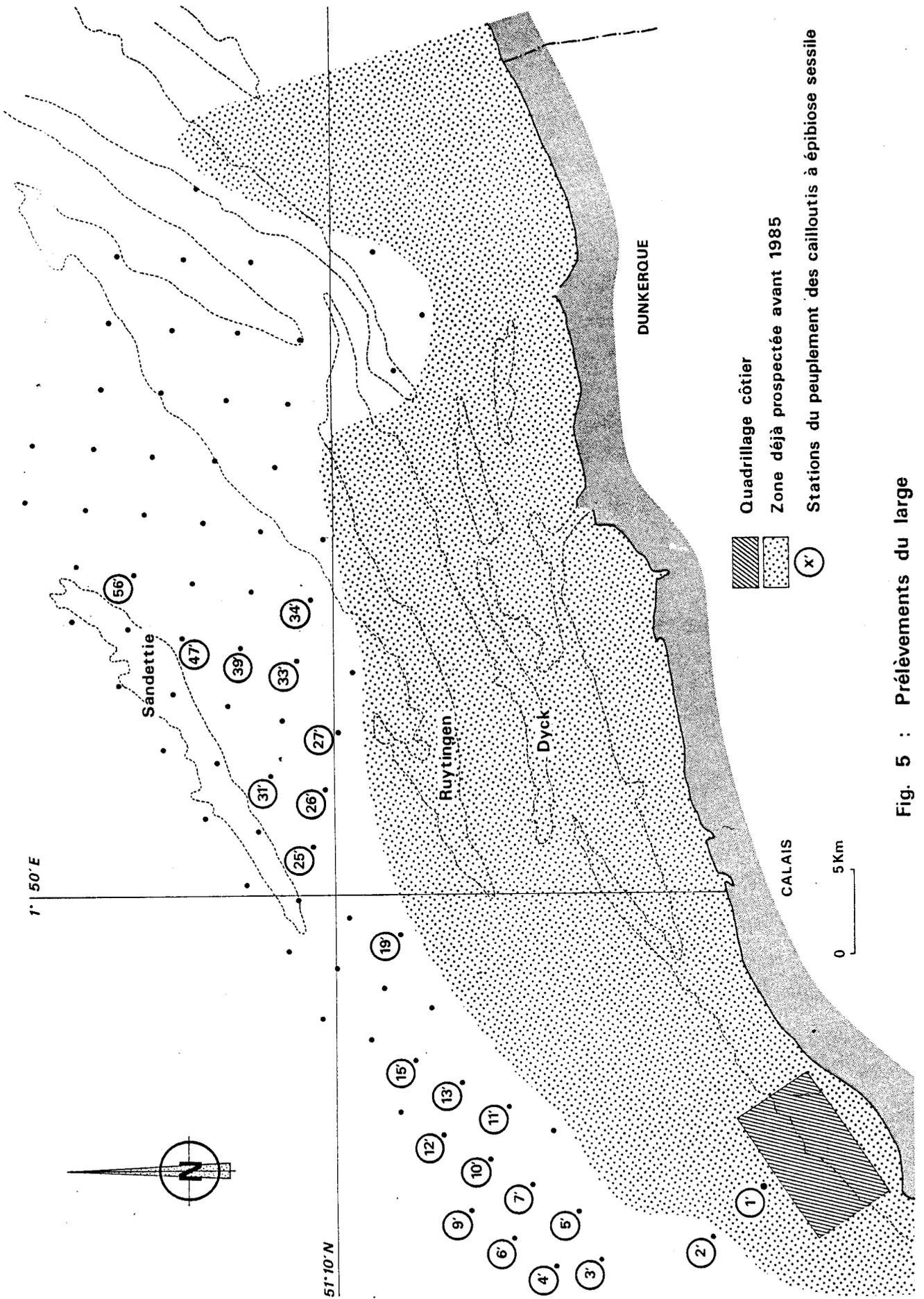


Fig. 5 : Prélèvements du large

II.1.3.2. Quadrillage du large

Il a été réalisé à l'automne 1985 : 79 stations (Fig. 5) ont été échantillonnées dans tous les peuplements de la région afin de compléter les connaissances déjà acquises depuis plusieurs années (PRYGIEL et coll., 1988).

Parmi ces 79 prélèvements, 23 appartenant au peuplement des cailloutis ont été retenus pour la présente étude.

La maille choisie est environ le double de celle du quadrillage côtier et cela pour deux raisons : elle résulte d'une part d'un compromis entre l'effort d'échantillonnage nécessaire pour appréhender correctement les peuplements et leurs limites, et l'obligation de limiter le travail de tri et de détermination ; d'autre part la surface étudiée est beaucoup plus importante que celle du quadrillage côtier, ainsi que les variations de courant entre l'ouest (au large du cap Gris-Nez) et l'est de la zone (à la limite des grandes étendues sableuses de Mer du Nord). Nous avons utilisé le même engin de prélèvement pour ces deux quadrillages afin de pouvoir les comparer. Mais il est également possible d'analyser à une plus grande échelle les variations faunistiques observées en fonction de l'atténuation du courant et des variations granulométriques. Dans ce quadrillage ont été englobées les dépressions de plus de 50 m de profondeur, situées au large du cap Gris-Nez.

II.1.3.3. Suivi temporel de la station 32

La station 32 (Fig. 4) a été choisie parce qu'elle se situe dans la zone soumise à l'effet de cap (projection vers le large des eaux côtières due à une indentation du trait de côte).

L'intérêt d'un tel suivi est de connaître les variations dues à l'hétérogénéité naturelle, celles dues aux recrutements des principales espèces, ainsi que d'étudier l'épifaune sessile fraîchement récoltée et fixée, ce qui n'a pas été possible avec le quadrillage de 31 stations, compte-tenu du temps de dépouillement des données.

II.1.3.4. Suivi de la population d'*Ophiothrix fragilis*

Afin d'étudier la dynamique annuelle de la population d'*Ophiothrix fragilis* du Pas-de-Calais, des prélèvements fréquents (au moins mensuels) effectués à la drague Rallier du Baty, ont été réalisés de février 1987 à avril 1988 à la station 6 du quadrillage côtier (fig. 4), le premier

prélèvement ayant montré une forte densité à cet endroit.

II.2. OPERATIONS REALISEES EN PLONGEE AUTONOME

II.2.1. Prélèvements quantitatifs

Afin de vérifier la validité du quadrillage réalisé à la drague, quant à sa valeur comparative entre stations, plusieurs prélèvements ont été réalisés en juillet 1985, à l'aide d'un quadrat de 0,25 m² aux stations 32 et 33, choisies notamment en raison de leur profondeur moyenne (entre 28 et 33 m) permettant de travailler assez longtemps en plongée. Tous les cailloux contenus dans chaque quadrat ont été récoltés et chaque quadrat a été analysé séparément.

Trois prélèvements ont été effectués pour chaque station, mais un des prélèvements de la station 32 a été perdu lors de la remontée.

D'autre part, des mesures de la densité d'*Ophiothrix fragilis* ont été également effectuées au quadrat de 0,25 m², à la station 6 du quadrillage côtier afin de recalibrer les résultats qualitatifs du suivi effectué à la drague.

A chaque plongée, 5 ou 10 prélèvements ont été réalisés, selon le nombre de plongeurs présents, afin de calculer une densité moyenne et un écart-type. Les Ophiures ont été ramassées à la main, la perte a été évaluée à une dizaine d'individus environ par quadrat.

II.2.2. Observations et photographies

Les plongées ont également permis de mieux comprendre la structure du peuplement, par la simple observation de la répartition des principales espèces.

La dispersion de certaines espèces de l'épifaune sessile a pu être appréciée, notamment celle des éponges, leur rareté dans les dragages pouvant être attribuée également à une mauvaise récolte due à leur grande taille ou à celle des cailloux les portant.

Des photographies de quadrats (voir planches couleur) ont également permis de préciser ces notions.

Enfin, certaines espèces (par exemple des jeunes morues, prédatrices d'*Ophiothrix fragilis*) n'ont été observées qu'en plongée, de même que certains recrutements importants mais très ponctuels, ne donnant pas lieu à l'installation durable de l'espèce (par exemple, *Lanice conchilega*, III.3.3).

II.2.3. Etude de la colonisation de plaques expérimentales

Il nous est apparu intéressant de compléter les connaissances acquises par les prélèvements traditionnels en effectuant une étude de la colonisation par l'épifaune sessile de substrats artificiels immergés. cela devait permettre de préciser les périodes de recrutement des espèces, le processus de structuration de l'épifaune sessile, et de comparer les résultats avec le peuplement naturel étudié : densités de recrutement et densités mesurées en plongée, mise en place des principales espèces observées dans le milieu naturel.

Pour cela, des plaques de béton vibré de 32 cm x 32 cm (soit 0,1024 m², que l'on identifiera à 0,1 m²) ont été utilisées.

Le choix du béton résulte de plusieurs raisons :

- c'est un matériau courant et peu onéreux,
- de nombreuses études ont déjà été réalisées avec succès sur ce type de substrat.

- de nombreux édifices artificiels immergés sont construits dans des matériaux assez proches (quais, digues, piles de pont, etc...) (GUERIN, 1981).

La taille choisie résulte d'un compromis et se situe dans la gamme de la plupart des expérimentations (CASTRIC-FEY, 1984) : une grande surface peut paraître intéressante à étudier, mais les plaques choisies pèsent déjà 9 kg (environ 6,5 kg de poids apparent dans l'eau), ce qui commence à limiter, lors de plongées en scaphandre autonome, la manipulation de plusieurs d'entre elles. Une surface de 0,1 m² permet en outre des mesures faciles de la densité, avec possibilité de sous-échantillonnage (sous-échantillons de 0,01 m²) si la densité d'une espèce s'avère trop importante pour permettre un comptage direct. De plus, la taille des plaques influant fortement sur la fixation des espèces et la structuration des peuplements (GIRIN et FLASSCH, 1972 ; SUTHERLAND, 1974), une surface choisie trop importante aurait été trop différente des surfaces colonisables disponibles dans le milieu naturel (cailloux dont la taille maximale peut atteindre 15 x 10 cm). Enfin, une standardisation a été proposée dans le programme COST 647 (LUNDALV, 1982) qui suggère l'emploi de plaques de 0,1 m² afin de permettre des comparaisons entre diverses régions.

Les plaques ont été immergées ensemble le 2 mai 1986. Elles étaient reliées entre elles mais reposaient librement sur le sédiment. L'emplacement de l'expérience était repéré par rapport au coffre d'une bouée située sur la zone d'étude (Fig. 4).

Les plaques ont été remontées, d'abord deux par deux, puis une à une, afin de suivre la mise en place et la structuration de l'épifaune sessile. Afin de préciser les périodes de fixation des espèces, d'autres plaques ont été immergées pendant de courtes périodes à différentes époques de l'année.

L'expérience s'est poursuivie jusqu'au mois d'octobre 1987.

Les plaques ont été observées en laboratoire dans des récipients d'eau de mer, la faune fixée et vagile étant repérée à l'oeil nu ou à la loupe binoculaire.

Elles ont toujours été examinées entièrement ; seuls des sous-échantillons ont été utilisés pour mesurer la densité des Cirripèdes *Balanus crenatus* et *Verruca stroemia* lorsque celle-ci était très importante. Pour cela, quatre échantillons de 0,01 m² ont été réalisés afin de déterminer une moyenne et un écart-type, ramenés ensuite à une surface de 0,1 m².

II.3. OBSERVATIONS PAR CAMERA VIDEO SOUS-MARINE

Deux missions ont permis d'utiliser la vidéo sous-marine.

La première s'est déroulée en octobre 1986 à bord du PLUTEUS II, en collaboration avec les géologues de l'équipe du Professeur CHAMLEY.

Le matériel utilisé est le système caméra-troïka de la station biologique de Roscoff* (caméra GRUNDIG, sensibilité = 10 lux).

Les enregistrements utilisables ont été réalisés, d'une part, au pied de la bassure de Baas, côté terre, à la hauteur de Wimereux, sur la zone de transition entre les sables du banc et le peuplement des cailloutis à épibiose sessile ; et d'autre part, au large de la baie de Wissant, sur ce même peuplement de cailloutis, à l'aide de la caméra OSPREY (sensibilité = 5.10^{-4} lux) de la Station marine de Wimereux.

* Je tiens à remercier l'équipage du PLUTEUS II ainsi que Monsieur Dominique Guillou, responsable de la mise en oeuvre du matériel vidéo

La deuxième mission a été effectuée en octobre 1987. Elle a consisté en une observation en point fixe à la station 5 du quadrillage, couplée à des mesures de courant de surface et de fond, et destinée à savoir à quelle vitesse de courant *Ophiothrix fragilis* passe de l'attitude de filtreur microphage à la position plaquée sur le sédiment pour résister au courant.

II.4. AUTRES MESURES EFFECTUEES

II.4.1. Analyse granulométrique

La plupart des prélèvements était largement dominée par les cailloutis, ce qui rendait impossible un échantillonnage correct de sédiment en vue d'une analyse granulométrique.

Cependant, lorsque la proportion de sables était plus importante, une telle analyse a été réalisée.

Une méthode classique a été utilisée, comprenant les opérations suivantes :

- Sous-échantillonnage du prélèvement effectué à la drague Rallier du Baty

- Tamisage en phase liquide des pélites, si nécessaire.

- Séchage 24 h à 110°C du sédiment dessalé.

- Tamisage sur une colonne vibrante munie de tamis à mailles carrées de type AFNOR.

- Pesée des refus de tamis à 0,01 g près.

Dans la mesure où nous n'avons pas besoin d'une très grande définition des classes granulométriques dominantes, compte-tenu d'une certaine tolérance de la plupart des espèces macrobenthiques aux faibles variations granulométriques, nous avons adopté les regroupements et la classification suivante, dérivée de la classification de LARSONNEUR (1977).

Grain	> 10 mm	: cailloutis et graviers caillouteux
de 2	à 10 mm	: graviers
de 1	à 2 mm	: sables grossiers
de 0,5	à 1 mm	: sables moyens
de 0,2	à 0,5 mm	: sables fins
de 0,065	à 0,2 mm	: sablons
Grain	< 0,065 mm	: pélites

Le regroupement des cailloutis et des graviers caillouteux se justifie par le fait que l'épifaune sessile apparaît de façon significative sur des cailloux de plus de 1 cm.

Les résultats sont exprimés en pourcentage pondéral pour chaque classe et représentés sous la forme d'histogrammes.

II.4.2. Mesures de courant

Dans le but de préciser les données du S.H.O.M. sur les directions et vitesses de courant sur le site étudié, et de les corrélérer au comportement suspensivore d'*Ophiothrix fragilis*, des mesures de surface et de fond ont été réalisées à la station 5.

Le 1er octobre 1987, un enregistrement a été effectué à environ 1 m du fond pendant 3 heures (de pleine-mer - 2 H 25 à PM + 0 H 40, Réf. Boulogne-sur-mer, coef. 39) avec un courantomètre Braystoke BFM 008 à lecture directe.

Le 10 octobre 1987, un enregistrement de surface (- 1 m) et un autre de fond ont été effectués simultanément pendant un cycle de marée (environ 12 heures), le premier avec le courantomètre Braystoke, le second avec un courantomètre enregistreur ANDERAA RCM4, monté sur potence à 1 m du fond.

II.4.3. Mesure d'*Ophiothrix fragilis*

Nous avons choisi de mesurer le diamètre du disque d'*Ophiothrix fragilis* comme l'avaient fait GUILLE (1964) et ALLAIN (1974) (Fig. 6).

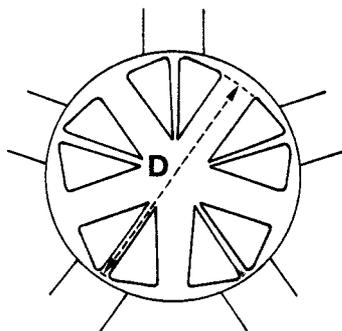


Fig. 6 : Méthode de mesure du diamètre du disque d'*Ophiothrix fragilis* (d'après GUILLE, 1964)

200 mesures ont été réalisées à chaque prélèvement, après avoir comparé lors du premier échantillonnage (13.2.87) l'histogramme obtenu avec 200 mesures à celui obtenu avec 557 mesures. Les tailles moyennes

des cohortes étaient les mêmes à 0,2 mm près, précision largement supérieure à l'écart-type obtenu par la méthode de HARDING (1949).

Les individus ont été mesurés frais, car la fixation dans le formol tend à modifier le gonflement du disque. Toutes les Ophiures adultes mesurées ont été soigneusement observées afin de récolter les jeunes individus vivant sur leur disque ou dans le sillon des bourses. Malgré cette précaution, les très jeunes individus ont sûrement été légèrement sous-échantillonnés.

II.4.4. Décomposition des histogrammes

Les histogrammes ont été décomposés selon la méthode graphique de HARDING (1949). La distribution est représentée sur un papier de probabilité qui linéarise une distribution normale. Si l'histogramme est polymodal, la courbe obtenue ne sera pas une droite mais une succession de segments de droite séparés par des points d'inflexion. Chaque segment de droite correspond à la distribution normale d'une partie de la population étudiée (généralement une cohorte). Chaque cohorte est considérée à part et une droite est tracée d'après celle-ci. La moyenne de la distribution sera lue au niveau où la droite coupe les 50% de l'échelle graphique, la lecture à 15,87% ou à 84,13% donne $m - \sigma$ ou $m + \sigma$.

Nous obtenons ainsi pour chaque cohorte un diamètre moyen du disque et son écart-type.

II.4.5. Mesure de la biomasse d'*Ophiothrix fragilis*

La biomasse a été estimée par la mesure du poids organique sec sans cendre. Cette méthode est recommandée notamment par le Benthos Ecology Working Group de l'ICES (ANONYME, 1986).

Les Ophiures sont séchées pendant 48 h à 60°C, puis pesées à 0,1 mg près. Elles sont ensuite calcinées pendant 6 heures à 520°C, et les cendres sont pesées. Cinq individus de chaque classe de taille sont ainsi pesés, la différence des deux pesées permet de déduire un poids individuel moyen.

II.4.6. Calcul de la production de la population d'*Ophiothrix fragilis*

Nous avons utilisé une méthode d'estimation de la production d'une

population ayant un recrutement pendant la durée de l'étude (CRISP, 1984).

La méthode consiste à calculer pour chaque cohorte la somme des accroissements pondéraux moyens qui résultent de la croissance individuelle. Le calcul s'effectue en utilisant l'effectif moyen :

$$N = \frac{N_t + N_{t + \Delta t}}{2}$$

entre deux prélèvements effectués aux temps t et $t + \Delta t$. La production dépend de la variation du poids individuel moyen $W_{t + \Delta t} - W_t$ et sera $P = N (W_{t + \Delta t} - W_t)$.

Lorsqu'il y a fusion de deux cohortes, nous avons effectué le calcul en comparant l'ensemble constitué par cette fusion au temps $t + \Delta t$ aux deux cohortes encore séparées au temps t .

La production de la population est obtenue par addition des productions de chaque cohorte ; le résultat est ramené à une période de un an et exprimé en grammes par m^2 et par an ($g/m^2/an$).

II.5. TRAITEMENT DES DONNEES

II.5.1. Analyse de la macrofaune benthique

Les prélèvements réalisés à la drague ont été tamisés successivement sur des tamis de maille circulaire de 1 cm et 1 mm de diamètre. Les individus ont été identifiés autant que possible jusqu'à l'espèce.

L'épifaune sessile a été déterminée avec l'ensemble de la macrofaune.

La structure particulière des fonds prospectés (nappes de cailloutis) et la quantité de sédiments ramenés à chaque prélèvement nous ont obligés à standardiser la méthode d'observation afin de permettre la comparaison entre les prélèvements. Ainsi, l'analyse de l'épifaune sessile a été réalisée systématiquement sur tous les cailloux prélevés dont la plus grande dimension était au moins égale à 5 cm.

Dans un premier temps, chaque caillou d'un prélèvement a été analysé séparément, les espèces non dénombrables étant signalées par leur seule présence.

Puis, pour chaque prélèvement, les résultats ont été rassemblés en une liste d'espèces, chacune d'elles étant caractérisée par sa taille maximale et un indice de présence calculé comme suit :

$$I_p = \frac{a}{b} \times 100$$

a : nombre de cailloux du prélèvement portant l'espèce,

b : nombre de cailloux analysés dans le prélèvement.

Une échelle définit l'abondance de l'espèce dans le prélèvement :

Ip < 5%	: espèce rare
5% < Ip < 25%	: espèce peu commune
25% < Ip < 50%	: espèce commune
50% < Ip < 75%	: espèce abondante
75% < Ip	: espèce très abondante

Nous nous sommes référés aux ouvrages systématiques suivants :

- GLACON R. : Faune et flore du Pas-de-Calais et de la Manche orientale (1977).
- BOROJEVIC R., L. CABIOCH et C. LEVI : Inventaire de la Faune marine de Roscoff - Spongiaires (1968).
- BOWERBANK J.S. : A monograph of the British spongiadae, tomes I (1864), III (1874) et IV (1882).
- ARNDT W. : Porifera (1934)
- LELOUP E. : Faune de Belgique - Coelentérés (1952)
- FAUVEL P. : Faune de France - Annélides errantes (1923)
- Annélides sédentaires (1927)
- FAUCHALD K. : The Polychaete worms (1977)
- TEBBLE N. : British Bivalve Seashells (1966)
- PRENANT M. et G. BOBIN - Faune de France - Bryozoaires
1ère partie : Entoproctes, Phylactolèmes, cténostomes (1956)
2ème partie : Chilostome Anasca (1966)
- SOUTHWARD A.J. and D.J. CRISP : Catalogue of main marine fouling organisms. Vol. 1, Barnacles (1963).
- LINCOLN R.J. : British Marine Amphipoda : Gammaridea (1979)
- TATTERSALL W.M. and O.J. TATTERSALL : the British Mysidacea (1951)
- BOUVIER E.-L. : Faune de France - Décapodes marcheurs (1940)
- KOEHLER R. : Faune de France - Echinodermes (1969)
- SOUTHWARD E.C. : Keys for the identification of Echinodermata of the British Isles (1972)

Synopses of the British fauna :

- MANUEL R.L. : British Anthozoa (1981)
- GIBBS P.E. : British Sipunculans (1977)
- GRAHAM A. : British Prosobranchs (1971)
- THOMPSON T.E. and BROWN G.H. : British Opisthobranch Molluscs (1976)
- RYLAND J.S. and HAYWARD P.J. : British Anascan Bryozoans (1977)
- HAYWARD P.J. and RYLAND J.S. : British Ascophoran Bryozoans (1979)
- HAYWARD P.J. and RYLAND J.S. : Cyclostome Bryozoans (1985)
- HAYWARD P.J. : Ctenostome Bryozoans (1985)
- JONES N.S. : British Cumaceans (1976)
- SMALDON G. : British coastal Shrimps and Prawns (1979)
- INGLE R.W. : Shallow-water crabs (1983)
- KING P.E. : British Sea Spiders (1974)
- MILLAR R.H. : British Ascidians (1970)

Quelques tirés à part ont également permis d'affiner certaines déterminations.

II.5.2. Dominance et dominance moyenne

Pour les traitements nécessitant l'emploi des abondances d'espèces, l'épifaune sessile non dénombrable (coloniale) ainsi que *Pomatoceros triqueter*, espèce théoriquement dénombrable mais trop abondante ici, ont été occultés des listes faunistiques et ont fait l'objet d'observations séparés.

- Dominance

C'est le rapport du nombre d'individus d'une espèce sur le nombre total d'individus du prélèvement.

Nous avons considéré que la drague travaillait de la même façon à chaque prélèvement lorsque le sédiment était du même type. Nous n'avons pas de valeurs de densité, mais nous pouvons comparer les abondances d'espèces ainsi que les dominances.

- Dominance moyenne

Pour chaque faciès défini, une dominance moyenne (GUILLE, 1971) a été calculée.

Elle est la moyenne des dominances de l'espèce considérée dans les prélèvements du faciès.

$$DM = \frac{D_1 + D_2 + \dots + D_n}{n}$$

DM : dominance moyenne de l'espèce étudiée, dans le faciès
 D_1, D_2, \dots, D_n : dominance de l'espèce dans les différents prélèvements du
faciès.

n : nombre de prélèvements du faciès.

II.5.3. Constance, fidélité

Ces deux indices sont utilisés pour caractériser l'importance d'une
espèce dans un peuplement ou un faciès, ainsi que sa spécificité à
celui-ci.

- Constance

La constance d'une espèce est le rapport du nombre de prélèvements
dans lesquels elle est présente sur le nombre de prélèvements du faciès
considéré (DAGET, 1976).

Nous avons choisi quatre classes égales de constance pour
caractériser les espèces :

C < 25%	: espèce rare
25% < C < 50%	: espèce peu commune
50% < C < 75%	: espèce commune
75% < C	: espèce constante

- Fidélité

La fidélité d'une espèce à un peuplement (si on compare des
peuplements) ou à un faciès (si on compare les différents faciès d'un
même peuplement) est le rapport de la constance de cette espèce dans ce
peuplement (faciès) sur la somme des constances de l'espèce dans tous les
peuplements (faciès) considérés.

Là aussi, des classes sont définies pour caractériser les espèces.

Nous avons choisi de limiter le nombre de celles-ci à 4 ; un nombre
plus important de classes nous apporterait une précision illusoire,
d'abord parce que cette valeur dépend du nombre de peuplements (faciès)
étudiés et peut donc fortement varier pour une même espèce, mais
également parce que nous nous intéressons essentiellement aux espèces
dont la fidélité est supérieure à 50%, c'est-à-dire plus ou moins
fortement inféodées au peuplement (faciès) considéré.

Nous avons retenu les catégories suivantes :

F < 25%	: espèce occasionnelle
25% < F < 50%	: espèce indifférente
50% < F < 75%	: espèce préférante
75% < F	: espèce élective

Nous n'avons pas utilisé le terme "espèce exclusive", car une espèce

peut être définie par une fidélité > 75% dans une étude, et présenter une fidélité différente dans un travail effectué au même endroit, ou à plus forte raison dans une autre région. En effet, une espèce peut présenter un *preferendum* différent selon les régions sans que nous soyons en mesure d'expliquer la raison exacte de ces variations (facteurs écologiques différents, variations génétiques provoquant une sous-spéciation, etc...)

II.5.4. Diversité, régularité

- Diversité

L'étude de la diversité d'un peuplement a pour but de caractériser son degré d'évolution entre le stade pionnier et le stade d'évolution maximale ou climax. Une étude temporelle des variations de cette diversité permet d'estimer son degré de stabilité à l'échelle d'observation choisie. Une étude spatiale permet de mettre en évidence des différences de dominance d'espèces, par exemple en fonction des facteurs du milieu.

L'utilisation d'un indice paraît intéressante dans la mesure où elle permet de standardiser les résultats et donc d'effectuer plus facilement des comparaisons.

Un des indices les plus utilisés en écologie est sûrement celui de SHANNON (1948) qui synthétise la diversité d'un prélèvement en fonction du nombre d'espèces récoltées et du nombre d'individus de chaque espèce.

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

n = nombre d'espèces

p_i = fréquence relative de l'espèce i dans le prélèvement

H s'exprime en bit, unité d'information, et est dérivé de la mesure de la quantité d'information nécessaire pour extraire un élément d'un ensemble E à k éléments.

$$H(E) = \log_2 k \text{ (HARTLEY, 1928, in VOLLE, 1985)}$$

Ce calcul de la quantité d'information est indépendant de sa signification : deux prélèvements peuvent donner la même quantité d'information, mais avoir des significations écologiques différentes, puisque l'indice est calculé sur la distribution des espèces, quelles qu'elles soient.

L'indice de SHANNON présente un certain nombre d'inconvénients :

- Il est sensible aux espèces rares, toujours sous-échantillonnées dans un prélèvement.

- Il varie également beaucoup avec les abondances des espèces principales, alors que celles-ci ne sont pas toujours interprétables par l'observateur en termes de degré d'évolution du système.

- Régularité

L'indice de SHANNON pouvant augmenter indéfiniment tant que de nouvelles espèces rares sont récoltées, une transformation permet de comparer plus facilement différents prélèvements : pour un nombre d'espèces donné N, la diversité maximale est égale à $\log_2 N$. Elle est atteinte lorsque l'abondance de chaque espèce est égale aux autres.

La régularité E (eveness), définie comme le rapport de la diversité observée H sur la diversité maximale, est un indice variant de 0 à 1 :

$$E = \frac{H}{\log_2 N}$$

Il permet par exemple de comparer plus facilement des prélèvements effectués dans un même peuplement en même temps, ou au même endroit à des époques différentes, lorsque le nombre d'espèces récoltées est très différent.

Il convient d'utiliser avec prudence ces deux indices, qui se révèlent néanmoins dans certains cas très pratiques parce que très synthétiques.

II.5.5. Diagrammes Rang-Fréquence (D.R.F.)

Les diagrammes rang-fréquence (FRONTIER, 1976, 1985) succèdent à d'autres représentations graphiques des communautés utilisant également les richesses spécifiques et individuelles (voir par exemple DAGET, 1976). Chaque espèce est repérée en abscisse par son rang en échelle logarithmique, et en ordonnée par sa fréquence dans le prélèvement, également en échelle logarithmique. FRONTIER (1976) a d'abord proposé cette représentation pour des phénomènes de succession au sein d'un peuplement planctonique.

Les DRF sont alors le reflet dans un système de la façon dont les transferts d'énergie et de matière se réalisent, de manière plus ou moins directe et complexe.

Nous avons utilisé cette représentation pour montrer les différences de structure entre faciès ainsi que l'évolution du cortège faunistique le long d'un gradient.

II.5.6. Indice de similarité, dendrogramme

II.5.6.1. Choix de l'indice

Afin d'effectuer les premiers regroupements de stations et de définir les peuplements et les faciès, un indice qualitatif de similarité a été retenu.

La discrimination fondée sur la présence-absence d'une espèce n'est pas très fine, puisqu'il y a une perte d'information (les abondances des espèces) mais elle permet généralement de définir de grandes unités assez bien différenciées et qui peuvent être facilement caractérisées. Une étude plus fine à l'intérieur de chaque unité ainsi mise en évidence permet ensuite de nuancer les résultats et de raisonner, plus en termes de gradients ou de variations d'abondances qu'en termes de groupements.

Parmi tous les indices de similarité utilisés en écologie (LEGENDRE et LEGENDRE, 1984), nous avons retenu l'indice d'OCHIAI :

$$I = \frac{a}{\sqrt{b \times c}}$$

a : nombre d'espèces communes aux deux prélèvements comparés

b : nombre d'espèces présentes dans le premier prélèvement

c : nombre d'espèces présentes dans le second prélèvement

I s'obtient donc en divisant le nombre d'espèces communes par la moyenne géométrique du nombre d'espèces des deux prélèvements comparés ; il tient compte des doubles présences, mais pas des doubles absences, qui ne constituent pas une information à priori interprétable en écologie.

Parmi les indices qualitatifs de similarité utilisés, l'indice d'OCHIAI peut être rapproché de celui de SORENSEN, qui se calcule en divisant le nombre d'espèces communes par la moyenne arithmétique du nombre d'espèces des deux prélèvements comparés, ainsi que de celui de KULCZYNSKI-2 qui se déduit en divisant le nombre d'espèces communes par la moyenne harmonique du nombre d'espèces des deux prélèvements comparés (BLANC et coll., 1976).

En effet, puisque la moyenne arithmétique de deux nombres est supérieure à leur moyenne géométrique, elle-même supérieure à leur moyenne harmonique, on sait que $I_{\text{Sorensen}} < I_{\text{Ochiai}} < I_{\text{Kulczynski-2}}$. Mais comme le font remarquer BLANC et coll. (1976), le passage d'un indice à un autre ne se fait pas par une transformation monotone ; la prédominance entre différents indices peut être en théorie modifiée, bien que cela soit rarement le cas en pratique.

Le choix de l'indice se fera en fonction de la plus ou moins grande différence de nombre d'espèces entre les deux prélèvements.

BLANC et coll. (1976) conseillent l'indice de KULCZYNSKI-2 lorsque cette différence est forte, afin que la dissymétrie ne masque pas les parentés réelles.

Dans le cas de nos prélèvements, le nombre d'espèces est toujours relativement important au sein du peuplement des cailloutis, de 40 à 90 espèces, et beaucoup plus faible au sein des peuplements adjacents également échantillonnés. Nous avons choisi l'indice d'OCHIAI, dont la valeur est intermédiaire entre celle des deux autres indices, ce qui doit provoquer une séparation nette entre prélèvements issus de milieux différents et caractérisés entre autre par la dissymétrie importante du nombre d'espèces. Ceci, afin de réaliser ensuite d'autres types de traitement sur les groupes ainsi définis.

II.5.6.2. Hiérarchisation des stations et formation des groupes

Le premier travail sur l'ensemble des données récoltées consiste donc à rechercher des discontinuités, quelquefois artificiellement plus nettes qu'elles ne le sont dans la réalité, afin de pouvoir définir un milieu et les prélèvements effectués en son sein, par quelques caractéristiques communes bien marquées.

Cette démarche est commode et correspond bien au besoin de l'homme de classer les objets et les êtres. Elle est bien sûr simplificatrice et doit être suivie d'une analyse plus fine et nuancée (par exemple une recherche de gradient).

Une telle façon de procéder en deux étapes semble préférable à un premier traitement plus complexe, utilisant simultanément l'information qualitative (présence d'espèces communes) et l'information quantitative (comparaison des abondances et des rangs des espèces), surtout pour traiter un ensemble de données brutes et *a priori* hétérogènes.

Nous avons choisi la méthode de groupement agglomératif à liens flexibles issue de l'algorithme de LANCE et WILLIAMS (*in* LEGENDRE et LEGENDRE, 1984), en prenant des valeurs moyennes pour les coefficients de l'équation, de façon à éviter à la fois un fort enchaînement à liens simples et une trop forte dilatation de l'espace (voir LEGENDRE et LEGENDRE, 1984, tome 2, p. 71).

L'équation utilisée a pour expression :

$$I_{h,ij} = 0,625 I_{h,i} + 0,625 I_{h,j} - 0,25 I_{i,j}$$

$I_{h,ij}$: niveau de similarité entre le prélèvement h, et le groupe de prélèvements i et j

$I_{h,i}$: niveau de similarité entre les prélèvements h et i

$I_{h,j}$: niveau de similarité entre les prélèvements h et j

$I_{i,j}$: niveau de similarité entre les prélèvements h et j.

Les groupes formés par cet algorithme sont visualisés au moyen d'un dendrogramme.

II.5.7 Utilisation de la distance polaire pour comparer les faciès d'un même peuplement

Au sein d'un même peuplement, des prélèvements peuvent être assez dissemblables, soit par la différence du nombre d'espèces (augmentation ou réduction du nombre d'espèces localement), soit par la substitution d'espèces à d'autres espèces. CABIOCH (1979) a proposé une métrique qualitative permettant de montrer à la fois la dissemblance et la raison de celle-ci.

A partir du coefficient de communauté de JACCARD (*in* LEGENDRE et LEGENDRE, 1984), CABIOCH utilise la distance entre deux échantillons, à partir de laquelle il définit un vecteur de coordonnées polaires (K, θ) :

$$K = \frac{1}{\sqrt{2}} \sqrt{\left[\frac{x-a}{x}\right]^2 + \left[\frac{y-a}{y}\right]^2}$$

$$\text{et } \theta = \text{Arc tg } \frac{y-a}{y} \cdot \frac{x}{x-a} \quad (\text{en grades})$$

avec x : nombre d'espèces de l'échantillon X

y : nombre d'espèces de l'échantillon Y

a : nombre d'espèces communes aux deux prélèvements.

K varie de 0 à 100 et θ varie de 0 à 1.

K permet de définir si 2 échantillons appartiennent au même peuplement :

si $K < \frac{1}{\sqrt{2}}$, l'hypothèse est vérifiée ;

si $K > \frac{1}{\sqrt{2}}$, l'hypothèse est rejetée.

θ permet de traduire la raison de la dissemblance entre deux échantillons : l'appauvrissement (ou l'enrichissement) d'un prélèvement par rapport à l'autre, ou la substitution de certaines espèces.

Si θ tend vers 0, l'appauvrissement en nombre d'espèces est à l'origine de la dissemblance.

Si θ tend vers 1, au contraire, c'est l'enrichissement en nombre d'espèces qui explique la dissemblance.

Si θ est situé autour de 0,5, la dissemblance observée s'explique par des substitutions d'espèces.

Nous avons décidé d'adopter cette méthode pour comparer les différents faciès du peuplement des cailloutis, en considérant le nombre total d'espèces récoltées dans chaque faciès et le nombre d'espèces communes aux faciès comparés.

II.5.8. Analyse factorielle des correspondances (AFC)

Après avoir défini des sous-unités, grâce à l'indice de similarité d'Ochiai et les avoir caractérisées globalement par les méthodes bionomiques classiques, il convient de nuancer une telle analyse en étudiant l'hétérogénéité existant dans chaque sous-unité.

Celle-ci sera décrite et expliquée le cas échéant, si elle semble échapper aux phénomènes stochastiques de variabilité.

Les matrices de données utilisées sont définies par leurs colonnes (prélèvements) et leurs lignes (espèces récoltées), les valeurs utilisées sont les abondances. Chaque espèce j est donc repérée dans l'espace à i-dimensions des i-prélèvements et chaque prélèvement i est repéré dans l'espace à j-dimensions des j-espèces.

Les méthodes d'ordination en espace réduit permettent de résumer

l'information contenue dans la matrice dans un espace de dimension réduite qui garde néanmoins le maximum de cette information et qui permet son interprétation.

L'analyse factorielle des correspondances permet l'étude de nos données dans la mesure où tous les éléments sont de dimension homogène, positifs et additifs.

Les données utilisées ne doivent pas être normalisées, et la présence d'un grand nombre de valeurs nulles ne biaise pas les calculs effectués.

La méthode consiste à déterminer les plus grands axes d'inertie du nuage de points, en utilisant la matrice des χ^2 (chi-2).

Une description détaillée de cette méthode peut être consultée maintenant dans de nombreux ouvrages (par exemple LEGENDRE et LEGENDRE, 1984 et VOLLE, 1985).

L'intérêt d'une telle méthode d'analyse est de donner des ordinations simultanées et indépendantes sur plusieurs axes et de pouvoir ainsi mettre en évidence plusieurs facteurs de classification, contrairement à l'analyse de similarité (CUISINET et coll., 1986).

Les données ont été traitées sur Apple IIe, grâce au logiciel ECONUM (LEPRETRE et LEPRETRE, 1986).

II.5.9. Analyse des Correspondances Multiples (ACM)

C'est l'application de l'AFC à un tableau logique, c'est-à-dire un tableau dans lequel chaque variable est partagée en modalités (ou classes), codées 0 ou 1.

Cette méthode est particulièrement intéressante pour l'analyse de l'épifaune sessile, car elle permet d'étudier simultanément l'épifaune sessile dénombrable, les espèces dressées recensées en termes d'abondance et les espèces encroûtantes recensées en termes de recouvrement.

Prenons par exemple le découpage de l'abondance des espèces en 3 modalités :

- pour les espèces dénombrables, on peut définir 3 classes telles que :

- classe 1 : espèce absente
- classe 2 : 1 à 10 individus récoltés
- classe 3 : plus de 10 individus récoltés

- pour les espèces coloniales dressées, on pourra définir :
 - classe 1 : espèce absente
 - classe 2 : espèce peu commune
 - classe 3 : espèce commune
- pour les espèces coloniales encroûtantes, on utilisera le pourcentage de recouvrement pour définir les classes :
 - classe 1 : espèce absente
 - classe 2 : recouvrement < 10%
 - classe 3 : recouvrement > 10%

Le nombre de classes est à définir selon le nombre, l'abondance et le recouvrement maximums observés, afin de limiter la perte d'information sans multiplier à l'excès le nombre de classes.

De plus, le découpage d'une variable en classes pose un autre problème : il est arbitraire de mettre dans deux classes différentes, deux valeurs situées de part et d'autre de la limite de ces deux classes.

La méthode dite du codage flou (GALLEGO, 1982) permet de coder de façon particulière et identique deux valeurs situées autour de la limite d'une classe.

Exemple :

		Relevés				
Espèce i		2	0	0	1	0
		0	2	0	1	1
		0	0	2	0	1
		(1)	(2)	(3)	(4)	(5)

Signification des codages.

- (1) Espèce absente
- (2) Espèce dont l'abondance ou le recouvrement appartient à la 2ème classe.
- (3) Espèce dont l'abondance ou le recouvrement appartient à la 3ème classe
- (4) Codage flou pour les abondances ou recouvrements situés près de la limite entre les classes 1 et 2.

(5) Codage flou pour les abondances ou recouvrements situés près de la limite entre les classes 2 et 3.

II.5.10. Analyse de variance

Une analyse de variance (FRONTIER, 1980) a été réalisée afin d'évaluer l'impact de la densité d'*Ophiothrix fragilis* sur la macrofaune benthique.

Nous avons calculé l'indice de diversité H de SHANNON pour chaque prélèvement du quadrillage côtier, sans tenir compte de l'effectif d'*Ophiothrix fragilis*.

Ces indices ont été séparés en 5 classes définies par l'abondance d'*Ophiothrix fragilis* dans le prélèvement :

Classe 1 : pas d'Ophiure dans les prélèvements

Classe 2 : 1 à 10 Ophiures

Classe 3 : 10 à 100 Ophiures

Classe 4 : 100 à 1000 Ophiures

Classe 5 : + de 1000 Ophiures

Cette progression a été choisie compte-tenu du mode de prélèvement qui ne permet pas d'apprécier de faibles variations d'abondance. Nous supposons que l'appartenance à deux classes différentes est significative de la différence de densité des Ophiures. L'absence d'abondances proches des limites des classes (par exemple $N = 8$ ou $N = 15$ ou $N = 120$) conforte cette hypothèse.

L'analyse de variance à un facteur contrôlé (ici l'abondance des Ophiures) permet de comparer globalement les répartitions par modalités (classes d'abondance) de plusieurs échantillons (les indices de diversité H).

Il s'agit de tester si la variance totale (calculée sur l'ensemble des indices H) est significativement supérieure à la variance intra-groupe (due à une variabilité indépendante de la variation d'abondance d'*Ophiothrix fragilis*).

Le calcul effectué donne :

$$F = \frac{\frac{s^2}{N - k}}{\frac{S^2}{k - 1}} \quad \text{dans lequel :}$$

s^2 = somme des carrés des écarts aux moyennes de groupes

S^2 = somme des carrés des écarts inter-groupes

N = nombre d'observations

k = nombre de modalités

La table de F permet de décider au risque choisi si la valeur est significative ou non.

CHAPITRE III

ANALYSE DU PEUPEMENT

DES CAILLOUTIS A

EPIBIOSE SESSILE

CHAPITRE III
ANALYSE DU PEUPEMENT DES CAILLOUTIS
A EPIBIOSE SESSILE

III.1. REPARTITION DES PEUPEMENTS BENTHIQUES DANS LA PARTIE FRANCAISE DE LA MER DU NORD

Une première carte des peuplements benthiques de la partie française de la Mer du Nord a été établie en 1980 (SOUPLET et coll.), à partir de 286 dragages effectués de 1973 à 1976.

79 nouveaux dragages ont été réalisés par l'équipe de bionomie benthique de WIMEREUX en 1985 et 1986 au large de la zone déjà prospectée, certains permettant de vérifier la permanence des structures observées plusieurs années auparavant.

Ces nouveaux prélèvements, ainsi que les prélèvements effectués régulièrement en zone côtière et des observations réalisées en plongée ont permis d'établir une nouvelle carte plus vaste (DEWARUMEZ et coll., 1988) et de préciser les richesses et les faciès des différents peuplements (PRYGIEL et coll., 1988). L'ensemble de ces travaux doit aboutir à la publication d'une carte biosédimentaire à l'échelle des cartes marines, faisant apparaître les faciès mis en évidence, et accompagnée d'une description détaillée de chaque peuplement (DAVOULT et coll., à paraître).

Cinq peuplements benthiques ont été décrits (voir carte couleur).

1 - Le peuplement des cailloutis à épibiose sessile, caractéristique des zones de forts courants.

La faune est dominée par l'épifaune sessile et vagile. Au-delà de 50 m de profondeur, apparaissent, à l'ouest de la zone, des moulières à *Modiolus modiolus*. En zone plus côtière, des populations denses d'*Ophiothrix fragilis* dominent la faune benthique, avec une densité pouvant dépasser 2000 individus/m², ce qui en fait le peuplement le plus riche de la région.

2 - Le peuplement des sédiments hétérogènes envasés est localisé vers l'est de la zone côtière, au fond des dépressions entre les bancs de sable et dans le chenal ouest de Dunkerque, là où le courant est déjà atténué ; le taux de pélites peut atteindre 4% du poids du sédiment. Ce

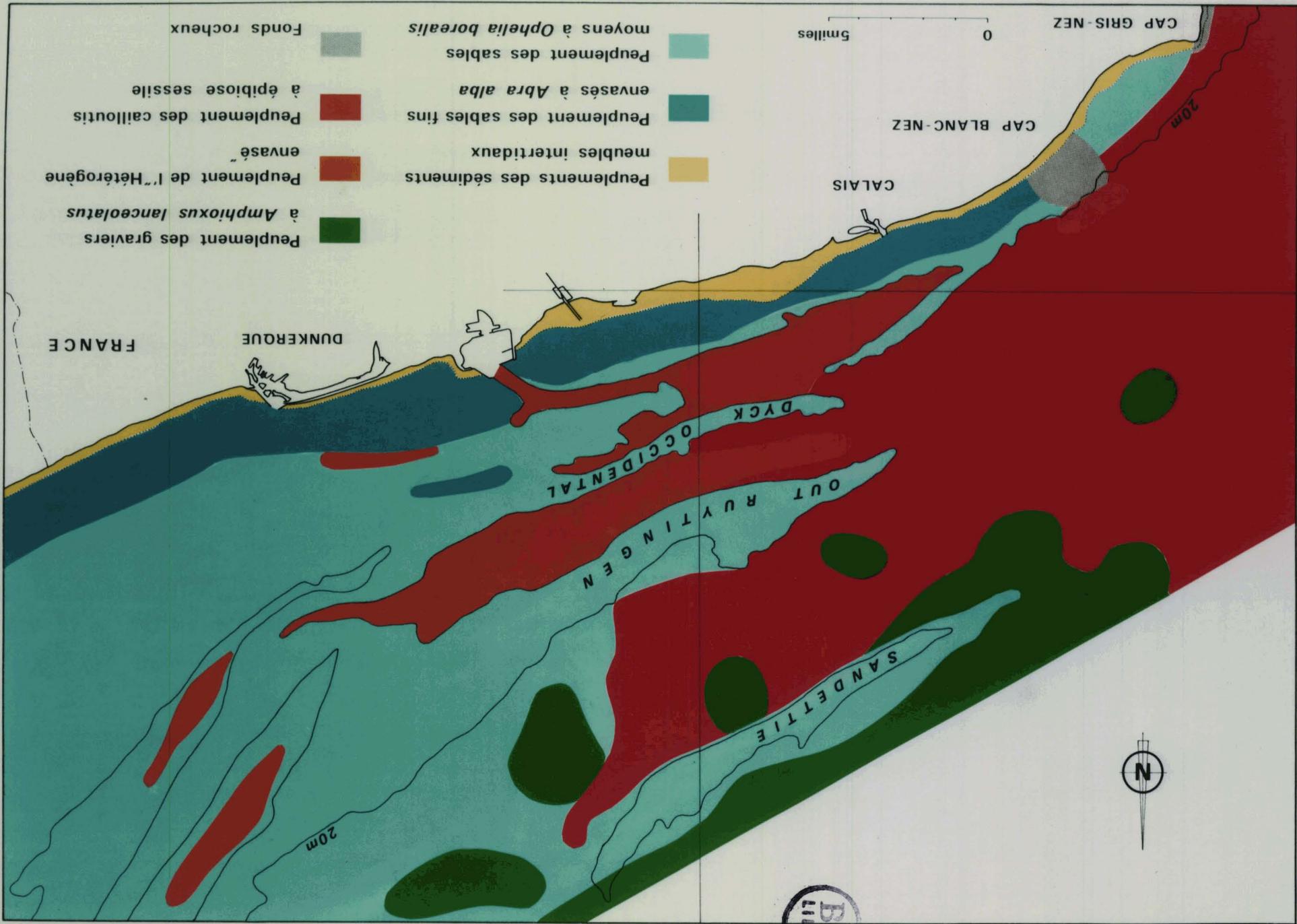
peuplement est caractérisé par l'association constante de quelques espèces : *Cerianthus lloydi*, *Sagartia troglodytes*, *Sthenelais boa*, *Owenia fusiformis*, *Sabella penicillus*, *Golfingia elongata*, *Abra alba* et *Mya truncata*.

C'est pour cette raison que nous parlons de peuplement et non de faciès du peuplement des cailloutis. Ce peuplement assure la transition entre les fonds caillouteux et les sables fins envasés à *Abra alba*. Ainsi, les études menées devant Gravelines mettent en évidence un faciès hétérogène du peuplement des sables envasés à *Abra alba*, dans lequel les rangs des espèces varient par rapport au faciès type et quelques espèces des fonds caillouteux apparaissent. De même, la présente étude (paragraphe III.3) montre un faciès d'envasement des cailloutis, dans lequel on retrouve l'association d'espèces citées plus haut, mais qui a encore les caractéristiques du peuplement des cailloutis à épibiose sessile : épifaune sessile et vagile encore bien représentées, proportion de cailloux importante.

Dans les dépressions situées entre les bancs de sable, ce peuplement a des caractéristiques mieux définies, et il tranche plus brutalement avec le peuplement voisin : taux de pélites de 1 à 4%, dominance des espèces de l'association constante, quelques espèces sessiles communes (*Halecium halecinum*, *Sertularia argentea*, *Pomatoceros triqueter*), abondance de quelques espèces vagiles (*Pisidia longicornis*, *Galathea intermedia*, *Asterias rubens*, *Ophiura texturata*, *Psammechinus miliaris*) et absence d'*Ophiothrix fragilis* qui ne supporte pas un taux élevé de pélites.

3 - L'atténuation du courant au large se traduit par le passage du peuplement des cailloutis vers le peuplement de la gravelle à *Amphioxus lanceolatus*, qui n'est bien représenté qu'au large du Sandettié, contrairement à la Manche orientale où il peut être plus côtier (CABIOCH et GLACON, 1975 et 1977). Quelques enclaves permanentes ont été mises en évidence au sein de la communauté des cailloutis (PRYGIEL et coll. 1988).

Les espèces les plus caractéristiques de ce peuplement sont *Amphioxus lanceolatus* et *Spatangus purpureus*. D'autres espèces sont préférantes de cette communauté, telles *Echinocyamus pusillus*, *Ampelisca spinipes*, *Spisula ovalis*...



FRANCE

DUNKERQUE

CALAIS

CAP BLANC-NEZ

CAP GRIS-NEZ

OCCIDENTAL
DYCK

OUT RUYTINGEN

SANDETTIE

20m



2° Est

51° Nord

- Peuplement des graviers à *Amphioxus lanceolatus* (Green)
- Peuplement de l'"Hétérogène" envasé (Red)
- Peuplement des cailloutis à épibiose sessile (Dark Red)
- Fonds rocheux (Grey)
- Peuplement des sédiments meubles intertidaux (Yellow)
- Peuplement des sables fins envasés à *Abra alba* (Dark Teal)
- Peuplement des sables moyens à *Ophelia borealis* (Light Teal)
- Peuplement des graviers à *Amphioxus lanceolatus* (Dark Green)

0 5milles

4 - Le peuplement des sables moyens à *Ophelia borealis* s'étend surtout sur les bancs de sable à l'est et au-delà de la partie française de la Mer du Nord (KIRKEGAARD, 1978 ; VANOSMAEL et coll., 1982). C'est l'endofaune qui domine dans un sédiment constitué de 60 à 90% de sables fins à moyens. Les principales espèces sont *Nephtys cirrosa*, *Bathyporeia elegans*, *B. guilliamsoniana*, *Gastrosaccus spinifer*, *Ophelia borealis*, *Spiophanes bombyx* et *Echinocardium cordatum*. Cette communauté est assez pauvre, de 100 à 500 ind/m², pour une biomasse de 1 à 3 g/m² (poids sec décalcifié) (PRYGIEL, 1983).

5 - Le peuplement des sables fins envasés à *Abra alba* se rencontre le long des côtes, l'envasement étant particulièrement important devant les ports et les estuaires (jusqu'à 12% du poids total du sédiment).

Les espèces dominantes sont *Abra alba*, *Tellina fabula*, *Lanice conchilega*, *Pectinaria koreni* et *Nephtys hombergii*.

La densité peut être forte, jusqu'à 5000 ind/m² ainsi que la biomasse, jusqu'à 50 g/m² (poids sec décalcifié, DEWARUMEZ, 1979).

Ces cinq peuplements sont localisés selon un double gradient : d'une part un affaiblissement du courant induisant un affinement des sédiments des cailloux à l'ouest aux sables fins à l'est, et d'autre part un envasement du large vers la côte.

Nos propres observations, effectuées sur le quadrillage côtier (Fig. 4) ainsi que sur 23 stations appartenant au peuplement des cailloutis, sur les 79 du large, nous ont permis de préciser et d'affiner les connaissances relatives à ce peuplement.

III.2. ETUDE DES PRELEVEMENTS DU LARGE

III.2.1. Analyse globale et définition des faciès

Les 23 prélèvements appartenant au peuplement des cailloutis à épibiose sessile ont été comparés par l'indice d'Ochiai et des groupes ont été définis par l'algorithme de LANCE et WILLIAMS (LEGENDRE et LEGENDRE, 1984) (Fig. 7).

Deux groupes s'individualisent sur le dendrogramme, mais un des groupes est formé à un niveau très bas, 0,08 et ne peut être considéré par cette seule analyse qualitative comme un faciès caractéristique. Cependant, l'analyse ultérieure (nombre moyen d'espèces, diversité

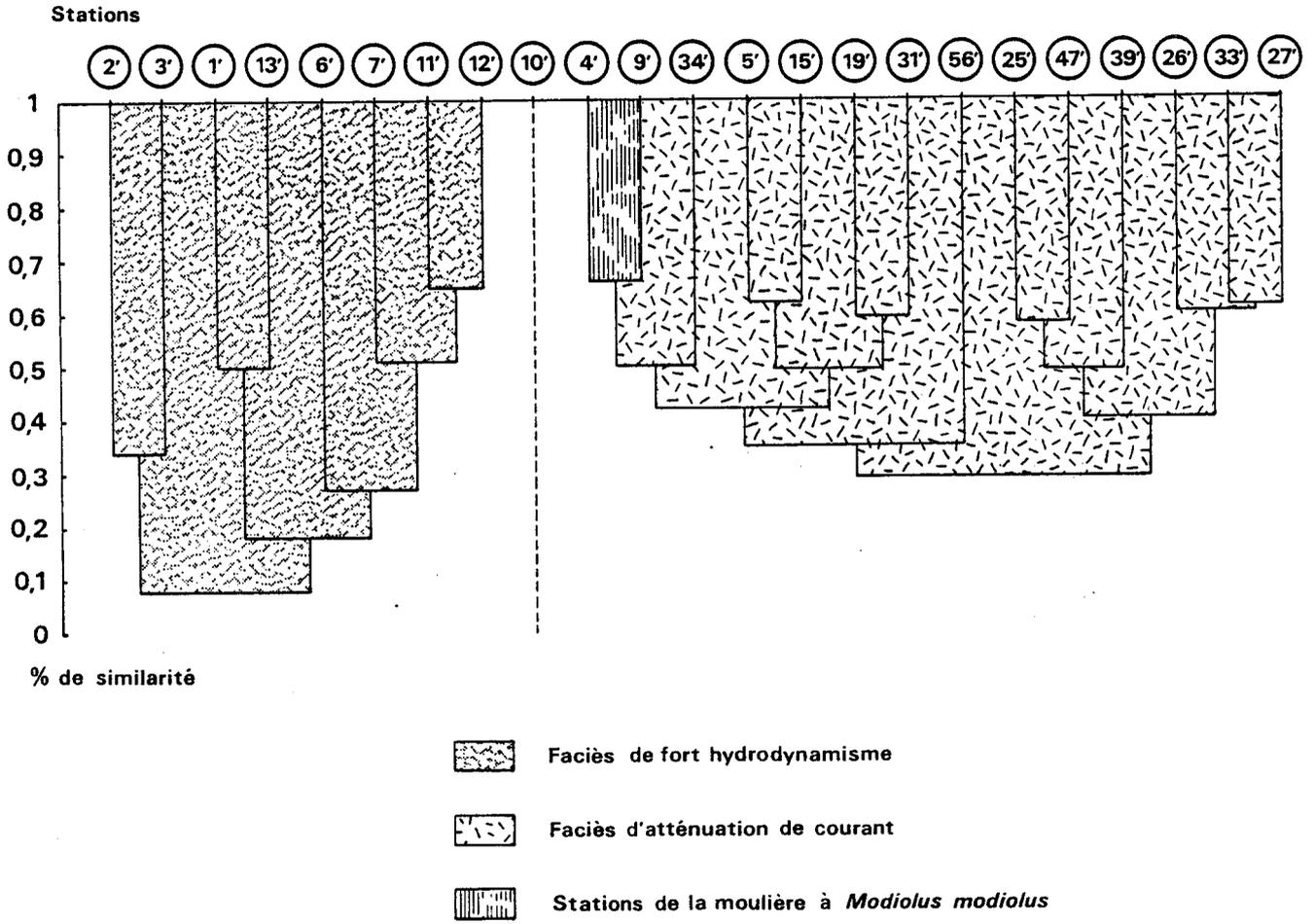


Fig. 7 : Dendrogramme des affinités spécifiques entre prélèvements du large
(indice d'OCHIAI)

moyenne, dominance des espèces) a montré une homogénéité certaine du groupe, suffisante pour le définir comme un faciès.

Le deuxième groupe est formé à un niveau de similarité plus élevé, 0,28, et apparaît beaucoup plus homogène.

Le groupe individualisé à 0,08 rassemble les stations situées le plus à l'ouest de la zone (Fig. 5) : 1', 2', 3', 6', 7', 11', 12' et 13'. La station 10', dont le prélèvement ne contenait que 3 espèces, n'est liée à aucun des deux groupes. Compte-tenu de cette particularité sûrement liée à un problème d'échantillonnage, nous n'avons pas utilisé cette station dans les traitements qui suivent.

Le deuxième groupe, formé à 0,28, rassemble les stations situées à l'est de la zone, ainsi que trois stations situées à l'ouest (Fig. 5) : 4', 5', 9', 15', 25', 26', 27', 31', 33', 34', 39', 47' et 56'.

La différenciation en deux groupes semble s'effectuer principalement en fonction de la richesse spécifique des prélèvements, car les cortèges faunistiques ne paraissent pas très différents.

La séparation géographique en un groupe "ouest" et un groupe "est" n'est pas étonnante dans une zone qui va d'un goulet soumis à un fort hydrodynamisme (le Pas-de-Calais) vers un domaine très ouvert (la Mer du Nord) à l'hydrodynamisme beaucoup moins marqué.

La présence de trois stations situées à l'ouest de la zone, dans le groupe "est" (stations 4', 5' et 9') est plus étonnante. Les prélèvements 4' et 9' ont la particularité d'avoir été effectués sur des fonds supérieurs à 50 m, ce qui est rare dans la région, et de renfermer un grand nombre de *Modiolus modiolus* (respectivement 175 et 471) alors que cette espèce est absente ou peu abondante dans les autres prélèvements. D'autres prélèvements avaient déjà montré la dominance des Modioles lorsque la profondeur atteint ou dépasse 50 m dans la région. Nous avons donc choisi de séparer ces deux prélèvements des autres et de définir un faciès à *Modiolus modiolus* que nous détaillerons plus loin.

Les autres faciès définis dans cette étude le sont en fonction des conditions du milieu (hydrodynamisme, envasement).

Le prélèvement 5', quant à lui, ne renferme aucune modiole, mais est très riche en espèces, ce qui l'a lié au groupe "est".

Nous avons donc défini trois faciès différents, que nous avons analysé en détail : le faciès à *Modiolus modiolus*, déjà cité, un faciès de fort hydrodynamisme (le groupe "ouest") et un faciès d'atténuation du

courant (le groupe "est").

III.2.2. Caractérisation des faciès par la distance polaire (CABIOCH, 1979)

Nous avons utilisé cette méthode pour comparer et caractériser le degré de dissémination entre les trois faciès définis.

Partant du nombre total d'espèces de chaque faciès, et du nombre d'espèces communes aux faciès comparés, nous avons pu déterminer les coordonnées polaires K et θ (paragraphe II.5.7.).

- Comparaison du faciès de fort hydrodynamisme et du faciès d'atténuation du courant

- faciès de fort hydrodynamisme x = 54 sp.
- faciès d'atténuation du courant y = 118 sp.
- a = 52 sp.
- K = 0,4 et $\theta = 95,8$ grades

Nous voyons que $K < \frac{1}{\sqrt{2}}$

Nous pouvons donc conclure que ces deux faciès appartiennent bien à un même peuplement.

θ , qui peut varier de 0 à 100 grades, prend une valeur très élevée qui indique un enrichissement marqué du nombre d'espèces, plutôt qu'un phénomène de substitution d'espèces entre les deux faciès. Nous verrons plus loin que les espèces présentes uniquement au faciès d'atténuation du courant appartiennent en partie à l'endofaune, l'affaiblissement du courant induisant un affinement du sédiment, alors que les espèces communes aux deux faciès font partie pour l'essentiel de l'épifaune vagile.

- Comparaison du faciès de fort hydrodynamisme et du faciès à *Modiolus modiolus*

- faciès de fort hydrodynamisme x = 54 sp
- faciès à modioles y = 76 sp
- a = 41 sp.

K = 0,37 et $\theta = 69,3$ grades

Les deux faciès appartiennent au même peuplement : $K < \frac{1}{\sqrt{2}}$

Leur dissemblance est due à la fois à la substitution d'espèces et à l'enrichissement en nombre d'espèces du faciès à modioles.

- Comparaison du faciès à *Modiolus modiolus* et du faciès d'atténuation du courant

- faciès à *Modiolus modiolus* x = 76 sp

- faciès d'atténuation du courant y = 118 sp

- a = 75 sp.

K = 0,26 et $\theta = 97,7$ grades

$K < \frac{1}{\sqrt{2}}$, ce qui montre que les deux faciès appartiennent au même

peuplement et sont assez ressemblants. La valeur très élevée de θ montre que la dissemblance est uniquement due à un enrichissement d'espèces : il n'y a pas de phénomène de substitution puisque une seule espèce du faciès à *Modiolus modiolus* est absente du faciès d'atténuation du courant (il s'agit d'*Ocenebra erinacea*, espèce rarement récoltée sur l'ensemble de la zone étudiée).

L'utilisation de cette méthode montre, d'une part, que les trois faciès ne sont pas très individualisés les uns des autres, puisque les dissemblances sont essentiellement dues à un enrichissement en espèces plus qu'à une substitution d'espèces, et d'autre part, que le faciès à modioles et le faciès d'atténuation du courant sont assez proches sur le plan qualitatif, notamment en ce qui concerne la présence d'une endofaune assez riche.

Partant de ces constatations générales, nous allons nous efforcer de décrire de façon plus détaillée chaque faciès.

III.2.3. Faciès à *Modiolus modiolus*

Les deux prélèvements appartenant à ce faciès (stations 4' et 9') sont dominés par deux espèces : *Modiolus modiolus* (respectivement 36,8% et 33,9% des individus des prélèvements) et *Pisidia longicornis* (respectivement 20,2% et 15,7% des individus des prélèvements).

L'installation de moulières importantes semble, dans la région, corrélée avec la profondeur. Ces dépressions situées au-dessous de 50 m de profondeur sont peu nombreuses et de relativement petites tailles. Il

semble que la population de *Modiolus modiolus* modifie par biodéposition la nature du substrat caillouteux qui s'enrichit en sédiments plus fins tels que pélites et sables, et sans doute aussi en matière organique. Cela permet l'installation d'une endofaune annélidienne moyennement abondante mais assez diversifiée, constituée principalement de *Laonice cirrata*, *Spio filicornis*, *Aonides oxycephala*, *Notomastus latericeus* et *Glycera lapidum*.

Ces populations de *Modiolus modiolus* semblent permanentes, le recrutement doit avoir lieu chaque année avec succès, puisque nous avons récolté des individus de tailles très variables, allant de 17 à 96 mm.

Selon les régions, *Modiolus modiolus* a été signalée sur différents types de sédiments, en tant qu'espèce de l'épifaune ou de l'endofaune, depuis la côte jusqu'à 200 m de profondeur (ROBERTS, 1979). Ce faciès semble à rapprocher de la "*Modiolus epifauna*" décrite par PETERSEN (1913) à de faibles profondeurs dans les détroits danois malgré les caractéristiques différentes du milieu.

La larve pélagique ne semble donc pas choisir entre différents substrats, mais elle paraît pouvoir s'adapter à des conditions très différentes pour réussir sa fixation ainsi que son développement d'adulte, contrairement à de nombreuses espèces dont le recrutement est observé sur des fonds très variables, mais qui ne forment une population stable que dans des conditions particulières.

Nous avons récolté quelques exemplaires de *Modiolus modiolus* en d'autres endroits du peuplement des cailloutis mais leur taille ne dépassait jamais 30 mm, excepté un exemplaire de 65 mm devant le cap Gris-Nez et le nombre d'individus récolté était toujours faible (1 à 15 individus dans 30 l de sédiment). Cependant, lors de l'étude de la colonisation de plaques immergées (Chapitre IV), nous avons observé un recrutement important de *Modiolus* sp. que nous n'avons pu identifier jusqu'à l'espèce à cause de sa petite taille, à un endroit où aucune population de *Modiolus modiolus* n'a été récoltée par dragage. Il semble bien qu'il s'agisse de *Modiolus modiolus* (encore qu'il puisse s'agir de *Modiolus barbatus*, rare mais présente dans la région). La densité du recrutement a atteint sur les plaques 930 ind./m² en juin 1987, mais l'espèce a ensuite disparu rapidement. Cela confirme le fait que les larves peuvent se fixer en grand nombre sans que le recrutement benthique soit un succès et qu'une population d'adultes se maintienne en place.

Le nombre moyen d'espèces par prélèvement est élevé ($N = 53$, écart-type = 14), de même que la diversité ($H = 3,69$, écart-type = 0,26).

Les données récoltées sont qualitatives, car ce milieu n'est pas correctement échantillonnable à l'aide d'un carottier ou d'une benne. En outre, la profondeur nous a empêché d'effectuer des prélèvements au quadrat en plongée autonome. Nous ne pouvons que supposer que ces moulières à *Modiolus modiolus* sont parmi les zones les plus riches en biomasse de la région.

III.2.4. Faciès de fort hydrodynamisme

III.2.4.1. Description générale du faciès

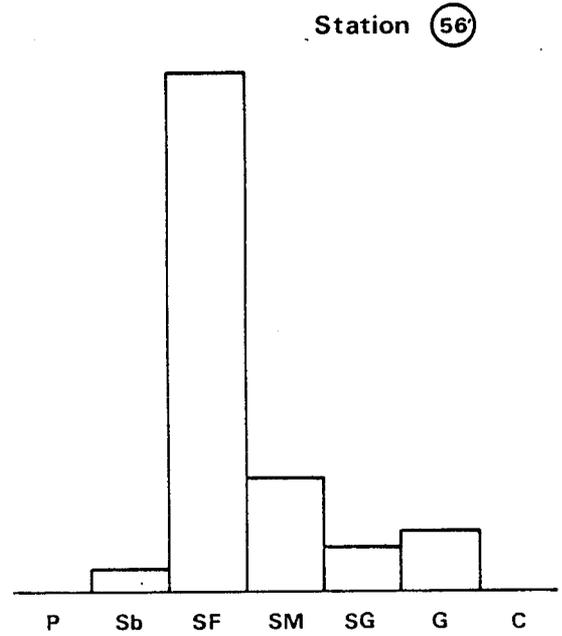
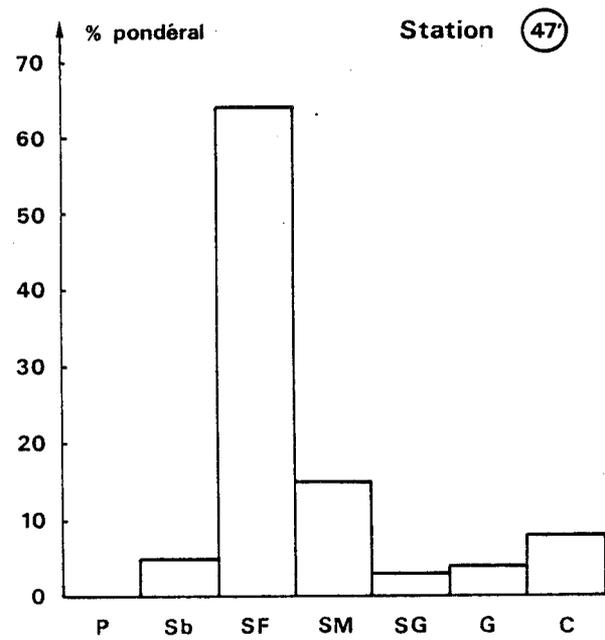
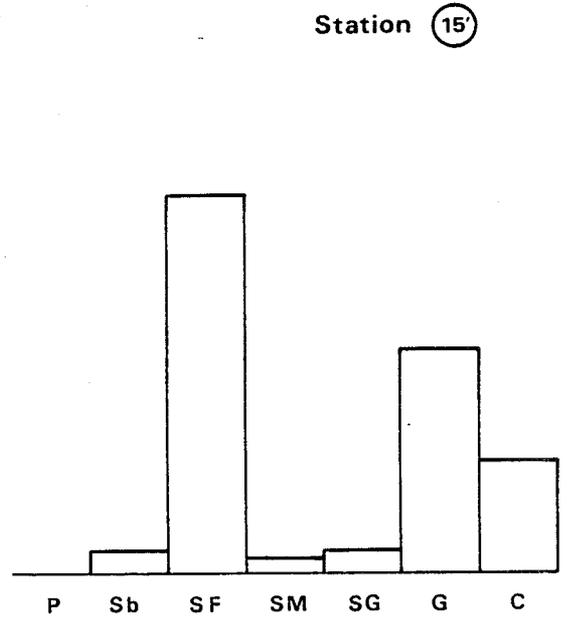
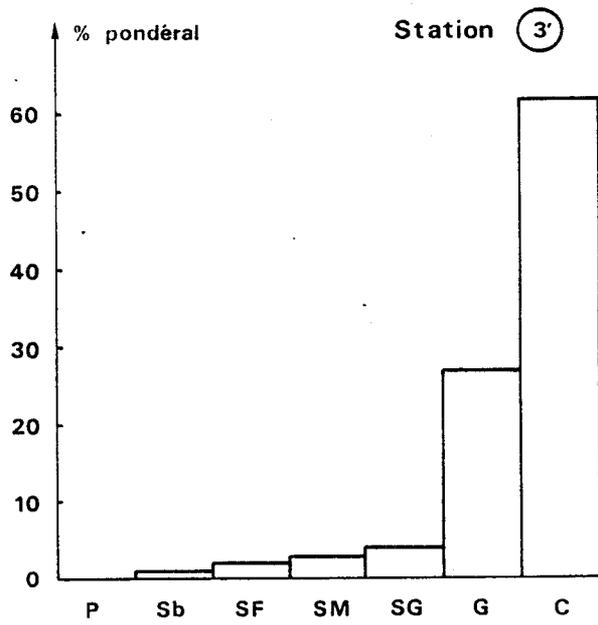
Il s'agit des stations situées à l'ouest du quadrillage, au large des cap Gris-Nez et Blanc-Nez (Fig. 5), à savoir les stations 1', 2', 3', 6', 7', 11', 12' et 13'. La station 10', qui s'apparente à ce faciès, n'a pas été prise en compte en raison de son faible nombre d'espèces (3 espèces : *Mucella lapillus*, *Ocenebra erinacea*, *Buccinum undatum*, présentes chacune à 1 exemplaire), sûrement lié à un problème d'échantillonnage. Les profondeurs prospectées varient de 30 à 47 m.

La figure 8 montre le type de sédiment rencontré dans ce faciès (station 3).

Le nombre moyen d'espèces est faible ($N = 14$, écart-type = 5) mais la diversité est assez élevée ($H = 3,2$, écart-type = 0,6). La forte équitabilité ($E = 0,86$, écart-type = 0,09) montre bien que les abondances des espèces sont voisines, aucune d'entre elles ne dominant de façon importante les autres : *Pisidia longicornis* représente 14% de l'abondance totale, et *Pagurus bernhardus* 7,7%.

Le cortège des espèces dominantes est assez classique, principalement formé de Crustacés Décapodes (*Pisidia longicornis*, *Pagurus bernhardus*, *Pilumnus hirtellus*, *Galathea intermedia* et *Hyas coarctatus*) et d'Echinodermes (*Psammechinus miliaris*, *Ophiothrix fragilis* et *Echinocyamus pusillus*), c'est-à-dire d'une épifaune vagile bien représentée. Bien que *Ophiothrix fragilis* occupe le cinquième rang du faciès en terme de dominance moyenne, son abondance dans les prélèvements reste faible (moins de 15 individus dans 30 litres de sédiments).

L'épifaune sessile est assez peu diversifiée et représentée par des espèces communes : *Haliclona oculata*, *Sycon ciliatum*, *Abietinaria abietina*, *Sertularia argentea*, *Nemertesia antennina*, *Hydrallmania*



P : Pelites
Sb : Sablons
SF : Sables fins
SM : Sables moyens

SG : Sables grossiers
G : Gravier
C : Cailloutis

Fig. 8 : Evolution du sédiment du SW vers le NE (Prélèvements du large)

falcata, *Alcyonium digitatum* et *Flustra foliacea*.

Le faciès apparaît donc marqué par le fort hydrodynamisme de la zone : cailloutis peu ensablés, dominance de l'épifaune vagile et sessile, endofaune peu diversifiée et peu abondante. Il semble relativement pauvre, tant sur le plan du nombre d'espèces que sur celui du nombre d'individus. La faible abondance d'*Ophiothrix fragilis* contraste avec la densité des populations de cette espèce en zone plus côtière (paragraphe III.3).

III.2.4.2. Analyse factorielle des correspondances (AFC) réalisée sur ce faciès

- AFC réalisée sur l'ensemble des stations du faciès (Fig. 9 et Tableau I)

Une AFC a été réalisée sur les abondances des espèces des prélèvements de ce faciès. La station 10' a été mise en supplémentaire, elle est donc représentée mais n'a pas été prise en compte dans l'analyse.

La matrice utilisée est de dimension (28 x 9) : 28 espèces et 9 stations dont une supplémentaire. N'ont été conservées que les espèces présentes au moins dans deux prélèvements du faciès.

Les deux premiers axes sont dessinés sur la figure 9. Ils représentent 50,9% de l'inertie totale du nuage de points. Toutes les stations ont été placées sur le plan ; les 15 espèces représentées ont toutes une contribution supérieure à 2% à l'un au moins des deux axes (voir tableau I). La formation de l'axe I (26,2% de l'inertie du nuage) est essentiellement due à la station 6 (66,6% de contribution à l'axe I) et aux abondances particulières de deux espèces à cette station : *Psammechinus miliaris* (53,6% de contribution et 0,84 de corrélation au carré à cet axe) et *Modiolus modiolus* (13,8% de contribution et une corrélation au carré de 0,73 à cet axe).

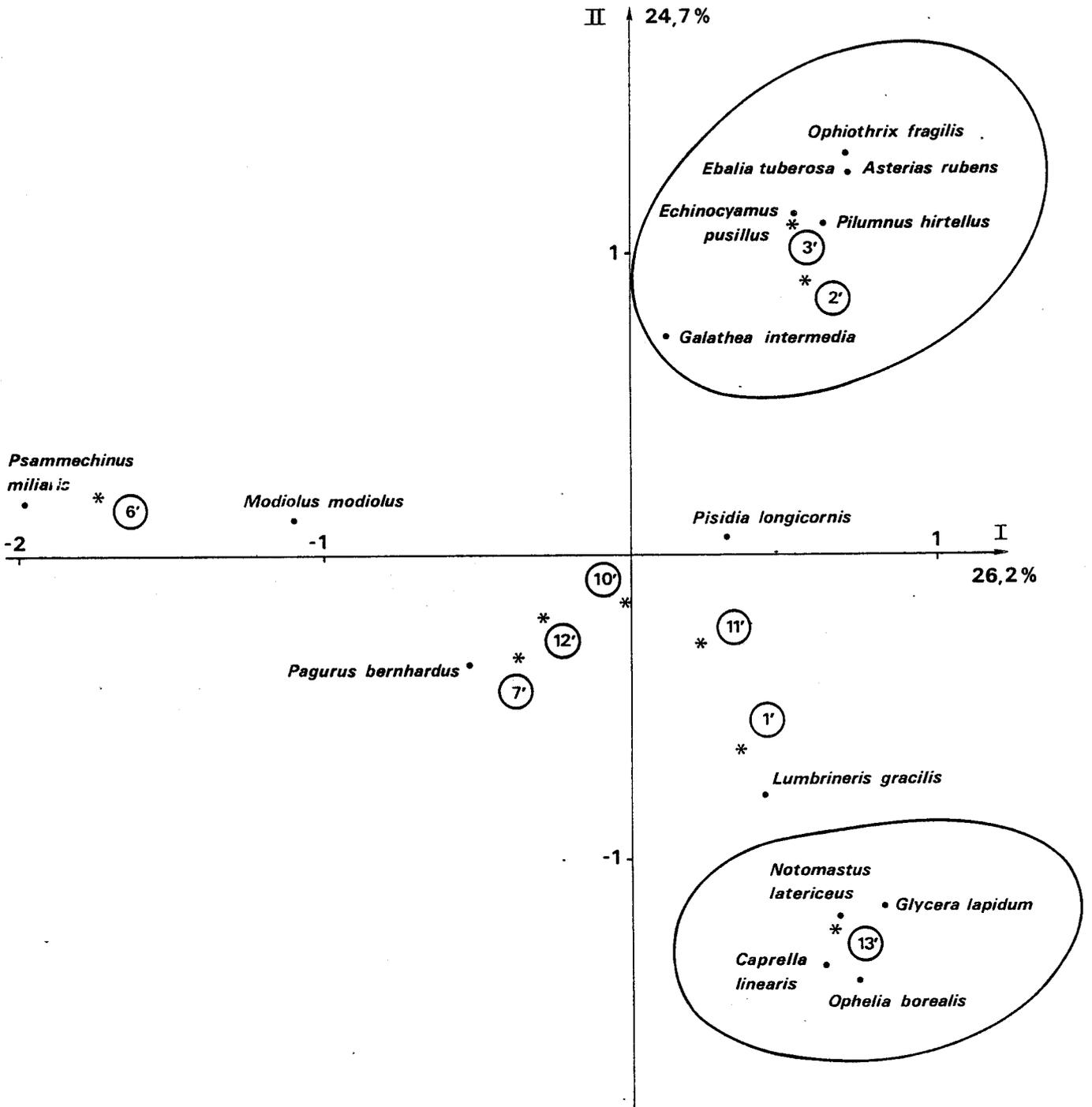


Fig. 9 : AFC effectuée sur les abondances spécifiques des stations du faciès de fort hydrodynamisme

Tableau I : Corrélations au carré et contributions des espèces représentées sur la figure 9

Espèces	AXE I		AXE II	
	Corrélation au carré	Contribution (%)	Corrélation au carré	Contribution (%)
<i>Notomastus latericeus</i>	0,18	4,7	0,57	15,7
<i>Ophelia borealis</i>	0,16	1,3	0,58	4,8
<i>Glycera lapidum</i>	0,18	2,3	0,34	4,7
<i>Lumbrineris gracilis</i>	0,04	0,8	0,11	2,4
<i>Modiolus modiolus</i>	0,73	13,8	0,01	0,2
<i>Caprella linearis</i>	0,13	1,8	0,60	8,9
<i>Galathea intermedia</i>	0,01	0,1	0,42	3,8
<i>Pisidia longicornis</i>	0,39	2,7	0,02	0,1
<i>Pagurus bernhardus</i>	0,20	3,5	0,09	1,8
<i>Ebalia tuberosa</i>	0,22	0,9	0,72	2,9
<i>Pilumnus hirtellus</i>	0,08	1,3	0,24	4,3
<i>Asterias rubens</i>	0,22	0,9	0,72	2,9
<i>Ophiothrix fragilis</i>	0,20	6,8	0,66	24,1
<i>Psammechinus miliaris</i>	0,84	53,6	0,01	0,4
<i>Echinocyamus pusillus</i>	0,10	2,4	0,45	11,5

Les abondances de ces deux espèces ne sont cependant pas remarquables (15 *Psammechinus miliaris* et 9 *Modiolus modiolus*) et ne peuvent être interprétées.

L'axe II (24,7% de l'inertie du nuage) est formé surtout par l'antagonisme des stations 2' (32,4% de contribution) et 13' (38,1% de contribution).

Le groupe des stations 2' et 3' est caractérisé par un cortège typique de l'épifaune vagile des fonds très caillouteux, dominé par les Crustacés Décapodes *Pisidia longicornis*, *Galathea intermedia*, *Pilumnus hirtellus* et *Ebalia tuberosa*, ainsi que par les Echinodermes *Ophiothrix fragilis*, *Asterias rubens* et *Echinocyamus pusillus*.

La station 13' se distingue par son endofaune plus diversifiée que celle des autres stations : *Notomastus latericeus*, *Ophelia borealis*, *Glycera lapidum*. La présence d'*Ophelia borealis* est assez étonnante, mais elle a déjà été récoltée dans de telles conditions, lorsqu'un peu de sable est piégé localement dans les nappes de cailloutis, en raison par exemple, d'un accident de terrain.

Enfin, les stations 1', 7', 11' et 12' sont faiblement corrélées aux 2 axes (corrélation au carré < 0,12) et contribuent peu à leur formation (4,9% de contribution totale à l'axe I, et 4,1% de contribution totale à l'axe II).

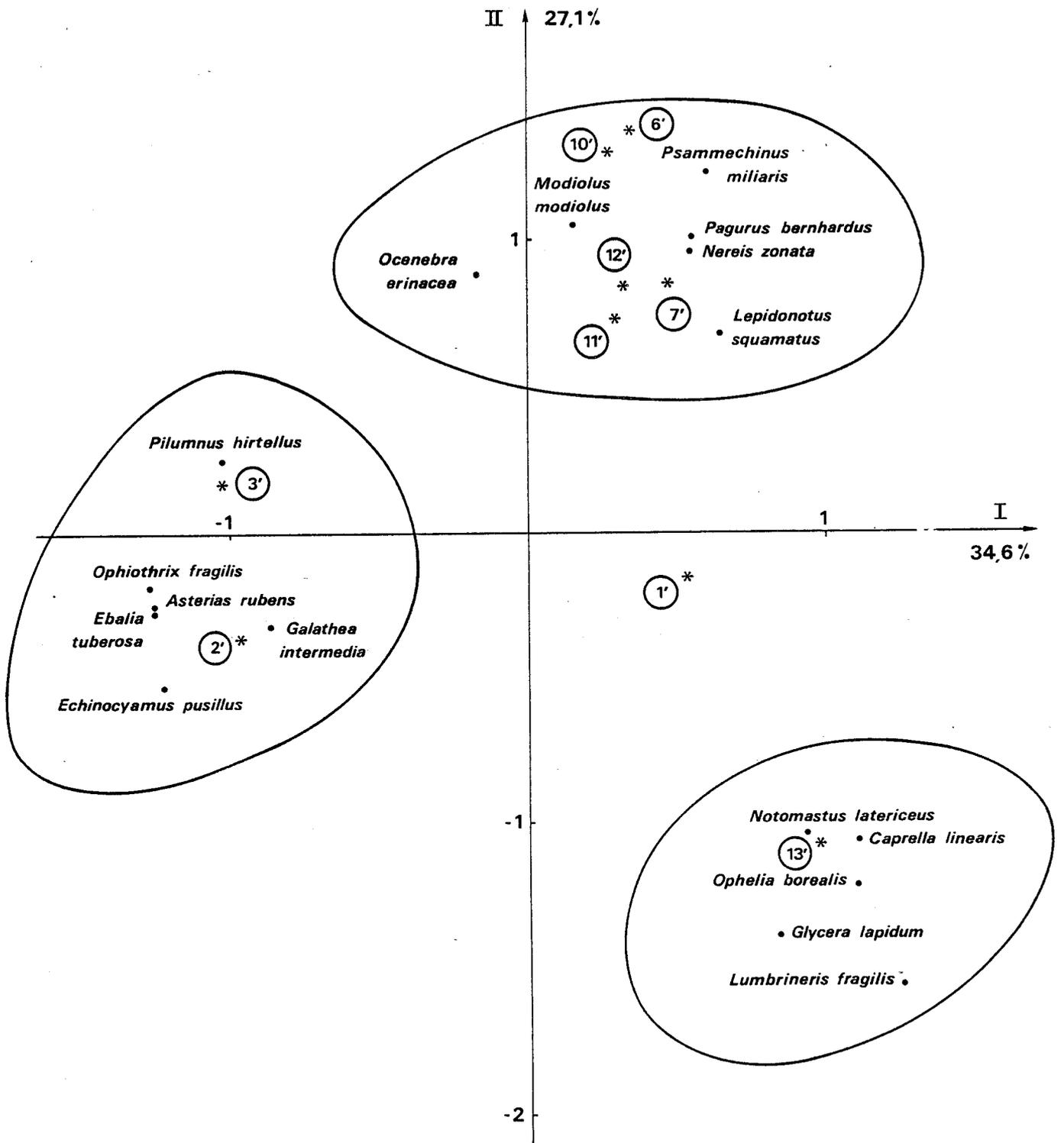


Fig. 10 : AFC effectuée sur les abondances spécifiques des stations du faciès de fort hydrodynamisme (sauf la station 6' en supplémentaire)

- AFC réalisée avec la station 6' en supplémentaire (Fig. 10 et tableau II)

La contribution très importante de la station 6' à l'axe I (66,6%) risquant de masquer d'autres phénomènes, nous avons réalisé une nouvelle AFC en mettant cette station en supplémentaire (Fig. 10) : la structure est modifiée, l'axe I représente 34,6% de l'inertie totale du nuage et sa formation est principalement due aux stations 2' (41,6% de contribution), 3' (17,4%) et 13' (26,9%).

Il oppose donc le groupe des stations 2' et 3', caractérisées par *Ophiothrix fragilis* (26,6% de contribution et 0,81 de corrélation au carré), *Ebalia tuberosa* (3,3% de contribution, 0,91 de corrélation au carré), *Asterias rubens* (3,3% de contribution, 0,91 de corrélation au carré) et *Echinocyamus pusillus* (14,7% de contribution, corrélation au carré = 0,57), à la station 13', caractérisée par son endofaune : *Notomastus latericeus*, *Ophelia borealis*, *Glycera lapidum* et *Lumbrineris fragilis* (17,9% de contribution totale à l'axe I).

L'axe I a presque les caractéristiques de l'axe II de l'analyse précédente, avec une part de l'inertie totale du nuage bien supérieure (34,6% au lieu de 24,7%).

L'axe II, quant à lui, oppose la station 13' (contribution à l'axe II = 41,7%) aux stations 7', 11' et 12' (contributions respectives : 26,3% ; 6,1% ; 17,3%, soit une contribution globale de 49,7%). Sa part de l'inertie totale du nuage est également élevée : 27,1%.

Il oppose donc les 4 espèces de l'endofaune de la station 13' déjà citées (contribution globale à l'axe II = 34,1%, pour des corrélations supérieures à 0,5, voir tableau II), aux espèces communes sur ce type de fond et qui caractérisent le groupe des stations 7', 11' et 12' (44,6% de contribution à l'axe II pour les 6 espèces *Lepidonotus squamatus*, *Nereis zonata*, *Ocenebra erinacea*, *Modiolus modiolus*, *Pagurus bernhardus* et *Psammechinus miliaris*).

Tableau II : Corrélations au carré et contributions des espèces représentées sur les 2 premiers axes de l'AFC du faciès de fort hydrodynamisme, effectuée en mettant la station 6' en supplémentaire (Fig. 10)

Espèces	AXE I		AXE II	
	Corrélation au carré	Contribution (%)	Corrélation au carré	Contribution (%)
<i>Notomastus latericeus</i>	0,43	10,7	0,54	17,0
<i>Ophelia borealis</i>	0,44	3,3	0,53	5,1
<i>Lepidonotus squamatus</i>	0,37	2,2	0,42	3,2
<i>Nereis zonata</i>	0,21	1,2	0,64	4,8
<i>Glycera lapidum</i>	0,22	2,8	0,61	9,9
<i>Lumbrineris fragilis</i>	0,33	1,1	0,51	2,1
<i>Ocenebra erinacea</i>	0	0	0,22	4,7
<i>Modiolus modiolus</i>	0,01	0,2	0,47	10,5
<i>Caprella linearis</i>	0,48	6,5	0,44	7,5
<i>Galathea intermedia</i>	0,49	5,1	0,07	0,9
<i>Pagurus bernhardus</i>	0,20	4,1	0,66	17,5
<i>Ebalia tuberosa</i>	0,91	3,3	0,04	0,2
<i>Pilumnus hirtellus</i>	0,26	4,3	0,02	0,3
<i>Asterias rubens</i>	0,91	3,3	0,04	0,2
<i>Ophiothrix fragilis</i>	0,81	26,6	0,02	0,9
<i>Psammechinus miliaris</i>	0,08	0,7	0,32	3,9
<i>Echinocyamus pusillus</i>	0,57	14,7	0,10	3,4

A partir de cette analyse, plus discriminante que la première effectuée sur l'ensemble des stations du faciès (Fig. 9), nous pouvons définir, non pas un gradient, mais une tendance discontinue dans le sens d'atténuation du courant (SW → NE). Le groupe le plus caractéristique d'un fort courant est situé le plus au Sud-Ouest, à l'exception de la station 1', plus côtière (Fig. 5), qui n'est rattachée à aucun groupe ; le groupe intermédiaire géographiquement (stations 7', 10', 11' et 12', voir figure 5) possède un cortège spécifique banal dans un peuplement de cailloutis, sans dominance d'espèces de fort courant, ni d'espèces endogées des zones de plus faible hydrodynamisme ; enfin, la station 13', située la plus au Nord-Est du faciès (Fig. 5), est la plus riche en faune endogée, indicatrice d'une proportion relativement importante de sable dans le sédiment.

Ce type d'analyse montre bien que, si les variations d'abondance d'une espèce le long d'un gradient ne sont pas toujours fortement corrélées à celui-ci (problèmes de microrépartition, d'hétérogénéité des fonds sous-marins, de fiabilité de l'échantillonnage), l'analyse multivariée permet de dégager une tendance dans la distribution globale de la faune assez fortement corrélée avec ce facteur du milieu.

III.2.4.3. Analyse du gradient d'atténuation du courant

L'analyse factorielle réalisée sur les données relatives à ce faciès ayant montré une structure liée aux variations hydrodynamiques, il nous a paru intéressant de confirmer ce résultat par une méthode d'analyse de gradient. Pour cela, nous avons employé une méthode proposée par LELOEUFF et INTES (1979), dérivée de l'analyse de gradient de WITTHAKER (1967). Le facteur du milieu qui nous intéresse ici est le courant de marée et ses variations. Nous ne disposons pas sur la zone d'étude de données précises de ces variations, mais nous savons que l'atténuation a lieu dans la direction du courant de marée, du Sud-Ouest vers le Nord-Est.

Partant de cette connaissance, nous avons admis que cette atténuation était linéaire (en supposant donc que nous commettons une faible erreur en simplifiant ainsi le problème). De cette façon, l'atténuation du courant peut être représentée sur une droite orientée SW → NE, la station la plus au Sud-Ouest représentant 0% d'atténuation du courant dans le faciès, la station la plus au Nord-Est représentant 100% d'atténuation du courant dans le faciès. Le pourcentage attribué aux stations intermédiaires est proportionnel à leur éloignement par rapport à la première station du gradient.

Dans le cas de ce faciès, les stations sont disposées ainsi :



Nous avons ensuite recherché la valeur centrale (VC) des espèces structurantes du faciès (déterminées par l'AFC), calculée selon l'expression suivante :

$$VC_i = \frac{\sum_{j=1}^n x_{ij} \cdot f_j}{\sum_{j=1}^n x_{ij}}$$

x_{ij} = effectif de l'espèce i dans le prélèvement j

f_j = mesure du facteur du milieu dans le prélèvement j (ici pourcentage d'atténuation du courant à la station j)

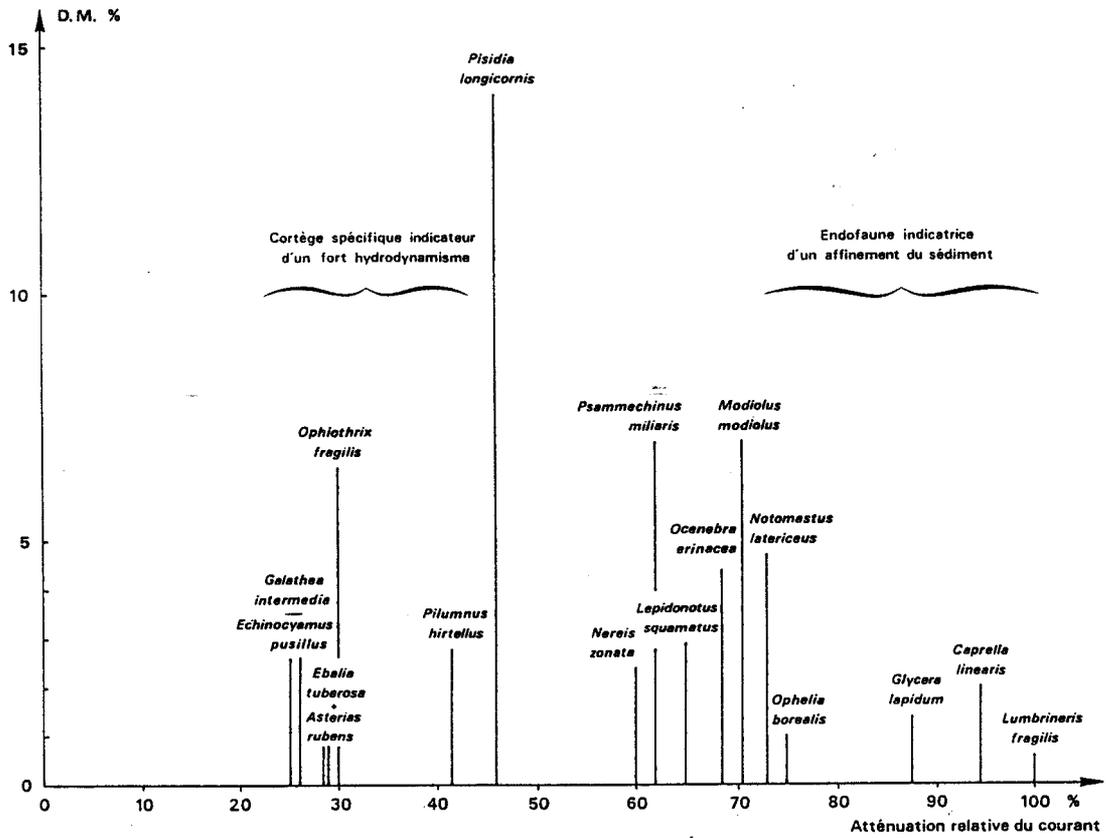


Fig. 11 : Spectre des espèces structurantes du faciès de fort hydrodynamisme le long du gradient d'atténuation du courant SW → NE (abscisse), représentées par leur Dominance Moyenne (D.M.) dans le faciès (ordonnée)

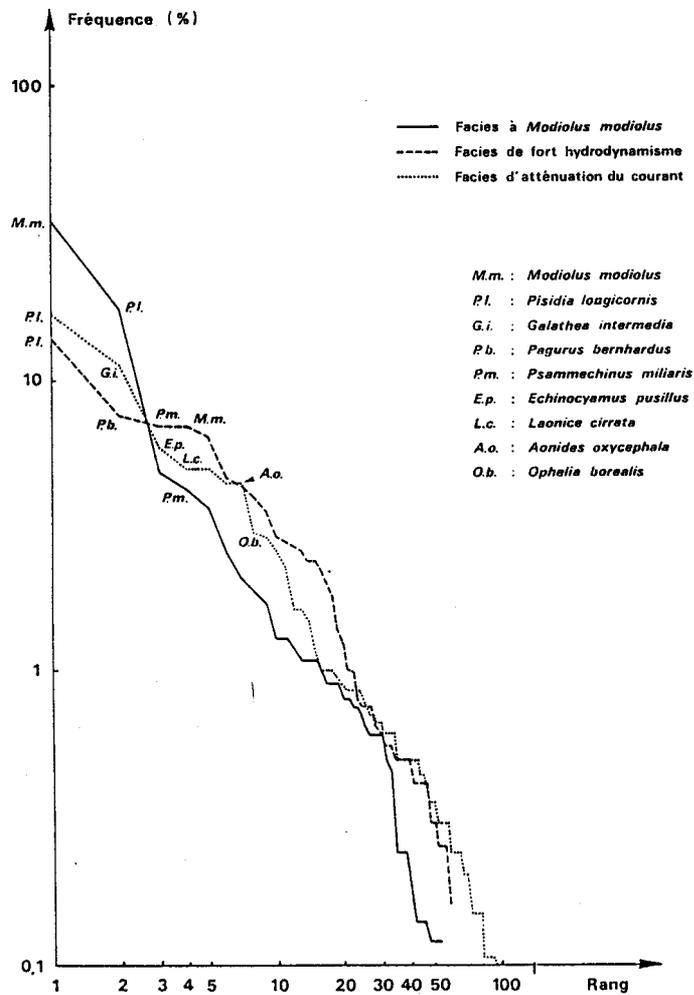


Fig. 12 : Diagrammes Rang-Fréquence réalisés sur les Dominances Moyennes des faciès du large (peuplement des cailloutis)

La valeur centrale ainsi obtenue représente le centre d'inertie de la distribution de l'espèce le long du facteur du milieu considéré.

Les résultats sont exprimés sous la forme d'un spectre de répartition des espèces le long du gradient, chaque espèce étant figurée par sa dominance moyenne (DM) dans le faciès (Fig. 11).

Nous voyons que les espèces sont distribuées pratiquement dans le même ordre que sur l'axe I de l'AFC (Fig. 10). Nous pouvons définir également un groupe d'espèces indicatrices d'un fort hydrodynamisme, et un groupe d'espèces endogées indicatrices d'un affinement du sédiment. La présence de *Caprella linearis* est étonnante en compagnie de cette endofaune, puisque l'espèce vit sur l'épifaune sessile des fonds durs ou caillouteux, en particulier sur des éponges. Nous pouvons supposer que la drague a ramené un caillou de taille plus importante sur lequel l'épifaune sessile abritait l'espèce en quantité importante, à la station 13'. De même, la position extrême de l'Echinoderme *Echinocyamus pusillus* peut surprendre, car l'espèce est inféodée aux fonds grossiers, mais elle est également abondante lorsque les graviers dominent les cailloux (par exemple dans le peuplement de la gravelle à *Amphioxus lanceolatus*).

Une analyse d'un petit nombre de stations à une faible échelle d'observation, comme ici, ne donne que des résultats relatifs et des tendances et ne prétend pas définir de façon absolue et sans risque d'erreur l'affinité écologique d'une espèce pour un facteur du milieu. Cela montre la difficulté qu'il y a à relier les distributions d'espèces à des facteurs écologiques, puisque même dans le cas d'un facteur dominant et très marqué comme le sont les courants de marée dans le Pas-de-Calais, les résultats sont à nuancer. On imagine la difficulté qu'il peut y avoir à interpréter certaines analyses, lorsqu'il y a synergie d'effets de plusieurs facteurs du milieu sans qu'aucun ne soit réellement prépondérant.

La similitude de distribution des espèces structurantes de l'axe I de l'AFC (Fig. 10) le long de cet axe (axe principal d'inertie du nuage de points sur lequel les espèces sont représentées par leur centre d'inertie) et le long du gradient permet d'identifier sans hésitation l'axe I au gradient d'atténuation du courant.

III.2.5. Faciès d'atténuation du courant

III.2.5.1. Description générale du faciès

Ce faciès est défini par les 11 stations situées à l'est du peuplement des cailloutis à épibiose sessile (Stations 15', 19', 25', 26', 27', 31', 33', 34', 39', 47' et 56' de la figure 5) ainsi que par la station 5', située plus à l'ouest du quadrillage (Fig. 5')

La localisation géographique des stations est assez homogène, sauf en ce qui concerne la station 5'. Son cortège spécifique comprend effectivement quelques espèces de l'endofaune affines d'un sédiment moins grossier et plus ensablé, ce qui provoque son rattachement à ce groupe (dans le cadre de l'analyse qualitative de la faune par l'indice d'OCHIAI), bien que les espèces dominantes appartiennent à l'épifaune vagile des fonds caillouteux : *Pisidia longicornis*, *Lepidonotus squamatus*, *Pagurus bernhardus*, *Psammechinus miliaris*, etc... Cette station se différencie des autres stations situées à l'ouest de la zone et appartenant à l'autre faciès par le nombre élevé d'espèces récoltées (56), alors que le nombre moyen d'espèces récoltées dans le faciès de fort hydrodynamisme est de 14 (écart-type = 5).

Les profondeurs prospectées sont très variables, de 17 à 43 m, mais aucune corrélation entre le cortège faunistique et la profondeur n'apparaît.

La figure 8 montre l'évolution du sédiment dans ce faciès.

Le nombre moyen d'espèces est élevé ($N = 43$, écart-type = 11) ainsi que la diversité ($H = 3,9$, écart-type = 0,5).

En effet, aucune espèce n'est très dominante dans ce faciès : même *Pisidia longicornis*, récoltée en grand nombre (jusqu'à 387 individus dans 30 litres de sédiment à la station 31), ne représente pas plus de 16,9% de dominance moyenne.

La figure 12 représente les diagrammes rang-fréquence (DRF) des 3 faciès du large, en terme de dominance moyenne. L'allure des faciès de fort hydrodynamisme et d'atténuation du courant sont comparables bien que les espèces principales, exceptée *Pisidia longicornis*, soient différentes. Ces deux DRF sont plutôt convexes, ce qui indique une bonne diversité due à des abondances du même ordre des espèces principales. Par contre, le DRF du faciès à *Modiolus modiolus* apparaît plus rectiligne en raison de la forte dominance de 2 espèces, *Modiolus modiolus* ($DM = 35,3\%$), *Pisidia longicornis* ($DM = 17,9\%$), et ce, malgré la forte valeur

de l'indice de SHANNON ($H = 3,7$, écart-type = 0,3).

La structure particulière de ce faciès justifie qu'on l'ait séparé du groupe auquel il appartenait dans le dendrogramme ; sa composition spécifique est qualitativement proche de celle du faciès d'atténuation du courant, mais pour des raisons différentes : la présence d'une endofaune assez riche est due à la biodéposition créée par *Modiolus modiolus* et non à une sédimentation naturelle due à l'atténuation du courant. De plus, ces variations de dominance de *Modiolus modiolus* sont trop fortes pour que nous les ignorions.

En ce qui concerne le cortège spécifique du faciès d'atténuation du courant, les points les plus remarquables sont le rang élevé et la forte dominance moyenne (DM) des espèces endogées : *Laonice cirrata* (4ème rang, DM = 5%), *Aonides oxycephala* (6ème rang, DM = 4,6%), *Ophelia borealis* (8ème rang, DM = 3%) et *Notomastus latericeus* (9ème rang, DM = 2,9%). Parmi les espèces de l'épifaune vagile typiques des fonds caillouteux, seules *Pisidia longicornis*, *Galathea intermedia* et *Psammechinus miliaris* sont abondantes. Mais, il y a sur ce type de fond coexistence des espèces habituelles du peuplement des cailloutis et d'espèces endogées indicatrices de l'ensablement des cailloutis, ce qui explique la forte diversité du faciès. L'épifaune sessile semble plus clairsemée, elle est représentée principalement par des Hydraires et des Bryozoaires communs (*Abietinaria abietina*, *Halecium halecinum*, *Electra pilosa*, *Flustra foliacea*) et semble très pauvre en Spongiaires, dont la plupart des espèces n'apprécie pas un ensablement important. Nous pouvons également remarquer la présence d'*Amphioxus lanceolatus* à l'est de ce faciès, espèce caractéristique du peuplement de la gravelle à *Amphioxus lanceolatus*, bien représentée au large du Sandettié (voir carte couleur).

Afin de rechercher la structure fine de ce faciès, nous avons réalisé une analyse factorielle des correspondances (AFC) sur les abondances spécifiques.

III.2.5.2. Interprétation de l'AFC

La matrice utilisée pour cette analyse est de dimension (80 ; 12) : nous avons éliminé toutes les espèces qui n'étaient présentes qu'une fois dans le faciès (38 espèces), elle est donc constituée par les 80 espèces retenues et les 12 stations du faciès.

Les deux premiers axes matérialisés sur la figure 13, représentent

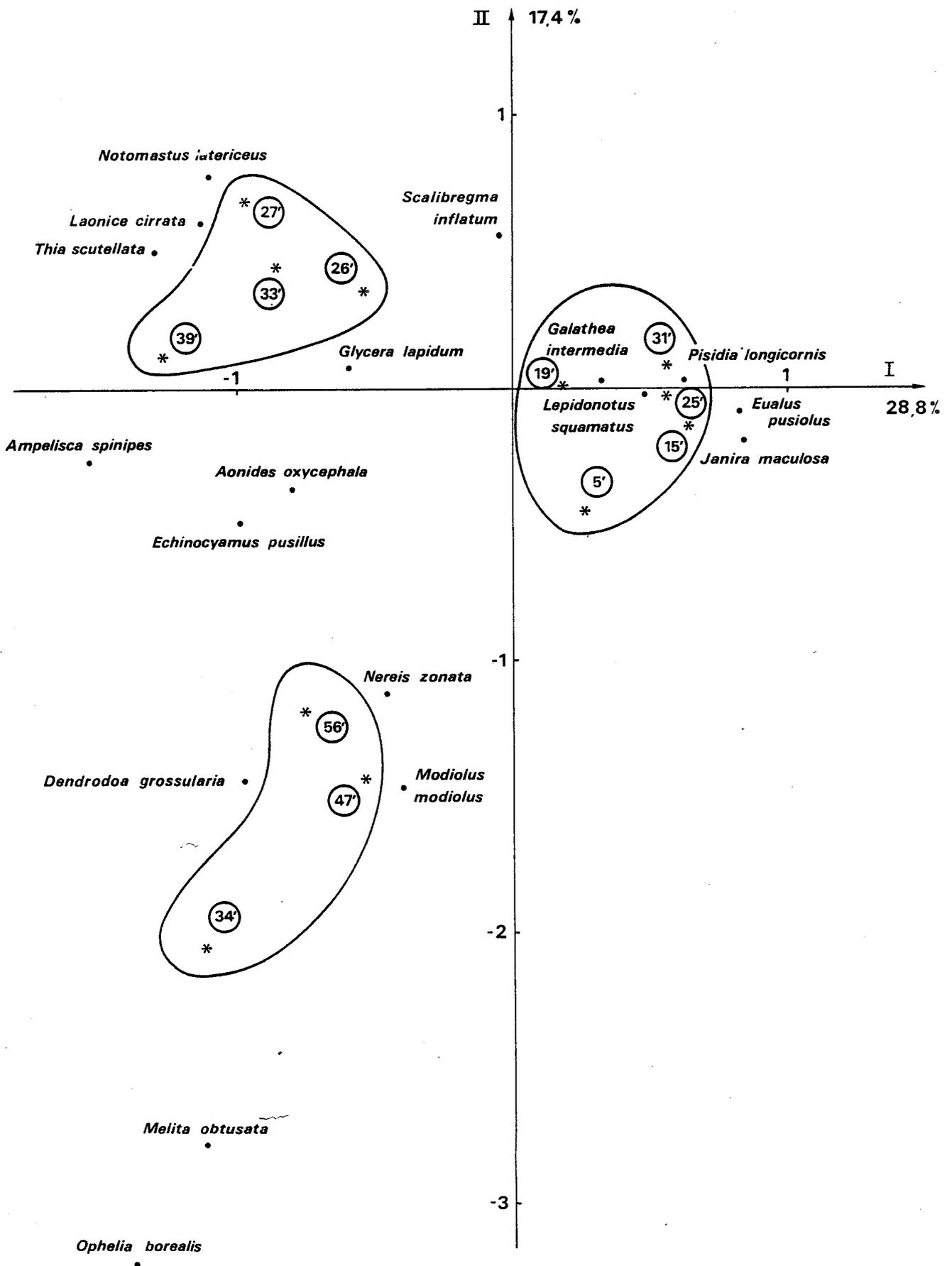


Fig. 13 : AFC réalisée sur les abondances spécifiques des stations du faciès d'atténuation du courant

respectivement 28,8% et 17,4% de l'inertie totale du nuage.

Les stations qui participent le plus à la formation de l'axe I sont, d'une part les stations 15', 25', 31' (soit une contribution globale de 37,8%) et d'autre part les stations 27', 33' et 39' (contribution globale à l'axe I = 40,2%). Le premier groupe est caractérisé par des espèces de l'épifaune vagile (*Pisidia longicornis*, *Galathea intermedia*, *Lepidonotus squamatus*, *Janira maculosa* et *Eualus pusiolus*, soit une contribution à l'axe I de 30%) alors que le second l'est par des espèces endogées (*Laonice cirrata*, *Notomastus latericeus*, contribution globale = 19,1%). D'autres espèces endogées contribuent également à la formation de cet axe : *Aonides oxycephala* (6,6%) et *Ophelia borealis* (4,5%). Le tableau III donne les corrélations au carré et contributions des espèces représentées sur la figure 13.

Tableau III : Corrélations au carré et contributions des espèces représentées sur la figure 13

Espèces	-AXE I		AXE II	
	Corrélation au carré	Contribution (%)	Corrélation au carré	Contribution (%)
<i>Laonice cirrata</i>	0,60	12,4	0,21	7,3
<i>Aonides oxycephala</i>	0,57	6,6	0,13	2,6
<i>Notomastus latericeus</i>	0,52	6,7	0,23	4,9
<i>Ophelia borealis</i>	0,12	4,5	0,66	41,4
<i>Scalibregma inflatum</i>	0,01	0	0,17	2,2
<i>Lepidonotus squamatus</i>	0,47	0,8	0,01	0
<i>Nereis zonata</i>	0,03	0,5	0,17	4,7
<i>Glycera lapidum</i>	0,57	3	0,01	0,1
<i>Modiolus modiolus</i>	0,02	0,2	0,28	4,8
<i>Ampelisca spinipes</i>	0,52	2,8	0,02	0,1
<i>Melita obtusata</i>	0,11	0,8	0,69	8,3
<i>Janira maculosa</i>	0,31	1,8	0,01	0,1
<i>Eualus pusiolus</i>	0,47	0,8	0,01	0
<i>Galathea intermedia</i>	0,34	4,2	0	0
<i>Pisidia longicornis</i>	0,91	22,3	0,01	0,1
<i>Thia scutellata</i>	0,46	0,3	0,09	0,1
<i>Echinocyamus pusillus</i>	0,48	7,8	0,11	3
<i>Dendrodoa grossularia</i>	0,09	0,8	0,18	2,8

L'axe I oppose donc des espèces de sédiments grossiers (voir analyse granulométrique de la station 15', fig. 8) à des espèces endogées vivant dans un sédiment plus fin (voir analyse granulométrique station 47' ou 56', fig. 8) ; il sépare d'un côté le groupe des stations les plus occidentales du faciès (stations 5', 15', 19', 25' et 31') et de l'autre

côté le groupe oriental du faciès (stations 26', 27', 33', 34', 39', 47' et 56').

Là encore, le facteur dominant représenté par l'axe I semble être la diminution du Sud-Ouest vers le Nord-Est des courants de marée.

L'axe II est formé par l'éclatement du groupe oriental cité plus haut en deux sous-groupes (Fig. 13) : celui formé par les stations 26', 27', 33' et 39' (contribution à l'axe II = 22,4%) et celui formé par les stations 34', 47' et 56' (contribution à l'axe II = 76,2%), alors que le groupe occidental ne contribue pas du tout à la formation de cet axe (1,4% de contribution due aux stations 5', 15', 19', 25' et 31').

Les stations 34, 47 et 56 sont situées en pied de banc sableux (Fig. 5) et sont essentiellement caractérisées par la présence d'*Ophelia borealis* (0,66 de corrélation, 41,4% de contribution), Annélide caractéristique des bancs sableux de la région (SOUPLET et coll., 1980 ; PRYGIEL, 1987). Les autres espèces abondantes à ces stations sont communes dans les cailloutis ensablés : *Melita obtusata* (0,69 de corrélation, 8,3% de contribution) dont la répartition s'oppose souvent à celle de *Melita gladiosa*, qui, elle, préfère les fonds très caillouteux, et *Dendrodoa grossularia*, Ascidie indicatrice en zone subtidale d'un ensablement des cailloutis (paragraphe III.3).

Les stations 26', 27', 33' et 39' sont situées dans la souille entre les bancs. *Ophelia borealis* n'y a pas été récoltée, mais l'endofaune présente est caractéristique d'un affinement du sédiment (DAVOULT et RICHARD, 1986) : *Laonice cirrata* (contribution = 7,3%), et *Notomastus latericeus* (contribution = 4,9%), que l'on rencontre souvent dans des sables hétérogènes (DAVOULT, 1986).

Nous pouvons donc décrire ce faciès en le divisant en trois parties :

- un groupe occidental (stations 5', 15', 19', 25' et 31'), dominé par une épifaune vagile ; l'endofaune est représentée mais peu dominante (H moyen du groupe = 3,7, écart-type = 0,6 et E moyen = 0,64, écart-type = 0,09).

- un groupe intermédiaire (stations 26', 27', 33', 39'), situé dans la dépression entre les bancs sableux du Sandettié et de l'Out Ruytingen (Fig. 3), dans lequel l'endofaune est commune aux zones de cailloutis ensablés et de sables hétérogènes (H moyen = 4,1, écart-type = 0,3 et E moyen = 0,77, écart-type = 0,02).

- un groupe plus oriental, constitué de stations situées au pied du Sandettié (stations 47' et 56') et de l'Out Ruytingen (station 34'), et surtout caractérisé par la présence de l'Annélide *Ophelia borealis*, espèce caractéristique des bancs sableux de la région (H moyen = 4,2, écart-type = 0,2 et E moyen = 0,83, écart-type = 0,03)

Comme dans le cas du faciès de fort hydrodynamisme, cette structure suggère également une tendance discontinue dans l'orientation SW → NE de l'atténuation des courants de marée, que nous avons voulu confirmer par la méthode d'analyse de gradient déjà utilisée pour le précédent faciès.

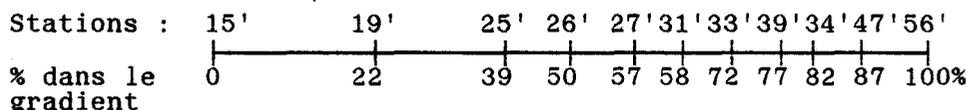
III.2.5.3. Analyse du gradient

Nous avons repris le même raisonnement et avons substitué aux valeurs de variations du courant, dont nous ne disposons pas à cette échelle d'observation, l'éloignement dans la direction SW → NE par rapport à la station située la plus au Sud-Ouest du faciès. Nous avons choisi comme référence la station 15' et non la 5', ce qui permet de répartir les stations du faciès sur l'ensemble du gradient : en choisissant la station 5' comme point 0%, nous aurions obtenu 3 stations sur la zone 0 à 50% d'atténuation du courant et les autres (9 stations) au-delà de 50%.

En commençant le gradient à la station 15', nous plaçons 4 stations dans la zone 0 à 50% du gradient, et 7 au-delà, ce qui représente une distribution plus régulière.

En effet, la variabilité observée a tendance à se corriger sur l'ensemble des stations géographiquement proches, mais elle peut altérer fortement les résultats si un trop petit nombre de données agissent sur une moitié du gradient.

Dans le cas présent, les stations sont réparties ainsi sur le gradient d'atténuation du courant :



Nous avons calculé selon la même méthode que précédemment la valeur centrale des espèces structurantes du faciès et nous les avons représentées sous la forme d'un spectre de distribution sur le gradient, chaque espèce étant figurée par sa dominance moyenne dans le faciès (Fig. 14).

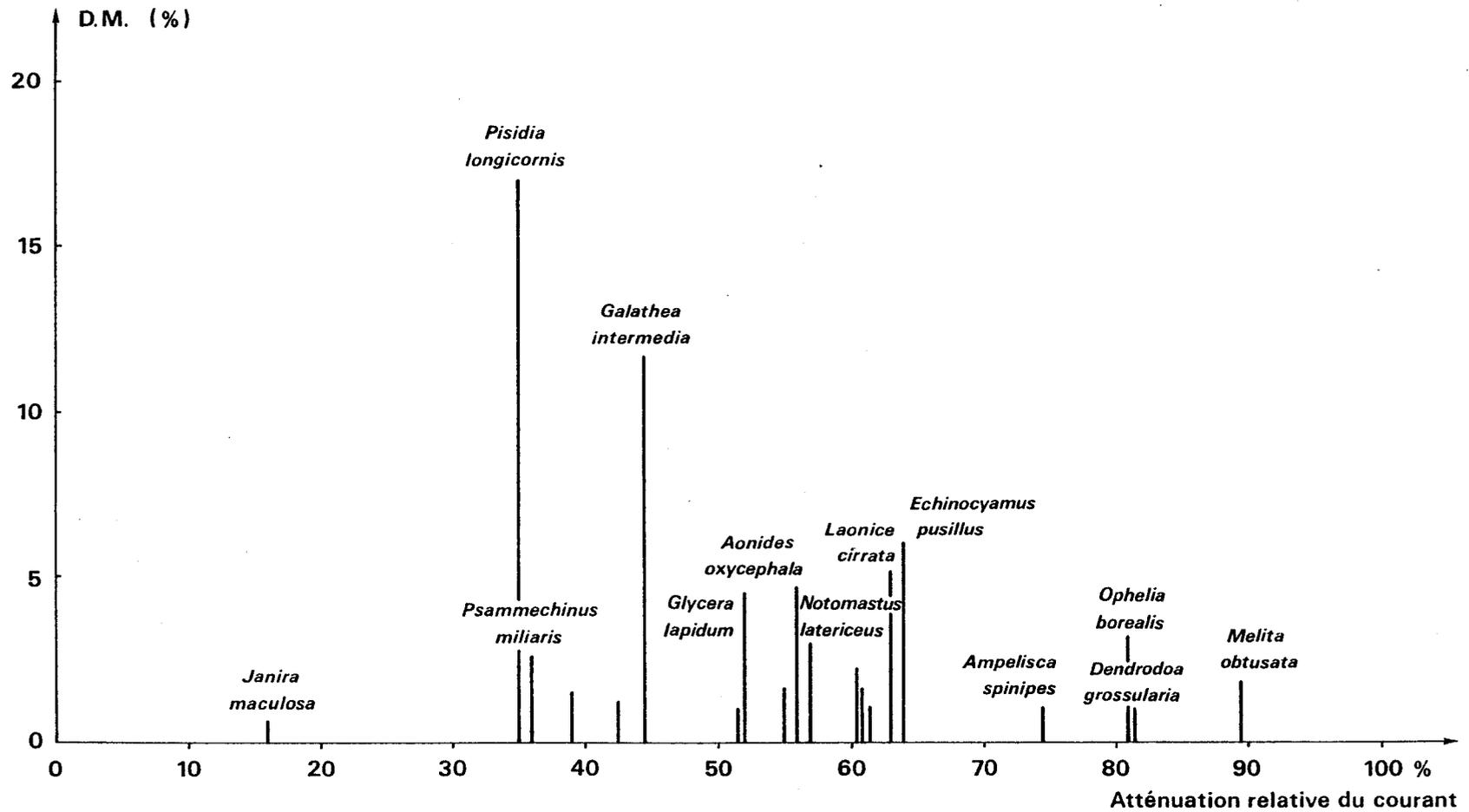


Fig. 14 : Spectre des 20 espèces structurantes du faciès d'atténuation du courant le long du gradient d'atténuation du courant SW → NE (abscisse), représentées par leur Dominance moyenne (D.M.) en ordonnée

Les espèces sont distribuées dans un ordre proche de celui de l'axe I de l'AFC (Fig. 13). Les différences les plus marquées se situent aux extrémités de la distribution, d'une part avec *Janira maculosa*, qui apparaît isolée et est représentée ici comme très caractéristique des fonds les plus grossiers du faciès, et d'autre part avec *Ophelia borealis*, *Dendrodoa grossularia* et *Melita obtusata*, espèces structurantes de l'axe II de l'AFC (Fig. 13), caractéristiques des stations 34', 47' et 56', et qui sont plus isolées des autres espèces sur le gradient que sur l'axe I de l'AFC.

La ressemblance de distribution des espèces sur ce gradient et sur l'axe I montre que ce dernier représente le gradient d'atténuation du courant, mais la partition des espèces "orientales" du faciès par l'axe II de l'AFC, selon la proximité des stations par rapport aux bancs sableux du Sandettié et de l'Out Ruytingen, apparaît également sur le gradient, puisque les espèces caractéristiques des stations 34', 47' et 56' ont une valeur centrale très élevée (> 80%) et se détachent nettement des autres espèces.

Les espèces dominantes du faciès sont préférantes d'un hydrodynamisme important (*Pisidia longicornis*, *Galathea intermedia*), et la dominance des espèces indicatrices de l'atténuation du courant est faible. En effet, les espèces préférantes d'un fort hydrodynamisme se raréfient vers le Nord-Est du gradient mais restent présentes (d'où une dominance moyenne qui reste forte), alors que les espèces indicatrices de l'ensablement et donc de l'atténuation du courant ne sont présentes que dans la partie Nord-Est du faciès (d'où une dominance moyenne faible).

III.2.6. Conclusion sur l'étude des prélèvements du large

Le peuplement des cailloutis à épibiose sessile au large du Pas-de-Calais apparaît donc principalement structuré dans la direction SW → NE d'atténuation des courants de marée, principal facteur responsable dans la région de la distribution des peuplements benthiques (PRYGIEL et coll., 1988). Cette action des courants conditionne ici l'ensablement des cailloutis vers le Nord-Est, qui permet l'installation d'une endofaune assez importante. L'utilisation de la méthode d'analyse de gradient permet d'identifier facilement l'axe I des AFC réalisées à la direction générale SW → NE d'atténuation des courants de marée.

Seul le faciès à *Modiolus modiolus*, présent lorsque la profondeur dépasse 50 m, échappe à ce schéma : ce faciès est situé dans la zone de plus fort hydrodynamisme, au large du cap Gris-Nez, mais la permanence d'une forte densité de *Modiolus modiolus* modifie la nature du substrat par biodéposition. L'affinement du sédiment qui en résulte permet l'installation d'une faune très diversifiée et notamment d'espèces endogées profitant de l'ensablement des cailloutis. Ce faciès est caractérisé par la dominance de *Modiolus modiolus* (35,3% de dominance moyenne) et son grand nombre d'espèces ($N = 53$, écart-type = 14). La diversité est forte ($H = 3,7$, écart-type = 0,3), alors que l'équitabilité reste faible ($E = 0,64$, écart-type = 0,01) en raison de la dominance de *Modiolus modiolus* et *Plisidia longicornis* et du nombre important d'espèces rares (trouvées en un seul exemplaire).

La partie occidentale du peuplement des cailloutis (faciès de fort hydrodynamisme) est assez pauvre en espèces ($N = 14$, écart-type = 5). La plupart de ces espèces appartient à l'épifaune vagile caractéristique des fonds caillouteux. La diversité est relativement élevée ($H = 3,2$, écart-type = 0,6) et l'équitabilité est très forte ($E = 0,86$, écart-type = 0,09) parce que les abondances des espèces sont du même ordre de grandeur. L'épifaune sessile est mieux représentée dans cette partie occidentale du peuplement mais reste assez peu diversifiée comparativement à l'épifaune sessile des faciès côtiers (chapitre III.3.1.4).

La partie orientale du peuplement (faciès d'atténuation du courant) est plus riche en espèces ($N = 43$, écart-type = 11), particulièrement en espèces de l'endofaune. Le gradient d'atténuation du courant est très visible à l'intérieur de ce faciès. Les stations situées au pied des bancs sableux, sont caractérisées par la présence d'*Ophelia borealis* qui donne son nom à la communauté des sables fins à moyens des bancs. La diversité de ce faciès est assez élevée ($H = 3,9$, écart-type = 0,5) ainsi que l'équitabilité ($E = 0,73$, écart-type = 0,1). L'épifaune sessile tend à se raréfier, on note en particulier la quasi-disparition des Spongiaires.

L'ensemble du peuplement des cailloutis à épibiose sessile apparaît assez riche en espèces et très diversifié. La biomasse doit être assez forte, particulièrement dans le faciès à *Modiolus modiolus*, mais elle n'a pu être estimée. A l'échelle d'observation choisie, un facteur du milieu

domine et masque l'éventuelle action d'autres facteurs : le gradient de variation des courants de marée. De plus, l'utilisation des abondances d'espèces récoltées à la drague, même s'il s'agit d'un même peuplement, est d'une imprécision trop grande pour permettre une analyse très fine et exclut d'appréhender la microrépartition des espèces.

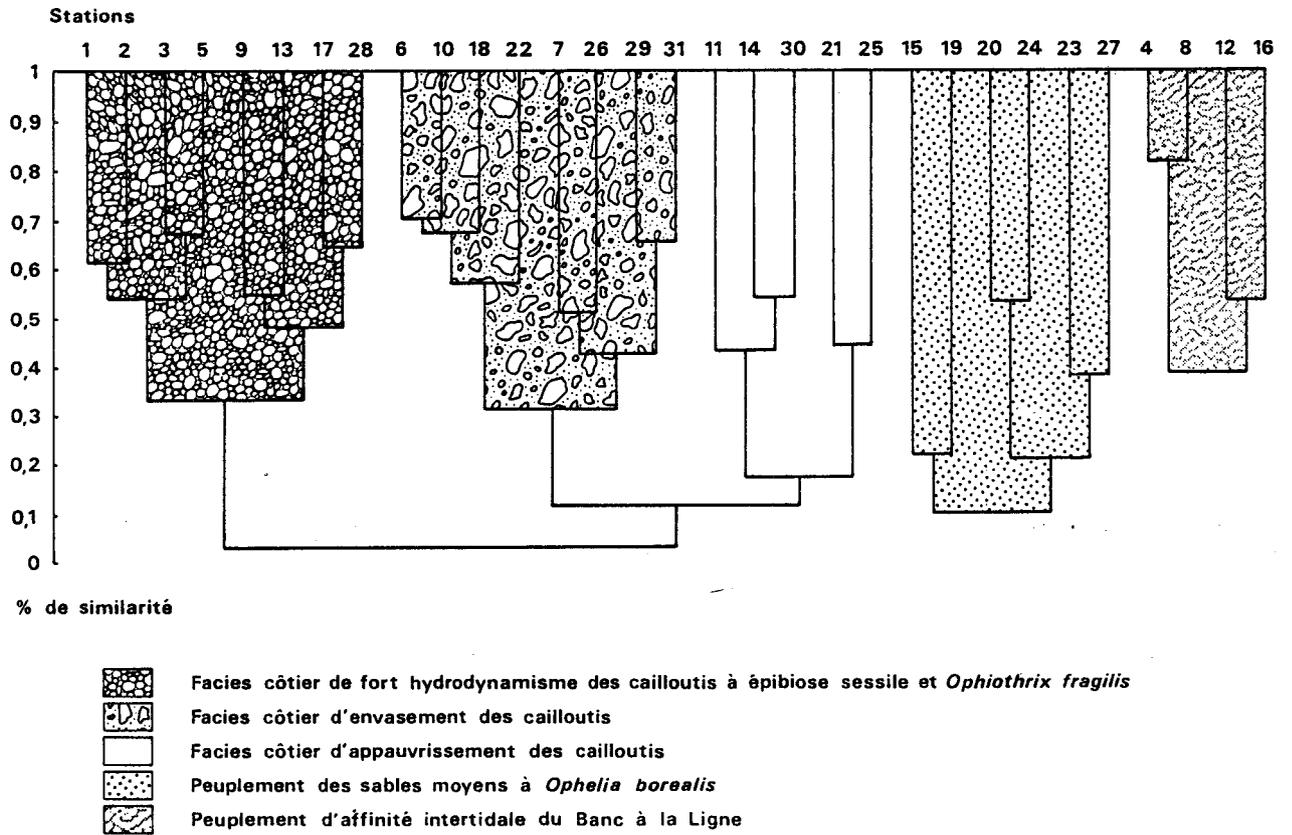


Fig. 15 : Dendrogramme des affinités spécifiques entre stations du quadrillage côtier
(indice d' OCHIAI)

III.3. ETUDE DU QUADRILLAGE COTIER

III.3.1. Analyse globale, délimitation des peuplements et faciès

III.3.1.1. Dendrogramme des affinités spécifiques (Fig. 15)

Ce quadrillage (Fig. 4) a été réalisé à une plus petite échelle d'échantillonnage que le quadrillage du large. Nous considérons toujours que nous pouvons comparer les variations importantes d'abondance et les dominances au sein d'un même peuplement, puisque la drague travaille de la même façon sur un même type de sédiment, ce qui n'est pas le cas lorsqu'il s'agit de comparer des peuplements différents.

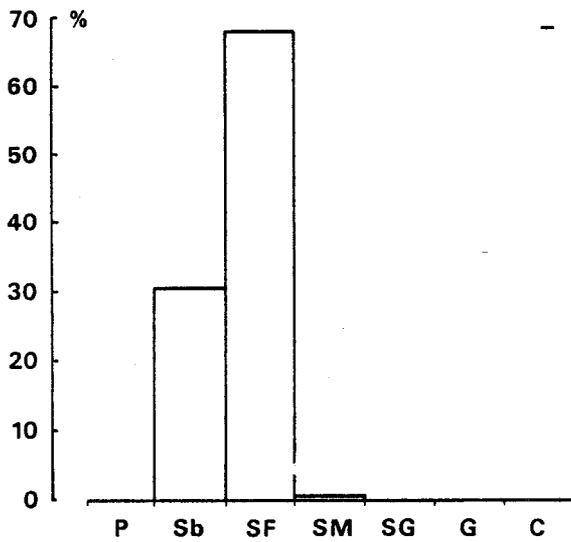
Le premier traitement que nous utilisons est le calcul de la similarité entre stations, au moyen de l'indice qualitatif d'OCHIAI : les peuplements vont être individualisés de façon qualitative, indépendamment des variations d'abondances des espèces. D'autres traitements seront alors effectués sur les unités définies, donc sur des ensembles plus homogènes, pour lesquels l'utilisation des abondances et des dominances a une signification.

Le dendrogramme des affinités spécifiques entre stations (Fig. 15) montre trois unités distinctes :

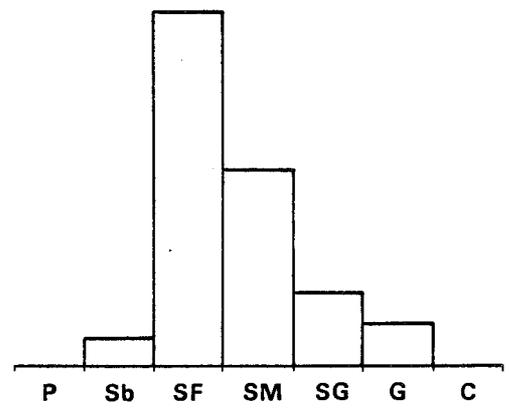
- un grand ensemble de 21 stations (formé à un niveau de similarité très faible de 0,03), subdivisé en trois sous-groupes et constitué par l'ensemble des prélèvements réalisés sur les fonds caillouteux situés dans la zone du large du quadrillage. Cet ensemble est identifié comme appartenant au peuplement des cailloutis à épibiose sessile. C'est l'analyse ultérieure des résultats qui permet de réunir ces trois sous-groupes en une unité (granulométrie, richesse spécifique, dominances) et non le niveau de similarité, pratiquement nul.

- un groupe de 6 stations (reliées à une valeur de similarité de 0,1), situé à la côte, à l'est du quadrillage, constitué de prélèvements effectués dans un sédiment dominé par les sables moyens. Nous avons considéré cet ensemble comme un faciès particulier du peuplement des sables fins à moyens à *Ophelia borealis*, grâce à l'analyse ultérieure.

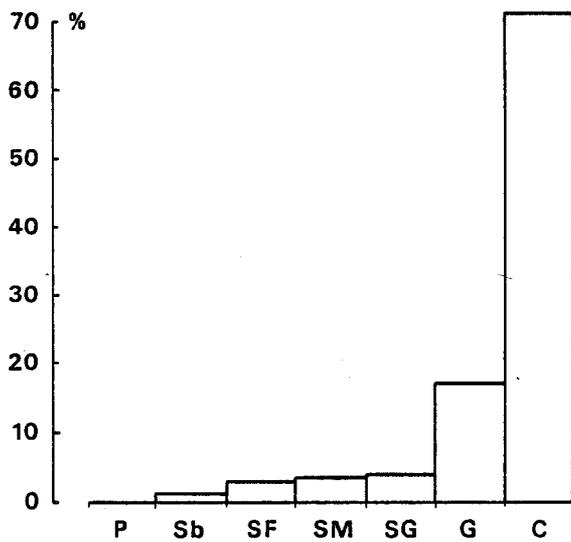
- un groupe de 4 stations (reliées à un niveau de similarité de 0,39), situé à la côte, sur le Banc à la Ligne, banc sableux soudé au Cap Gris-Nez qui sépare la baie de Wissant des fonds caillouteux du large. Le cortège faunistique de ce groupe appartient à la faune sabulicole, mais la dominance d'espèces d'affinité intertidale donne au peuplement du Banc à la Ligne des caractéristiques originales.



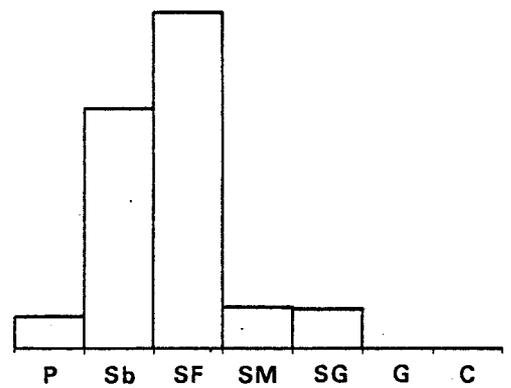
Exemple de sédiment du Banc à la Ligne :
Station 16



Exemple de sédiment du peuplement
des sables à *Ophelia borealis* : Station 27

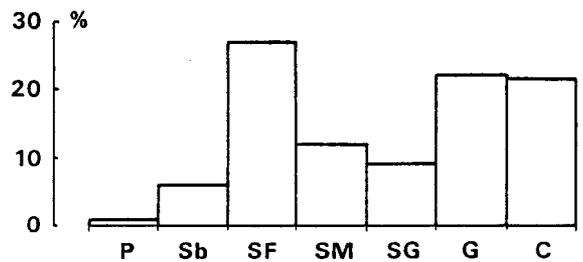


Exemple de sédiment du peuplement
des cailloutis : Station 10



Granulométrie de la fraction sableuse
de la station 31

- P : Pelites
- Sb : Sablons
- SF : Sables fins
- SM : Sables moyens
- SG : Sables grossiers
- G : Gravier
- C : Cailloux



Exemple de sédiment du faciès
d'appauvrissement : Station 21

Fig. 16 : Analyse granulométrique
Histogrammes des fréquences pondérales

Nous allons décrire plus précisément chaque groupe individualisé dans le dendrogramme. Le peuplement à *Ophelia borealis* et celui du Banc à la Ligne seront décrit plus succinctement que le peuplement des cailloutis. Ils n'ont d'intérêt dans notre étude que comme zone de transition.

III.3.1.2. Le peuplement des sables fins à moyens à *Ophelia borealis* de la baie de Wissant (Stations 15, 19, 20, 23, 24 et 27, voir fig. 4)

Le peuplement des sables fins à moyens à *Ophelia borealis* est bien connu en Manche orientale et en Mer du Nord, où il colonise les bancs sableux du large (CABIOCH et GLACON, 1975 ; DESSAINT, 1987 ; PRYGIEL, 1987).

Le faciès de la baie de Wissant est un aspect particulier de ce peuplement. Le nombre d'espèces récoltées est faible, (nombre moyen d'espèces = 11, écart-type = 6).

Le sédiment (fig. 16, station 27) est dominé par les sables fins et moyens, mais contient une fraction non négligeable de sables grossiers et de graviers. Il est proche du sédiment de pied de banc décrit par PRYGIEL (1983).

Les espèces dominantes sont typiques de ce peuplement : *Bathyporeia elegans* (23,5% de dominance moyenne), *Ophelia borealis* (14,7% de DM), *Urothoe brevicornis* (12,1% de DM), *Glycera lapidum* (8,2% de DM) et *Nephtys cirrosa* (6,4% de DM).

L'abondance de *Glycera lapidum* est liée à la proportion assez importante de graviers : cette espèce assez tolérante se rencontre aussi bien dans les cailloutis (pourvu qu'ils soient hétérogènes et que la part de graviers et de sables grossiers soit assez importante), dans le peuplement de la gravelle à *Amphioxus lanceolatus* (SOUPLET et coll., 1980) ou comme c'est le cas ici dans le peuplement à *Ophelia borealis*, quand le sédiment devient plus grossier, en pied de banc par exemple (PRYGIEL, 1983).

Ophelia borealis est élective de ce peuplement, *Bathyporeia elegans*, *Urothoe brevicornis* et *Glycera lapidum* sont préférantes, mais sont également présentes dans le peuplement du Banc à la Ligne.

La diversité n'est pas très élevée ($H = 2,4$, écart-type = 0,9).

III.3.1.3. Le peuplement du Banc à la Ligne

Le Banc à la Ligne se développe en aval du Cap Gris-Nez par rapport au courant dominant de Sud-Ouest ; il est soudé à la côte au niveau du Cap, et présente des dimensions assez modestes (3,5 km de large, 2 km de large).

Les prélèvements réalisés sur le Banc (Stations 4, 8, 12 et 16, fig. 4) forment un groupe bien séparé sur le dendrogramme (Fig. 15). Les espèces récoltées sont toutes sabulicoles. L'espèce dominante est l'Amphipode *Bathyporeia pelagica* (dominance moyenne = 52,4%), surtout abondant aux stations 4 et 8, situées au sommet de ce banc (D = 91% à la station 4 et 98,7% à la station 8). Les autres espèces dominantes sont *Bathyporeia elegans* (DM = 30,2%), *Ophiura albida* (DM = 5,4), *Nephtys cirrosa* (DM = 4,1%) et *Magelona mirabilis* (DM = 1,4%). *Haustorius arenarius*, espèce typiquement intertidale, a également été récoltée à la station 4.

D'autres prélèvements ont été réalisés, à la benne Smith Mc Intyre cette fois, ainsi que des prélèvements de sédiments (CLABAUT, 1988), qui ont mis en évidence la structure particulière du Banc. Trois domaines s'individualisent :

- la pente externe, assez abrupte, constituée d'un sédiment coquillier, hétérogène dans lequel les cailloux ne sont pas rares,

- le sommet du Banc, qui culmine à certains endroits à moins de 1 m au-dessous du zéro hydrographique, dominé par des sables moyens (200 à 315 μm).

- la pente interne du Banc, à l'intérieur de la Baie de Wissant, dominée par des sables fins gris (160 à 200 μm), qui peut présenter localement un léger envasement (jusqu'à 4% du poids du sédiment).

L'étude de la faune a montré que ces trois domaines s'individualisent également par leur cortège spécifique (DAVOULT et CLABAUT, 1988).

Le sommet du banc, en particulier, est dominé par des espèces d'affinité intertidale (*Bathyporeia pelagica*, *Nerine cirratulus* et dans une moindre part, *Haustorius arenarius*) communes dans la région (DAVOULT, 1983) ; la plupart des espèces est caractéristique des bas niveaux de plage, exposés aux vagues (SHACKLEY, 1981 ; ALLEN et MOORE, 1987), et suffisamment mobile pour quitter le sommet du banc quand les conditions sont défavorables. La faible diversité des prélèvements du sommet du banc

concorde avec les hypothèses de MARGALEF (1968) et SANDERS (1968) selon lesquelles les conditions édaphiques instables limitent la diversité spécifique.

La pente interne du banc est dominée par *Bathyporeia elegans*, *Nephtys cirrosa*, *Magelona mirabilis* et *Urothoe brevicornis*, espèces du peuplement à *Ophelia borealis* déjà récoltées à la drague dans la Baie de Wissant, lors du quadrillage.

Le flanc externe est peuplé d'espèces issues des différents peuplements de la région : épifaune sessile et vagile du peuplement des cailloutis, endofaune du peuplement des sables envasés à *Abra alba* et du peuplement à *Ophelia borealis* (DAVOULT et CLABAUT, 1988).

Les différences granulométriques observées entre le sommet du banc et le flanc interne sont insuffisantes pour provoquer une sélection des espèces sabulicoles, généralement assez tolérantes. La différenciation des cortèges spécifiques est imputable à l'action des houles de tempête sur le sommet du banc, ainsi qu'à la faible profondeur de ce sommet ; ces houles sont également responsables de variations granulométriques saisonnières dans la Baie de Wissant (CLABAUT et DAVOULT, sous presse).

III.3.1.4. Le peuplement des cailloutis et ses faciès

21 stations, reliées à 0,03 (Fig. 15) appartiennent à ce peuplement. Trois sous-unités apparaissent au sein de ce groupe que nous décrirons en temps que faciès, mais l'ensemble du peuplement se distingue des peuplements de sédiments sableux par sa richesse spécifique et la dominance de l'épifaune sessile et vagile. L'épifaune sessile, en particulier, est abondante et diversifiée dans cette partie côtière du peuplement des cailloutis, alors qu'elle est apparue plus pauvre au large.

211 espèces ont été identifiées dans les 21 prélèvements effectués dans ce peuplement.

Parmi les trois sous-unités de ce peuplement représentées sur le dendrogramme (Fig. 15), la plus homogène est formée à une valeur de similarité de 0,34 ; elle est constituée des stations situées le plus à l'ouest et au large du quadrillage, en particulier devant le Cap Gris-Nez, où la vitesse du courant de marée est la plus importante ; nous l'avons appelé "faciès côtier de fort hydrodynamisme".

Le deuxième sous-groupe est formé à un niveau de similarité de

0,32 ; il est constitué des stations les plus côtières du peuplement des cailloutis. Un envasement croissant a été observé lors des prélèvements, du Sud-Ouest vers le Nord-Est, et mesuré par analyse granulométrique. Cet ensemble de stations a été nommé "faciès côtier d'envasement des cailloutis".

Le troisième sous-groupe, hétérogène, est formé à une valeur plus faible de similarité, 0,17. Les stations qui le composent sont éparpillées géographiquement et ne forment pas de structure définissable.

Nous verrons plus loin que l'ensablement qui caractérise ces stations et conditionne la présence d'espèces endogées résulte de conditions différentes selon les stations. Nous avons appelé cet ensemble "faciès côtier d'appauvrissement des cailloutis", en raison du nombre d'espèces beaucoup moins élevé que dans les deux autres faciès.

III.3.1.5. Caractérisation des faciès par la distance polaire

Comme nous l'avions fait pour les 3 faciès du large, nous avons utilisé cette méthode pour comparer et caractériser la dissemblance entre les 3 faciès côtiers.

- Comparaison du faciès côtier de fort hydrodynamisme et du faciès côtier d'envasement

- . faciès côtier de fort hydrodynamisme, $x = 119$ sp,
 - . faciès côtier d'envasement, $y = 108$ sp,
 - . nombre d'espèces communes, $a = 71$ sp.
- $K = 0,38$ et $\vartheta = 44,8$ grades.

Les deux faciès appartiennent au même peuplement : $K < \frac{1}{\sqrt{2}}$;

leur dissemblance est essentiellement due à une substitution d'espèces ($\vartheta \approx 50$), en l'occurrence le remplacement d'espèces de cailloutis ne supportant pas un envasement par des espèces d'affinité vasicole.

- Comparaison du faciès côtier de fort hydrodynamisme et du faciès côtier d'appauvrissement

- . faciès côtier de fort hydrodynamisme, $x = 119$ sp.
 - . faciès côtier d'appauvrissement, $y = 61$ sp.
 - . $a = 42$ sp.
- $K = 0,51$ et $\vartheta = 28,6$ grades.

Les deux faciès appartiennent au même peuplement : $K < \frac{1}{\sqrt{2}}$;

leur dissemblance est principalement due à un appauvrissement du nombre d'espèces ($\theta < 50$ grades).

Les seules espèces se substituant à des espèces de fonds grossiers sont quelques espèces endogées profitant de l'ensablement du faciès côtier d'appauvrissement

- Comparaison du faciès côtier d'envasement et du faciès côtier d'appauvrissement

. faciès côtier d'envasement, $x = 108$ sp.

. faciès côtier d'appauvrissement, $y = 61$ sp.

. $a = 54$ sp.

$K = 0,36$ et $\theta = 14,4$ grades.

Les deux faciès appartiennent au même peuplement : $K < \frac{1}{\sqrt{2}}$;

leur dissemblance est surtout due à un appauvrissement important du nombre d'espèces ($\theta \ll 50$ grades).

En effet, seules 7 espèces du faciès côtier d'appauvrissement sont absentes du faciès côtier d'envasement ; ce dernier possède une partie de l'endofaune sabulicole de l'autre faciès, ainsi que les mêmes espèces communes des fonds caillouteux.

Ces trois comparaisons montrent deux évolutions différentes à partir du faciès côtier de fort hydrodynamisme, que nous prendrons comme faciès de référence, parce qu'il est le plus différent des autres peuplements de la région et le plus typique d'un type de sédiment et de conditions hydrodynamiques marquées :

- le faciès côtier d'envasement se situe plus à la côte, dans la zone soumise à l'effet du Cap Gris-Nez lorsque le courant de marée est en flot et à l'effet du Cap Blanc-Nez lorsque le courant de marée est en jusant. Cette tendance à l'envasement des zones côtières est constante dans la région puisque là où le courant est affaibli, plus à l'est, le peuplement des sables envasés à *Abra alba* s'insère entre la côte et le peuplement des sables propres à *Ophelia borealis*.

- le faciès côtier d'appauvrissement, essentiellement défini par un nombre plus faible d'espèces et la part importante de la faune endogée, abrite un faible nombre d'espèces caractéristiques. Il n'a pas de

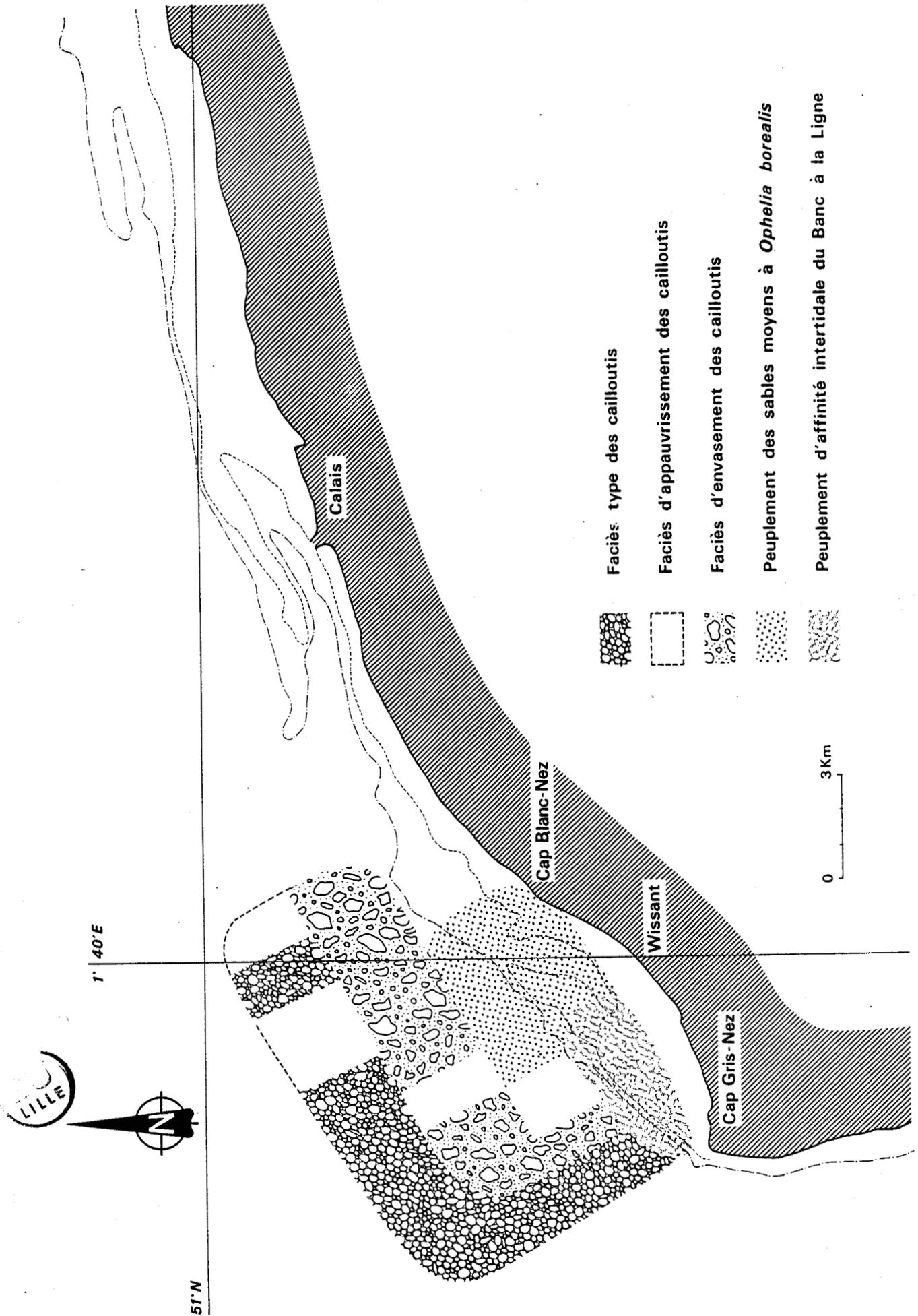


Fig. 17 : Les peuplements benthiques du quadrillage côtier

localisation géographique précise, mais est présent en fonction de conditions locales particulières.

La figure 17 localise ces trois faciès sur le quadrillage, ainsi que les deux peuplements de sédiments sableux définis plus haut.

III.3.2. Le faciès côtier de fort hydrodynamisme

III.3.2.1. Etude bionomique du faciès

Ce faciès est situé devant le Cap Gris-Nez ainsi qu'au large du quadrillage (stations 1, 2, 3, 5, 9, 13, 17, et 28, Fig. 4 et 17).

Le sédiment est presque entièrement constitué de cailloutis (+ 80% du poids total du sédiment). La localisation du faciès sur le quadrillage illustre bien l'effet de cap au large de la Baie de Wissant. Les échantillons ont été réalisés dans ce faciès à des profondeurs de 20 à 43 m (sonde corrigée).

Le tableau IV donne la classification bionomique des principales espèces du faciès en fonction de leur fidélité et de leur constance à ce faciès. Le nombre d'espèces est élevé (N = 56, écart-type = 19), l'épifaune, sessile et vagile, est abondante et diversifiée, alors que l'endofaune est peu représentée.

L'épifaune sessile, en particulier, est importante tant par sa diversité que par son abondance (N = 18, écart-type = 7). Les Spongiaires, notamment, sont présents surtout dans ce faciès : 5 espèces sont électives de ce faciès (*Tethya aurantium*, *Polymastia robusta*, *Ficulina ficus*, *Haliciona oculata* et *Dysidea fragilis*) et 1 espèce est préférante (*Sycon ciliatum*). D'une façon générale, l'épifaune sessile, outre les espèces électives et préférantes (*Disporella hispida*, *crisia eburnea*, *Scrupocellaria scruposa*, *Ascidia mentula*) est plus abondante (Indice de présence Ip important) ou mieux développée (taille maximale supérieure).

Exemples :

- *Abietinaria abietina* : 10% < Ip < 40%, taille maximale = 9 cm,
- *Pomatoceros triquetter* : 20% < Ip < 95%, recouvrement maximal ≈ 75%.

En ce qui concerne l'endofaune et l'épifaune dénombrables, les espèces dominantes sont *Ophiothrix fragilis* (dominance moyenne = 64,4%), *Pisidia longicornis* (DM = 13,1%), *Verruca stroemia* (DM = 3,6%), *Lepidonotus squamatus* (DM = 2,5%) et *Psammechinus miliaris* (DM = 1,3%).

TABLEAU IV : CLASSIFICATION BIONOMIQUE DU FACIES COTIER DE FORT HYDRODYNAMISME DES CAILLIOUTIS

Fidélité Constance	Espèces électives	Espèces préférantes	Espèces indifférentes	Espèces occasionnelles
Espèces constantes	Lagisca extenuata	Verruca stroemia Lepidopleurus asellus Hiatella arctica Ebalia tuberosa	Abietinaria abietina Hydrallmania falcata Alcyonium digitatum Urticina felina Lepidonotus squamatus Pomatoceros triqueter Pisidia longicornis Ophiothrix fragilis	
Espèces communes	Haliclona oculata Potamilla reniformis	Sycon ciliatum Pholoë minuta Perrierella audouiniana Anapagurus hyndmanni Pilumnus hirtellus Disporella hispida	Modiolus modiolus Melita obtusata Gammaropsis maculata Pagurus bernhardus Macropodia rostrata Pycnogonum littorale	Thelepus setosus
Espèces peu communes	Dysidea fragilis Eulalia bilineata Anthura gracilis Nymphon gracile Solaster papposus Ascidia mentula	Melita gladiosa Pandalus montagui Crisia eburnea Scrupocellaria scruposa Styela coriacea	Diphasia attenuata Sabellaria spinulosa Bicellariella ciliata Pandalina brevirostris Echinocyamus pusillus	Sthenelais boa
Espèces rares	Tethya aurantium Dorvillea neglectus Ocenebra erinacea Limacia clavigera Inachus phalangium Maia squinado	Gammarellus homari		Dendrodoa grossularia

Ophiothrix fragilis forme de véritables bancs qui recouvrent entièrement la surface du sédiment ; la densité peut dépasser 2000 ind./m² sans que cela semble beaucoup affecter la diversité du peuplement (paragraphe V.4).

L'importance de ces Ophiures dans ce faciès nous a amené à étudier cette espèce de manière détaillée afin de mieux définir les conditions du milieu qui l'abrite et la dynamique de la population (chapitre V).

L'allure du diagramme rang-fréquence est très rectiligne du fait de la forte dominance de quelques espèces (Fig. 18), et la diversité reste faible en raison de l'abondance d'*Ophiothrix fragilis*, et ce malgré le nombre important d'espèces récoltées ($H = 1,9$, écart-type = 1,1).

III.3.2.2. AFC réalisée sur le faciès

Une AFC a été réalisée sur les abondances spécifiques des prélèvements de ce faciès. La matrice utilisée est de dimension (45 ; 8), elle est donc constituée de 45 lignes (45 variables ou espèces retenues pour l'analyse) et 8 colonnes (8 objets ou stations du faciès). Là encore, seules les espèces présentes dans au moins deux prélèvements ont été retenues.

Les deux premiers axes sont représentés sur la figure 19. Leur inertie est forte, 80,6% de l'inertie totale du nuage pour les deux axes.

L'axe I est essentiellement formé par la station 3 (75,6% de contribution à cet axe, corrélation au carré = 0,95), qui s'oppose au groupe des stations 1, 2, 9, 13 et 28 (contribution globale = 11,5%). Ce sont les abondances de quelques espèces qui individualisent fortement la station 3 : *Lepidonotus squamatus* (contribution = 10,2%, corrélation au carré = 0,97), *Melita obtusata* (contribution = 12,7%, corrélation au carré = 0,84), *Pisidia longicornis* (contribution = 24,5%, corrélation au carré = 0,95) et *Asterias rubens* (contribution = 10,3%, corrélation au carré = 0,89). Ces espèces s'opposent à *Ophiothrix fragilis* (contribution = 17,3%, corrélation au carré = 0,95), abondante aux stations 1, 2, 9, 13 et 28 (500 à 2250 individus dans 30 l de sédiment) et rare à la station 3 (8 individus récoltés). Cependant, les variations d'abondances des autres espèces structurantes de cet axe ne sont pas très fortes et sont en tout cas difficilement interprétables, compte tenu notamment du type d'engin de prélèvement utilisé. Le faible nombre d'Ophiures récoltées à la station 3 est sûrement dû à la topographie plus

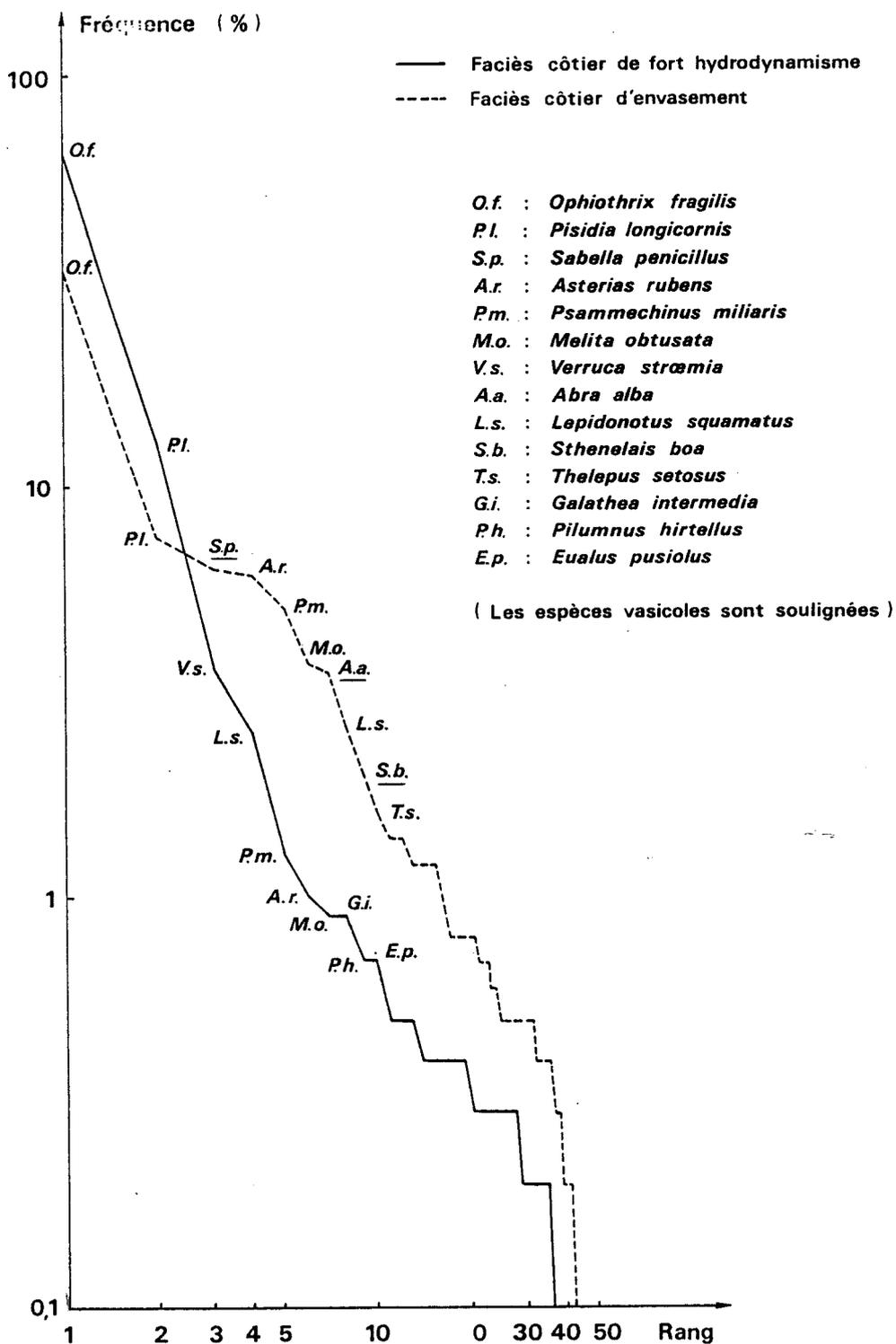


Fig. 18 : Diagrammes Rang-Fréquence réalisés d'après les dominances moyennes spécifiques des 2 faciès

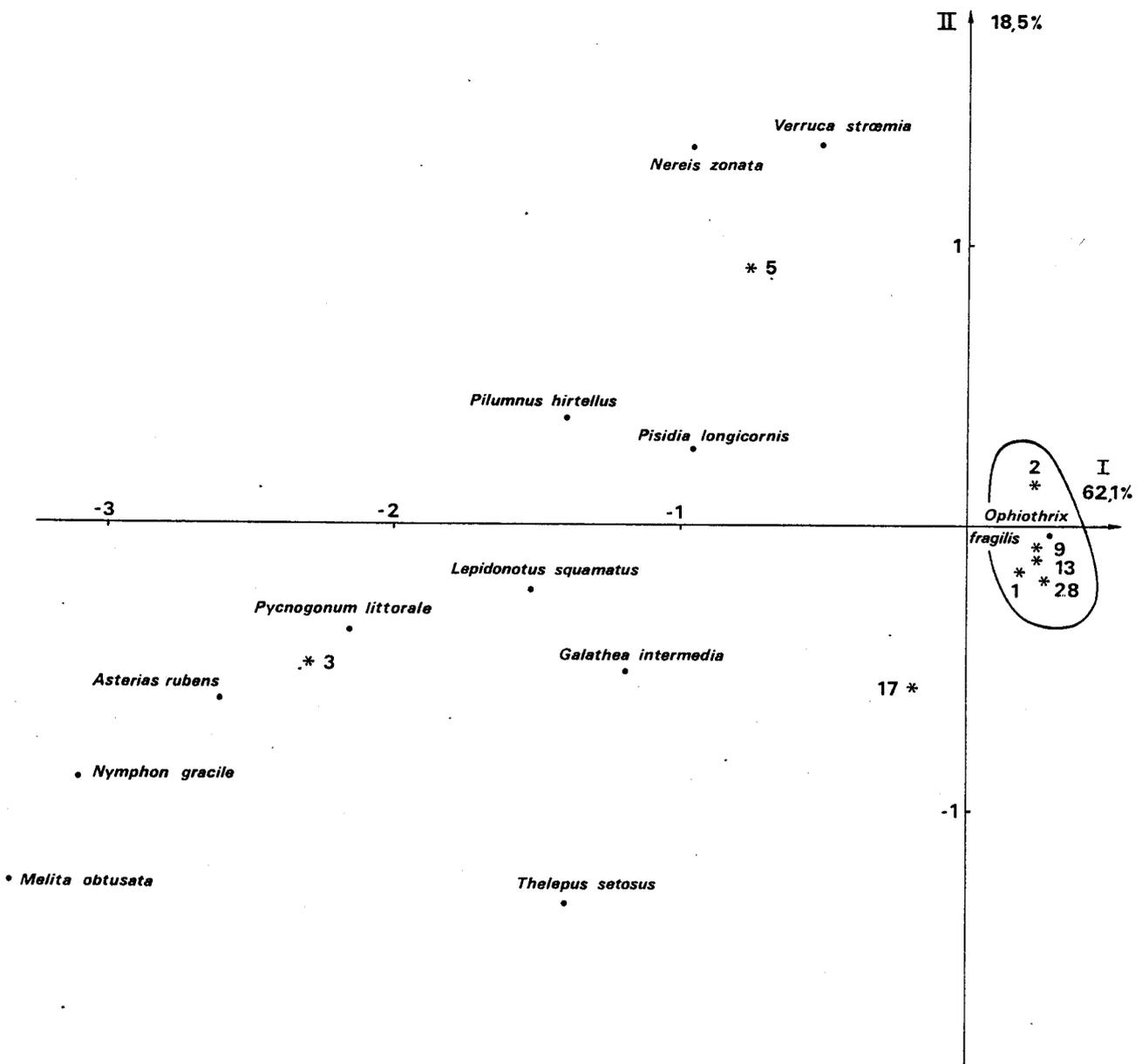


Fig. 19 : AFC effectuée sur les abondances spécifiques des stations du faciès côtier de fort hydrodynamisme

tourmentée des fonds.

L'axe II oppose principalement la station 5 (63% de contribution, corrélation au carré = 0,57) à la station 17 (contribution = 9,7%, corrélation au carré = 0,18). Ce sont les variations d'abondance de *Verruca stroemia* (contribution à l'axe II = 63,4%, corrélation au carré = 0,91) qui opposent ces deux stations : l'espèce est absente de la station 17, alors que 147 individus ont été récoltés à la station 5, ce qui peut s'expliquer par le recrutement de l'espèce, localement très important et de type grégaire.

Il n'y a donc pas d'étalement des stations le long de ces deux axes, et aucune structure écologiquement identifiable n'apparaît. Il semble que le faciès soit homogène puisque 5 stations sont très groupées et que les deux axes principaux sont surtout formés par les variations d'abondance d'un faible nombre d'espèces.

Tableau V : Corrélations au carré et contributions des espèces représentées sur la figure 19

Espèces	AXE I		AXE II	
	Corrélation au carré	Contribution (%)	Corrélation au carré	Contribution (%)
Lepidonotus squamatus	0,97	10,2	0,02	0,8
Nereis zonata	0,29	0,5	0,56	3,5
Thelepus setosus	0,28	1	0,25	3
Verruca stroemia	0,05	1	0,91	63,4
Melita obtusata	0,84	12,7	0,12	6,1
Galathea intermedia	0,70	2,8	0,14	1,8
Pisidia longicornis	0,95	24,5	0,03	2,6
Pilumnus hirtellus	0,91	3,1	0,07	0,7
Nymphon gracile	0,87	2,5	0,07	0,7
Pycnogonum littorale	0,89	3,5	0,03	0,4
Asterias rubens	0,89	10,3	0,05	2
Ophiothrix fragilis	0,95	17,3	0,03	1,8

Afin de tester l'homogénéité du faciès, nous avons refait une AFC sur ces données en supprimant les stations 3, 5 et 17. Les autres stations restent groupées autour de l'origine des axes (Fig. 20).

Là encore, l'axe I représente une forte proportion de l'inertie totale du nuage de points. Il est formé par l'opposition de la station 1 (62,6% de contribution, corrélation au carré = 0,95) et de la station 2 (33,9% de contribution, corrélation au carré = 0,65).

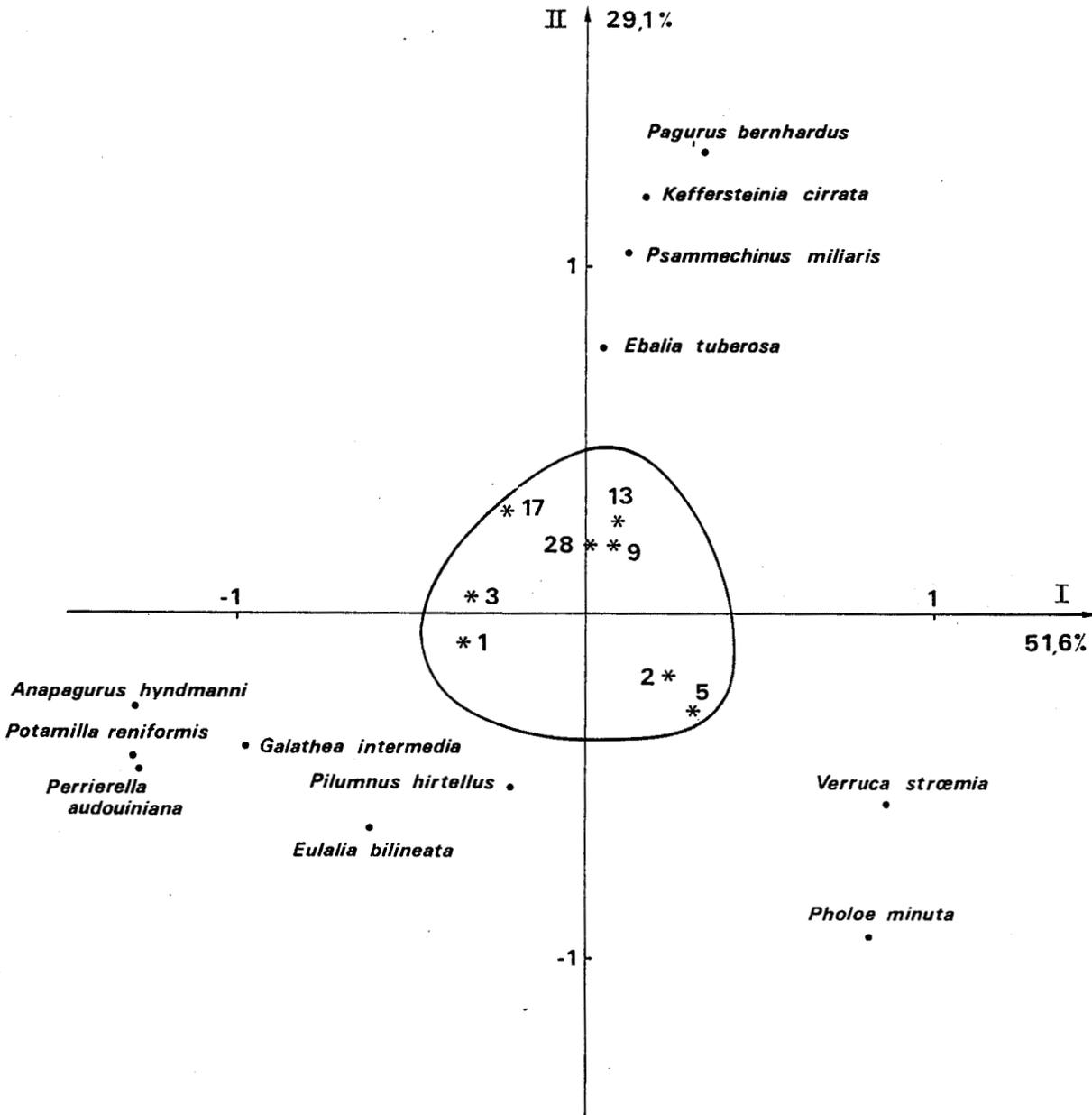


Fig. 20 : AFC réalisée sur les abondances spécifiques des stations du faciès côtier de fort hydrodynamisme (stations 3, 5 et 17 en supplémentaire)

Cette opposition est due aux variations d'abondance de quelques espèces : *Potamilla reniformis* (contribution = 12,6%, corrélation au carré = 0,90), *Perrierella audouiniana* (contribution = 15,6%, corrélation au carré = 0,87), *Galathea intermedia* (contribution = 7,9%, corrélation au carré = 0,86) et *Anapagurus hyndmanni* (contribution = 16,3%, corrélation au carré = 0,94) sont abondantes à la station 1, et caractéristiques du fort hydrodynamisme, mais elles sont également présentes dans de moindres abondances à la station 2 et aux autres stations.

De même pour l'axe II, principalement formé par l'opposition des stations 2 (32,5% de contribution, corrélation au carré = 0,35) et 13 (contribution = 39%, corrélation au carré = 0,71), opposition provoquée essentiellement par les variations d'abondance des espèces suivantes : *Pholoe minuta* (contribution à l'axe II = 4,1%, corrélation au carré = 0,58), présente à 11 exemplaires à la station 2 et absente des stations 9, 13 et 28 ; *Verruca stroemia* (contribution = 23,9%, corrélation au carré = 0,29), présente à 165 exemplaires à la station 2 et faiblement représentée aux stations 9, 13 et 28 (15,22 et 1 individus récoltés) ; *Pagurus bernhardus* (contribution = 3,4%, corrélation au carré = 0,72), absente des stations 1 et 2, faiblement présente aux stations 9 et 13 (2 et 3 individus récoltés) ; *Ebalia tuberosa* (contribution = 2,5%, corrélation au carré = 0,89), dont l'abondance varie de 0 à 4 individus par station ; *Psammechinus miliaris* (contribution = 26,6%, corrélation au carré = 0,74) relativement abondante aux stations 9 et 13 (14 et 38 individus récoltés) et rare à la station 2 (2 individus récoltés).

Nous voyons donc que les variations d'abondances des espèces qui structurent ces deux premiers axes sont faibles. Or, ceux-ci représentent 80,7% de l'inertie totale du nuage. Cela confirme la grande homogénéité du faciès, sûrement provoquée par la forte action de l'hydrodynamisme sur la faune benthique, qui ne permet l'abondance que d'un nombre relativement faible d'espèces, toujours les mêmes. Toutefois, la forte hétérogénéité du biotope crée des habitats variés qui permettent à un grand nombre d'espèces différentes de cohabiter dans le faciès, mais toujours en faible densité.

Le tableau VI donne les contributions et corrélations aux deux premiers axes des espèces représentées sur la figure 20.

Le DRF réalisé sur ce faciès a une allure très rectiligne,

principalement en raison de la forte dominance moyenne d'*Ophiothrix fragilis* et de *Pisidia longicornis* (fig. 18). Les espèces dominantes sont bien caractéristiques des fonds grossiers et fortement hiérarchisées.

Tableau VI : Corrélations au carré et contributions des espèces représentées sur la figure 20

Espèces	AXE I		AXE II	
	Corrélation au carré	Contribution (%)	Corrélation au carré	Contribution (%)
<i>Eulalia bilineata</i>	0,49	1,2	0,50	2,3
<i>Pholoe minuta</i>	0,42	1,7	0,58	4,1
<i>Kefersteinia cirrata</i>	0,01	0	0,42	2,2
<i>Potamilla reniformis</i>	0,90	12,6	0,09	2,3
<i>Verruca stroemia</i>	0,70	32,6	0,29	23,9
<i>Perrierella audouiniana</i>	0,87	15,6	0,11	3,6
<i>Galathea intermedia</i>	0,86	7,9	0,13	2,2
<i>Pagurus bernhardus</i>	0,05	0,1	0,72	3,4
<i>Anapagurus hyndmanni</i>	0,94	16,3	0,05	1,6
<i>Ebalia tuberosa</i>	0,01	0	0,89	2,5
<i>Pilumnus hirtellus</i>	0,14	0,2	0,72	2
<i>Psammechinus miliaris</i>	0,01	0,2	0,74	26,6

III.3.2.3. Caractéristiques du faciès devant le Cap Gris-Nez

Nous avons voulu savoir quelles étaient les caractéristiques du peuplement au pied du Cap Gris-Nez, où les fonds sont plus tourmentés et constitués de grands ridens rocheux et caillouteux. Un dragage a été effectué le 26 juin 1986, ainsi qu'une plongée d'exploration le 6 juillet 1987.

Le dragage, réalisé à une profondeur de 16 à 19 m (sonde corrigée) a permis de récolter une épifaune sessile et vagile assez diversifiée, constituée de 31 espèces, mais aucune espèce endogée n'a été recensée.

L'épifaune sessile est classique du peuplement des cailloutis à épibiose sessile. Les espèces dominantes sont *Sycon ciliatum*, *Tubularia* sp., *Hydrallmania falcata*, mais surtout *Nemertesia antennina*, très abondante et bien développée, et *Halichondria panicea*, qui recouvre à plus de 50% presque chaque caillou remonté.

Musculus discors a également été récoltée en nombre plus important que d'habitude : 24 individus ont été trouvés, notamment au pied des touffes de *Nemertesia antennina*. Si la densité de cette espèce affine des zones de fort courant n'atteint pas celle décrite par CABIOCH (1968), en

Manche centrale dans la Fosse de la Hague, ou au nord de l'île de Batz, l'espèce marque également ici la présence de courants violents. Elle est d'ailleurs la deuxième espèce récoltée en terme d'abondance.

L'espèce la plus abondante est *Asterias rubens*, récoltée à 141 exemplaires dans 30 litres de sédiment dragués, ce qui est exceptionnel. Par contre, seulement 62 individus d'*Ophiothrix fragilis* ont été trouvés, vraisemblablement parce que le fond accidenté ne convient pas à l'espèce, qui préfère des fonds plats.

La plongée effectuée en juillet 1987 à une profondeur de 20 à 24 m (sonde corrigée) a permis de préciser la nature du fond et l'abondance des principales espèces de l'épifaune. Les points culminants sont constitués essentiellement de blocs rocheux, qui rappelle un peu la morphologie des Ridens, seul massif rocheux relativement important de Manche Orientale, et abritant un peuplement remarquable (DAVOULT et RICHARD, 1988). Cette zone est fortement dominée par l'éponge calcaire *Grantia compressa* et surtout l'Anthozoaire *Metridium senile*, qui ne se rencontre à cette profondeur dans la région que sur des épaves. *Metridium senile* forme des massifs compacts pouvant atteindre une surface d'environ 1/4 m².

Les autres espèces fixées abondantes sont *Nemertesia antennina* et *Abietinaria abietina*. De nombreux Décapodes sont présents, surtout *Cancer pagurus*, *Liocarcinus puber*, *Macropodia rostrata* et *Hyas coarctatus*.

La zone proche du Cap Gris-Nez a donc des caractéristiques différentes du peuplement des cailloutis :

- Topographie plus accidentée et présence de gros blocs rocheux.
- Profondeur moindre permettant le fort recouvrement d'*Halichondria panicea*.
- Abondance d'espèces absentes ou très rares dans le peuplement des cailloutis de la région : *Metridium senile* et *Grantia compressa*.
- Présence d'une espèce indicatrice des forts courants : *Musculus discors*.

III.3.3. Le faciès côtier d'appauvrissement des cailloutis

Ce faciès est constitué des stations 11, 14, 21, 25 et 30, regroupées à un niveau de similarité faible de 0,17 (Fig. 15). Il n'a pas d'unité géographique (Fig. 17). L'ensablement et l'appauvrissement qui caractérisent ce faciès semblent résulter de conditions différentes selon

les stations. Ces conditions ont pu être identifiées à certaines de ces stations :

- de gros blocs caillouteux sont présents aux stations 21 et 25 et provoquent une sédimentation localement assez importante (Fig. 16), visible au sonar à balayage latéral (CLABAUT, 1988).

- la station 11 est située sur un ruban sableux, également identifié au sonar à balayage latéral (AUFFRET et coll., 1987), formé sur la nappe de cailloutis et de structure stable.

Le nombre d'espèces récoltées est relativement peu élevé ($N = 30$, écart-type = 11) et la diversité est assez faible ($H = 2,5$, écart-type = 1,6). L'épifaune sessile, en particulier, est assez pauvre ($N = 7$, écart-type = 3). Les seules espèces restant abondantes sont *Sertularia argentea* (l'indice de présence I_p peut atteindre 40%), *Hydrallmania falcata* (I_p peut atteindre 36%) et *Electra pilosa* (I_p peut atteindre 33%). La seule espèce d'éponge récoltée dans ce faciès est *Sycon ciliatum*, qui reste rare.

Le tableau VII donne la classification bionomique des espèces récoltées dans ce faciès. Nous voyons qu'il existe peu d'espèces communes caractéristiques du faciès. *Ophiura sp.* seule espèce élective constante du faciès est sûrement *Ophiura albida*, mais les individus récoltés étaient très petits et n'ont pas permis une détermination sûre. Parmi les autres espèces électives, *Atelectocylus rotundatus* et *Spatangus purpureus* ont été décrites par CABIOCH (1968) comme préférant les cailloutis plutôt graveleux ou ensablés. *Spatangus purpureus*, d'autre part, est décrite comme une espèce caractéristique de la "Boreal offshore gravel association" par HOLME (1966). *Dosinia exoleta*, élective de ce faciès, est décrite par CABIOCH (1968) comme élective de la biocoenose des sédiments grossiers à *Venus fasciata*, allant des sables grossiers dunaires pauvres jusqu'aux sédiments sablo-coquilliers mélangés à des graviers et cailloux pouvant être abondants.

Ophiothrix fragilis est présente dans ce faciès, mais elle est beaucoup moins abondante que dans le faciès côtier de fort hydrodynamisme, et ne semble pas favorisée par un ensablement important. Les observations en plongée autonome montrent que l'espèce s'agglutine sur les cailloux émergeant du sédiment plus fin et fuit les tâches de sable, ce qui confirme ce qu'avait observé CABIOCH (1968) en Manche occidentale.

TABLEAU VII : CLASSIFICATION BIONOMIQUE DU FACIES COTIER D'APPAUVRISSMENT DES CAILLOUTIS

Fidélité Constance	Espèces électives	Espèces préférantes	Espèces indifférentes	Espèces occasionnelles
Espèces constantes	Ophiura sp.		Hydrallmania falcata Sertularia argentea Urticina felina Electra pilosa Pisidia longicornis Ophiothrix fragilis	Pomatoceros triqueter
Espèces communes	Atelecyclus rotundatus	Lumbrineris gracilis Echinocyamus pusillus	Aonides oxycephala Sthenelais boa Abra alba Asterias rubens	
Espèces peu communes	Laonice cirrata Cirratulus cirratus Notomastus latericeus Gastrosaccus spinifer Spatangus purpureus		Glycera lapidum Sabella penicillus Lepidopleurus asellus Pagurus bernhardus Ebalia tuberosa	Abietinaria abietina Alcyonium digitatum Lepidonotus squamatus
Espèces rares	Dosinia exoleta Atylus swammerdami	Anaitides mucosa Upogebia deltaura	Golfingia elongata Styela coriacea	Sycon ciliatum Modiolus modiolus Hiatella arctica Anapagurus hyndmanni

Des observations en plongée ont montré des accumulations temporaires de sable fin suffisantes pour permettre un recrutement important de *Lanice conchilega* qui disparaît ensuite rapidement (DAVOULT et CLABAUT, 1988).

III.3.4 Le faciès côtier d'envasement des cailloutis

III.3.4.1. Etude bionomique du faciès

Ce faciès est plus côtier par rapport au faciès côtier de fort hydrodynamisme (Fig. 17). Il est situé dans la zone soumise aux effets des Caps Gris-Nez en courant de flot et Blanc-Nez en courant de jusant (stations 6, 7, 10, 18, 22, 26, 29 et 31, voir Fig. 4).

Le sédiment récolté au Sud-Ouest de ce faciès (stations 6, 7, 10 et 18) n'est pas envasé, mais l'envasement apparaît faiblement à la station 22 (les pélites représentent 0,2% de la fraction inférieure à 2 mm) et augmente vers le Nord-Est pour atteindre 4,5% de la fraction inférieure à 2 mm à la station 31 (Fig. 16).

Malgré l'absence d'envasement aux stations 6, 7, 10 et 18, celles-ci abritent déjà, en faible abondance, des espèces d'affinité vasicole qui sont abondantes aux stations 22, 26, 29 et 31, ce qui provoque le regroupement des stations en utilisant l'indice qualitatif d'OCHIAI. Ainsi, *Owenia fusiformis*, *Sabella penicillus*, *Abra alba*, *Mya truncata* ou *Dendrodoa grossularia* sont présentes aux stations 6, 7, 10 et 18 (1 à 15 individus récoltés dans 30 l de sédiment).

Le nombre moyen d'espèces récoltées dans ce faciès est élevé ($N = 53$, écart-type = 11) et la diversité est assez forte ($H = 3,1$, écart-type = 1,6). En effet, contrairement au faciès côtier de fort hydrodynamisme, également riche en espèces mais si fortement dominé par *Ophiothrix fragilis* que la diversité reste faible, aucune espèce ne domine de façon aussi importante le faciès côtier d'envasement. *Ophiothrix fragilis* domine encore largement les stations 6, 10 et 18 (+ de 80% de dominance), mais ne représente plus que 2,8% des individus récoltés à la station 22 et disparaît complètement aux stations 26, 29 et 31. Cette espèce ne semble donc pas supporter un envasement du sédiment supérieur à environ 0,5% de la fraction sableuse.

L'épifaune sessile est moins riche et diversifiée que dans le faciès côtier de fort hydrodynamisme, mais elle est encore bien représentée ($N = 13$, écart-type = 4).

TABLEAU VIII : CLASSIFICATION BIONOMIQUE DU FACIES COTIER D'ENVASEMENT DES CAILLOUTIS

Fidélité Constance	Espèces électives	Espèces préférantes	Espèces indifférentes	Espèces occasionnelles
Espèces constantes	Owenia fusiformis Mya truncata Crangon crangon	Modiolus modiolus Macropodia rostrata	Abietinaria abietina Hydrallmania falcata Urticina felina Lepidonotus squamatus Sthenelais boa Pomatoceros triqueter Electra pilosa Pisidia longicornis Asterias rubens	
Espèces communes	Liocarcinus pusillus	Halecium halecinum Sagartia troglodytes Golfingia elongata Sabella penicillus Aonides oxycephala Gammaropsis maculata	Abra alba Pandalina brevirostris Pagurus bernhardus	Ophiothrix fragilis
Espèces peu communes	Branchiomma vesiculosum Ensis sp. Ampelisca spinipes Urothoe elegans Eurynome aspera Dendrodoa grossularia	Pectinaria koreni Sabellaria spinulosa Caulleriella alatus Nucula nucleus		
Espèces rares	Nephtys hombergii Mysella bidentata Ophiura texturata	Nephtys longosetosa Urothoe brevicornis		

Les Spongiaires disparaissent à l'exception de *Sycon ciliatum*, présente mais rare. Les espèces les plus abondantes dans ce faciès sont *Sertularia argentea* (son indice de présence Ip atteint 54% à la station 31), *Hydrallmania falcata* (Ip atteint 40% à la station 10), *Halecium halecinum* qui est préférante de ce faciès, *Pomatoceros triqueter* (Ip atteint 92% à la station 26), *Electra pilosa* (Ip atteint 88% à la station 29), et *Dendrodia grossularia*, également préférante de ce faciès. Les autres espèces récoltées sont rares et peu développées.



Le tableau VIII donne la classification bionomique de ce faciès.

Abra alba et *Sabella penicillus* deviennent abondantes quand l'envasement augmente : 67 *Sabella penicillus* ont été récoltées à la station 29, et 91 à la station 31 ; 26 *Abra alba* ont été récoltées à la station 29 et 95 individus à la station 31. Les espèces vasicoles dominantes du faciès sont *Sabella penicillus* (6,3% de dominance moyenne), *Abra alba* (3,5% de DM), *Sthenelais boa* (DM = 2%), *Cerianthus lloydi* (DM = 1,4%) et *Mya truncata* (DM = 1,2%).

Le diagramme rang-fréquence réalisé sur les dominances moyennes est moins rectiligne que celui du faciès côtier de fort hydrodynamisme (Fig. 18) et montre le rang élevé des espèces d'affinité vasicole.

III.3.4.2. AFC réalisée sur le faciès

Une AFC a été réalisée sur les abondances spécifiques des prélèvements du faciès. La matrice utilisée est de dimension (72 x 8).

Les deux premiers axes sont représentés à la figure 21. Ils représentent 58,3% de l'inertie totale du nuage de points.

L'axe I oppose les stations 6, 10 et 18 (corrélations au carré respectives de 0,84, 0,84 et 0,78 pour une contribution globale de 21,9%) aux stations 29 et 31 (corrélations au carré de 0,57 et 0,77 et contributions de 19,1% et 44,9%). Les stations 6, 10 et 18 ne sont pas envasées, sont faiblement ensablées et sont surtout caractérisées par l'abondance d'*Ophiothrix fragilis* (1000 à 1750 individus récoltés) qui représente 24,3% de contribution à l'axe I (corrélation au carré = 0,96).

Au contraire, les stations 29 et 31 sont les plus envasées du faciès. Elles sont caractérisées par l'abondance de *Sthenelais boa* (corrélation au carré = 0,75, contribution = 2,5%), *Sabella penicillus* (corrélation au carré = 0,72, contribution = 17,4%), *Abra alba* (corrélation = 0,70, contribution = 8,9%), *Asterias rubens* (corrélation

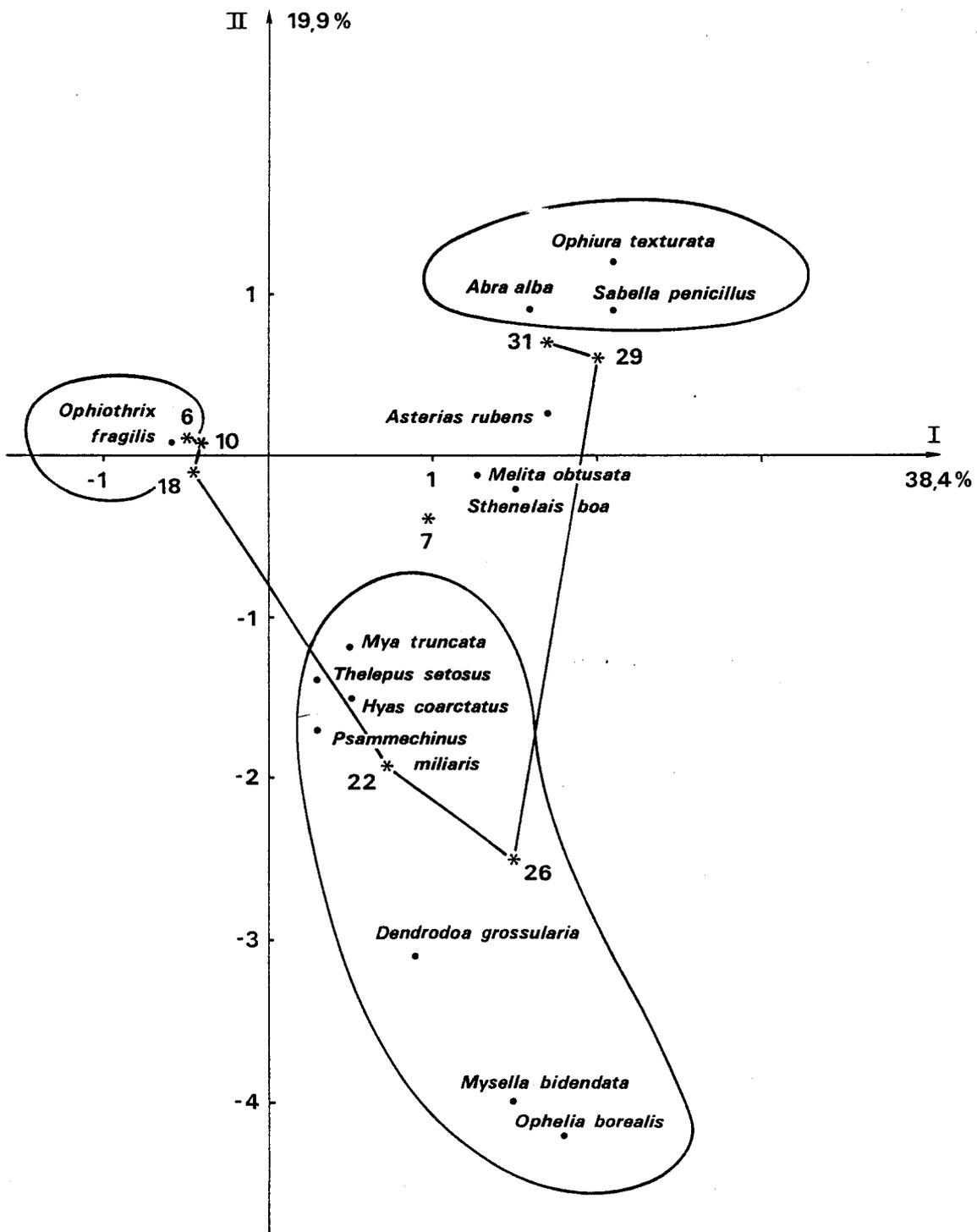


Fig. 21 : AFC effectuée sur les abondances spécifiques des stations du faciès côtier d'envasement

au carré = 0,94, contribution = 11,2%) et *Ophiura texturata* (corrélation au carré = 0,50 ; contribution = 5,3%), toutes espèces vasicoles, à l'exception d'*Asterias rubens* que l'on rencontre dans différents milieux.

L'axe II oppose les stations 22 et 26 (contribution globale de 48% à cet axe), caractérisées par leur ensablement important, aux stations 29 et 31 (contribution globale de 45,2% à l'axe), assez fortement envasées.

La partition des espèces s'est effectuée selon leur abondance au sein de ces deux groupes de stations : nous retrouvons les mêmes espèces vasicoles qui avaient formé l'axe I ; leur contribution est assez forte mais leur corrélation est bien sûr beaucoup plus faible.

Parmi les espèces présentes aux stations ensablées 22 et 26, nous trouvons *Ophelia borealis* (corrélation au carré = 0,19, contribution = 1,6%), espèce sabulicole qui vit dans les bancs de sable de Manche Orientale et de Mer du Nord ; *Thelepus setosus* (corrélation au carré = 0,67, contribution = 5,3%), espèce des cailloutis supportant bien un ensablement assez important ; *Modiolus modiolus* (corrélation au carré = 0,79, contribution = 3,2%) ; *Mysella bidentata* (corrélation au carré = 0,47 ; contribution = 1,4%), fréquente habituellement dans le peuplement des sables fins envasés à *Abra alba* (PRYGIEL et coll., 1988) ; *Mya truntaca* (corrélation au carré = 0,84, contribution = 3,8%) ; *Psammechinus miliaris* (corrélation au carré = 0,74, contribution = 19,4%) ; et *Dendrodoa grossularia* (corrélation au carré = 0,35, contribution = 9,3%).

La répartition du nuage des points-espèces dans le plan formé par les deux premiers axes de l'AFC évoque la forme d'une parabole ou effet Guttman, ce qui se produit souvent lorsqu'un caractère se trouve naturellement ordonné (VOLLE, 1985). Ici l'ordination des espèces le long de la parabole (Fig. 21) va des espèces typiques des cailloutis (*Ophiothrix fragilis*) jusqu'à des espèces vasicoles (*Abra alba*, *Sabella penicillus*, *Ophiura texturata*), en passant par des espèces des cailloutis sabulicoles tolérantes (*Thelepus setosus*, *Hyas coarctatus*, *Psammechinus miliaris*, *Dendrodoa grossularia*) ou même réellement sabulicoles (*Ophelia borealis*).

Les résultats tant granulométriques que biologiques montrent une assez forte différenciation des résultats dans ce faciès entre la partie Sud-Ouest et la partie Nord-Est. Ils montrent un gradient d'ensablement marqué. Nous avons voulu montrer ce gradient et hiérarchiser les espèces



Fig. 22 : Spectre des 20 espèces dominantes du faciès côtier d'envasement le long du gradient d'envasement

principales sur celui-ci au moyen d'une analyse de gradient, telle que nous l'avions fait aux paragraphes III.2.4.3. et III.2.5.3.

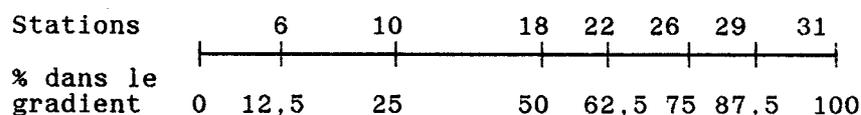
Tableau IX : corrélations au carré et contributions des espèces représentées sur la figure 21

Espèces	AXE I		AXE II	
	Corrélations au carré	Contributions (%)	Corrélations au carré	Contributions
<i>Ophelia borealis</i>	0,03	0,1	0,19	1,6
<i>Sthenelais boa</i>	0,75	2,5	0,02	0,1
<i>Thelepus setosus</i>	0,02	0,1	0,67	5,3
<i>Sabella penicillus</i>	0,72	17,4	0,13	6,2
<i>Abra alba</i>	0,70	8,9	0,23	5,6
<i>Mysella bidentata</i>	0,07	0,1	0,47	1,4
<i>Mya truncata</i>	0,1	0,2	0,57	2,6
<i>Melita obtusata</i>	0,48	3,1	0,01	0,1
<i>Hyas coarctatus</i>	0,03	0	0,84	3,8
<i>Asterias rubens</i>	0,94	11,2	0,02	0,5
<i>Ophiothrix fragilis</i>	0,96	24,3	0,03	1,6
<i>Ophiura texturata</i>	0,50	5,3	0,16	3,2
<i>Psammechinus miliaris</i>	0,02	0,3	0,74	19,4
<i>Dendrodoa grossularia</i>	0,03	0,4	0,35	9,3

III.3.4.3. Analyse du gradient d'envasement

Toutes les stations du faciès étudié sont situées sur une même radiale, exceptée la station 7, plus côtière (fig. 4). Nous n'avons pas compté cette station pour l'analyse, car sa proximité des fonds sableux côtiers lui confère des caractéristiques particulières qui influeraient sur le résultat. La station 14, située sur la radiale, n'apparaît pas car elle appartient au faciès côtier d'appauvrissement (Fig. 15).

Les stations utilisées pour l'analyse de gradient sont réparties ainsi le long du gradient d'envasement, le point de départ correspondant à la station 2 du quadrillage, non prise en compte dans l'analyse :



Nous avons calculé comme précédemment la valeur centrale des espèces dominantes du faciès et nous les avons représentées sous la forme d'un spectre de distribution le long du gradient, chaque espèce étant représentée par sa dominance moyenne dans le faciès (Fig. 22)

Nous voyons que les espèces sont distribuées selon un ordre identique ou presque à celui de l'axe I de l'AFC (Fig. 21).

Ainsi, *Ophiothrix fragilis*, très abondante au Sud-Ouest du gradient et absente au Nord-Est de celui-ci, a la plus faible valeur centrale. L'absence de valeurs centrales plus basses est due au fait que les trois premières stations du gradient sont également non envasées ont des caractéristiques sédimentaires très proches et ne provoquent pas de discrimination sur la répartition des espèces affines des cailloutis : il n'y a pas d'espèce abondante à la station 6, encore présente en faible quantité à la station 10 et absente au-delà. Il n'y a pas de surprise quant à la position relative des espèces le long du gradient. Seule *Abra alba* est située à une valeur centrale plus faible qu'attendue, puisque l'espèce est caractéristique du peuplement des sables fins envasés de la région.

III.3.5. Conclusion de l'étude bionomique du quadrillage côtier

Le peuplement des cailloutis à épibiose sessile présente en zone côtière des aspects sensiblement différents de ceux de la zone du large. Là encore, l'hydrodynamisme joue un rôle important, mais les effets des caps Gris-Nez et Blanc-Nez et la proximité de la côte provoquent également une différenciation du large vers la côte : des bancs très denses d'*Ophiothrix fragilis* sont présents, des faciès se différencient de la côte vers le large. Il y a superposition d'un double gradient : le gradient d'atténuation de l'hydrodynamisme du Sud-Ouest vers le Nord-Est, et le gradient d'augmentation de l'envasement du large vers la côte.

III.4. DONNEES SUR LES PHENOMENES DE TRANSITION ENTRE LES FONDS CAILLOUTEUX ET LES FONDS SABLEUX

Nous avons vu dans le paragraphe III.3.1.3. comment s'effectuait la transition très particulière de la Baie de Wissant vers les cailloutis du large au niveau du Banc à la Ligne, la répartition des espèces sur ce banc étant autant due à une structure particulière qu'à sa position en limite côtière des cailloutis (DAVOULT et CLABAUT, 1988).

D'autres zones de transition entre les domaines sableux et caillouteux existent, principalement au pied des bancs de sable du large, et au niveau des rubans sableux mis en évidence grâce au sonar à balayage latéral (AUGRIS et coll., 1987).

III.4.1. Les rubans sableux

Un ruban sableux, formé sur la nappe de cailloutis au large du Banc à la Ligne, orienté dans l'axe des courants de marée et s'élargissant du Sud-Ouest vers le Nord-Est, a été échantillonné à quatre stations à la drague Rallier du Baty.

Des déplacements des mégarides situées sur ces rubans ainsi que des transits de sable ont été mis en évidence sur des rubans du même type (CLABAUT, 1988), en période de vive-eau. Les phénomènes doivent également se produire sur ce ruban, situé sur une zone de cailloutis soumise à un fort hydrodynamisme. Cependant, ces formations ont une structure générale stable.

Le prélèvement de la station A a les caractéristiques d'un faciès d'ensablement du peuplement des cailloutis à épibiose sessile. L'épifaune, sessile et vagile, domine (rapport Epifaune/Endofaune = 3,4) : *Sycon ciliatum*, *Hydrallmania falcata*, *Sertularia argentea*, *Urticina felina*, *Pomatoceros triqueter* et *Electra pilosa* sont communes pour l'épifaune sessile ainsi que *Ophiothrix fragilis*, *Asterias rubens*, *Pycnogonum littorale* et *Lepidonotus squamatus* pour l'épifaune vagile. Quelques espèces témoignent de l'affinement du sédiment : *Sabellaria spinulosa*, *Aonides oxycephala*, *Sabella penicillus*, *Owenia fusiformis*.

Le rapport Epifaune/Endofaune (Ep/En) diminue rapidement vers le Nord-Est. La station B est pauvre en épifaune sessile, mais est encore dominée par l'épifaune vagile des fonds grossiers (Ep/En = 2,5) : *Pisidia longicornis*, *Ophiothrix fragilis*, *Kefersteinia cirrata*...

Les stations C (Ep/En = 2,1) et D (Ep/En = 0,5) appartiennent au

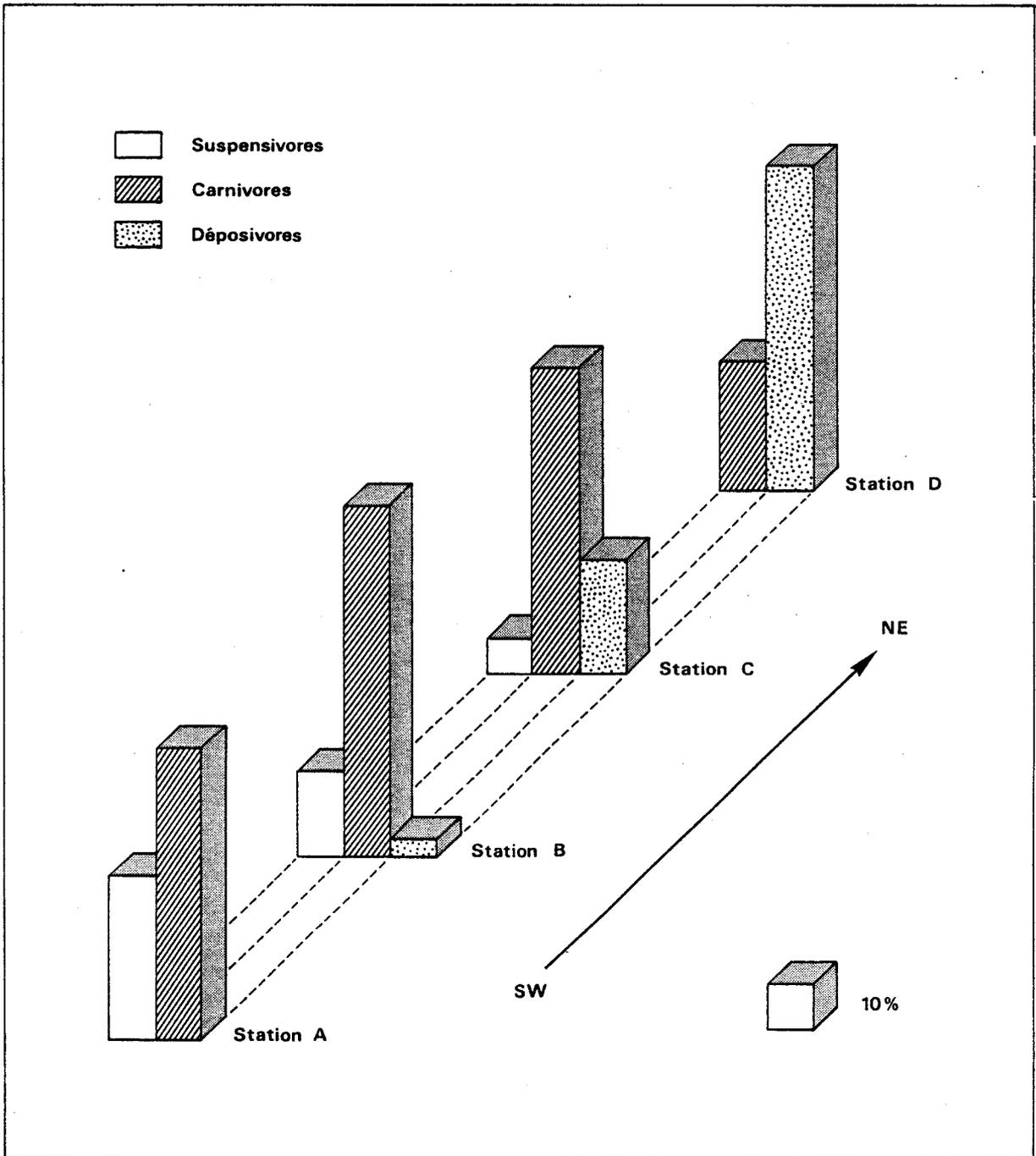


Fig. 23 : Evolution des dominances trophiques
(calculées sur le nombre d'individus recoltés) dans le ruban sableux

peuplement des sables à *Ophelia borealis* et sont dominées par *Ophelia borealis* et *Ophiura albida*, ce qui montre la stabilité du ruban sableux.

La transition est ici progressive et s'effectue par substitution d'espèces de l'épifaune par des espèces endogées. L'étude de la structure trophique des quatre stations de prélèvement (Fig. 23) montre une diminution des suspensivores du Sud-Ouest vers le Nord-Est conjointement à l'augmentation des déposivores. Cette évolution montre bien le passage d'un milieu soumis à un fort hydrodynamisme dans lequel la macrofaune se nourrit principalement aux dépens des apports particuliers transitant avec la masse d'eau et des organismes macrobenthiques eux-mêmes, vers un milieu soumis à un hydrodynamisme atténué, dominé par des sables moyens dans lesquels les organismes peuvent se nourrir des dépôts organiques plus importants.

III.4.2. Transition en pied de banc sableux

Nous n'avons pas étudié la transition fine au niveau de chaque banc sableux du large, mais nous avons pu effectuer des observations en vidéo sous-marine et en plongée autonome au pied de certains bancs et en particulier de la Bassure de Baas, côté terre, devant Boulogne-sur-mer et Wimereux. BOURGAIN (1985) a décrit les peuplements benthiques au large de Boulogne-sur-mer. Il a mis en évidence la présence du peuplement des cailloutis à épibiose sessile au large du banc, et celle du peuplement de l'hétérogène envasé à terre du banc. Ce dernier peuplement est souvent présent dans les dépressions situées entre les bancs sableux du large dans la partie française de la Mer du Nord (PRYGIEL et coll., 1988), mais la transition ne s'effectue pas brutalement entre les fonds sableux et ces fonds grossiers envasés.

Les enregistrements vidéo montrent en pied de banc la présence de voiles sableux très fluides, de quelques centimètres d'épaisseur, sur des cailloutis déjà importants.

L'espèce semblant dominer est *Flustra foliacea*. Les plongées effectuées sur ce site ont confirmé l'abondance de cette espèce, mais également la présence de *Ciocalypta penicillus*, Spongiaire rare dans la région à l'exception du massif des Ridens (DAVOULT et RICHARD, 1988). Parmi les autres espèces récoltées au niveau de ces voiles sableux fluides sur cailloutis, *Pomatoceros triqueter*, *Sabellaria spinulosa*, *Thelepus setosus* et quelques colonies de *Sertularia argentea* et

Nemertesia antennina sont également communes.

La présence simultanée de ces espèces et notamment de *Flustra foliacea*, *Ciocalypta penicillus* et *Sabellaria spinulosa* rappelle le contact entre la roche des Ridens et le sable grossier environnant (DAVOULT et RICHARD, 1988), ainsi que le faciès à *Flustra foliacea* de la biocoenose des fonds durs à *Axinella dissimilis* décrit en Manche Occidentale par CABIOCH (1968), bien qu'il s'agisse ici de fonds caillouteux et non de fonds rocheux.

Ces observations montrent qu'il n'y a pas nécessairement insertion du peuplement de la gravelle à *Amphioxus lanceolatus* entre les fonds sableux et caillouteux.

III.5. SUIVI DE LA STATION 32

La station 32 a été choisie (Fig. 4) pour effectuer un suivi parce qu'elle fait partie des stations soumises à l'effet de cap.

Six dragages ont été effectués à cette station, en mai 1985, avril, juin et septembre 1986, mars et mai 1987.

117 espèces ont été récoltées dans ces six dragages, dont certaines n'avaient pas été trouvées lors du quadrillage effectué en février 1985, en particulier des Bryozoaires et des Mollusques Nudibranches, souvent dégradés pendant le long stockage des prélèvements du quadrillage :

SPONGIAIRE

Raspailia pumila

ANNELIDES

Scalisetosus pellucidus (trouvée sur *Ophiothrix fragilis*)

Phyllodoce laminosa

Pherusa plumosa

PRIAPULIENS

Priapulus caudatus

MOLLUSQUES NUDIBRANCHES

Archidoris pseudoargus

Tritonia hombergi

Dendronotus frondosus

Aeolidia papillosa

BRYOZOAIRE

Reptadeonella violacea

Escharella immersa

Schizoporella unicornis

Schizomavella auriculata

Electra pilosa forme *ellisiana*

CRUSTACE AMPHIPODE

Photis reinhardi

Les autres espèces récoltées sont classiques des fonds caillouteux de la région. Le nombre moyen d'espèces récoltées est élevé (N = 50, écart-type = 13), comme dans les deux faciès côtiers principaux. Aucune différenciation saisonnière nette n'apparaît, si ce n'est l'abondance de jeunes *Psammechinus miliaris* (90 individus récoltés, la plupart < 1 cm de diamètre) et de jeunes *Verruca stroemia* (169 individus) dans le prélèvement de septembre 1986.

D'autres espèces ont été récoltées certaines fois en abondance, comme par exemple *Caprella linearis*, dont 44 individus se trouvaient sur l'éponge *Haliclona oculata* en juin 1986.

Ophiothrix fragilis a été récoltée dans chaque prélèvement, mais son abondance est très variable dans 30 litres de sédiments : 63 à 2500 individus.

La présence d'*Electra pilosa* forme *ellisiana* dans le prélèvement du 26 juin 1986 est également un phénomène saisonnier, puisque cette forme a été récoltée à la même date devant le cap Gris-Nez ainsi que le 5 juin 1987 en plongée au large de Calais (RICHARD, 1987). Cette forme se développe essentiellement sur *Nemertesia antennina* et *Hydrallmania falcata*, elle est décrite comme fréquente sur les côtes belges par PRENANT et BOBIN (1966). Elle semble se développer en juin uniquement, en grande abondance : les conditions semblent alors particulièrement favorables au point que l'espèce couvre complètement et provoque la mort des colonies ainsi "parasitées".

III.6. DONNEES SUR LA REPARTITION ET LA DENSITE DE QUELQUES ESPECES

III.6.1. Données des dragages

Nous avons reporté sur les figures 24, 25, 26, 27 et 28 la répartition de quelques espèces récoltées dans le quadrillage côtier. Parmi les espèces électives du faciès côtier de fort hydrodynamisme, les Spongiaires (Fig. 24) ont la répartition la plus remarquable, de même que *Eulalia bilineata* (Fig. 24), *Anthura gracilis*, *Potamilla reniformis* (Fig. 25) et *Crisia eburnea* (Fig. 28). *Tethya aurantium* est donnée par CABIOCH (1968) comme caractéristique des courants forts supérieurs à 2,5 noeuds en vive-eau moyenne ; *Haliclona oculata* et *Dysidea fragilis* comme caractéristiques des courants de marée dépassant 2,1 noeuds en vive-eau moyenne. D'autres espèces caractéristiques des mêmes conditions selon CABIOCH, ont une répartition moins marquée vers le Cap Gris-Nez (par exemple *Buccinum undatum*, Fig. 27).

La répartition de certaines espèces endogées, caractéristiques de l'ensablement de l'Est du quadrillage ou de l'envasement de certaines stations, est également remarquable (Fig. 25, 26 et 27).

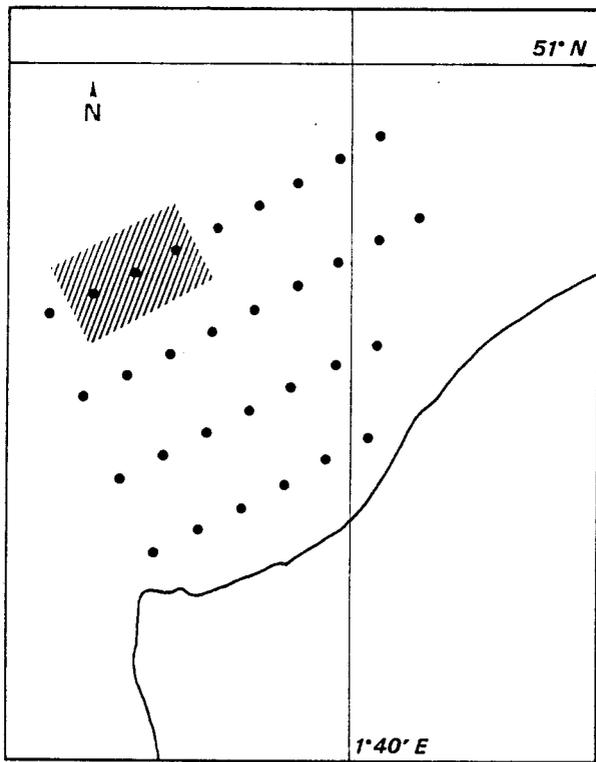
La répartition contrastée (Fig. 28) des trois Haustoridés *Bathyporeia pelagica*, d'affinité intertidale, *Bathyporeia elegans*, typique des sables propres subtidaux et *Urothoe elegans*, d'affinité vasicole (LINCOLN, 1979) illustre bien trois domaines différents rencontrés dans ce quadrillage : le Banc à la Ligne, la Baie de Wissant et le faciès côtier d'envasement des cailloutis.

Une espèce récoltée lors du quadrillage a une répartition particulière en profondeur : il s'agit d'*Halichondria panicea*, qui se rencontre habituellement en zone intertidale et jusqu'à 20 m de profondeur. Elle a effectivement été récoltée, en très grande abondance, devant le Cap Gris-Nez à une profondeur de 16 à 19 m (recouvrement \approx 50%), mais également à la station 5 (sonde corrigée = 43 m), phénomène rare mais déjà signalé par CABIOCH (1968) dans les zones de fort courant de Manche occidentale.

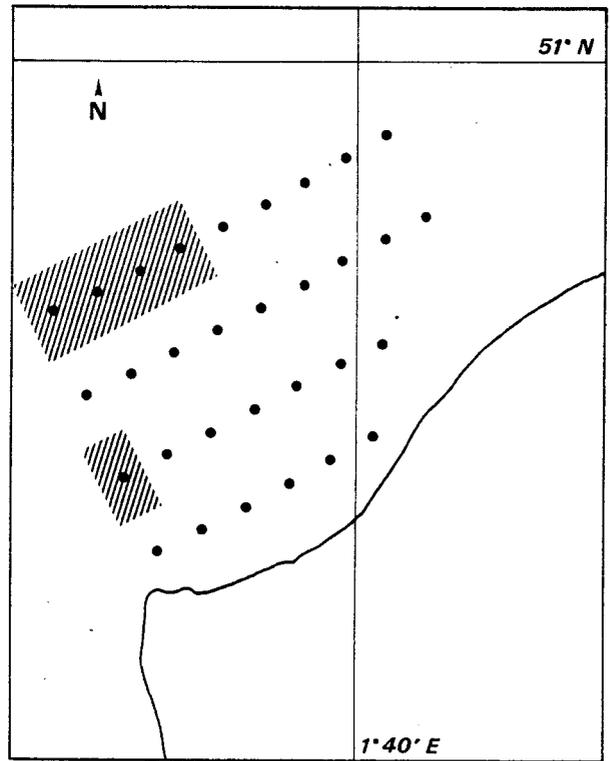
Les limites de profondeur de répartition, supérieure ou inférieure selon les espèces, sont comprises dans les limites données par CABIOCH (1968) en Manche occidentale, à l'exception de trois espèces :

- *Hippolyte varians*, récoltée ici à 25 m (limite inférieure observée par CABIOCH = 15 m)

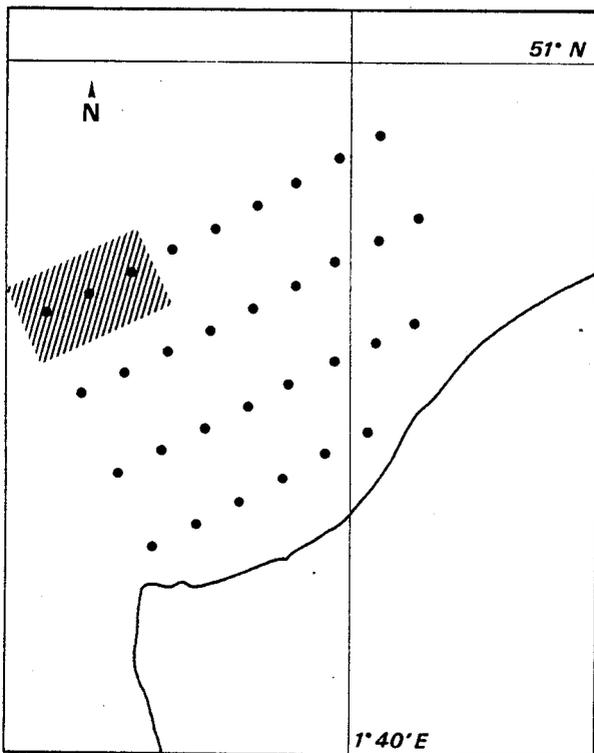
- *Haliclona oculata*, récoltée à 21 m (limite supérieure observée par



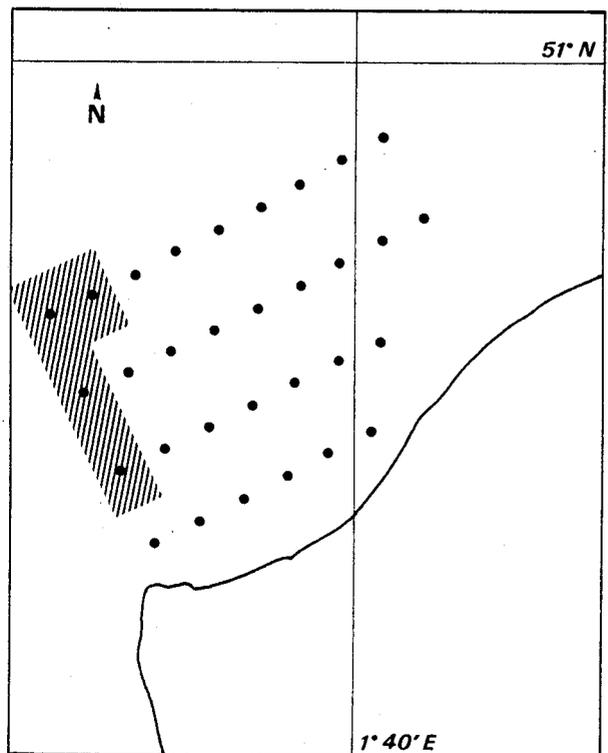
Tethya aurantium



Haliclona oculata



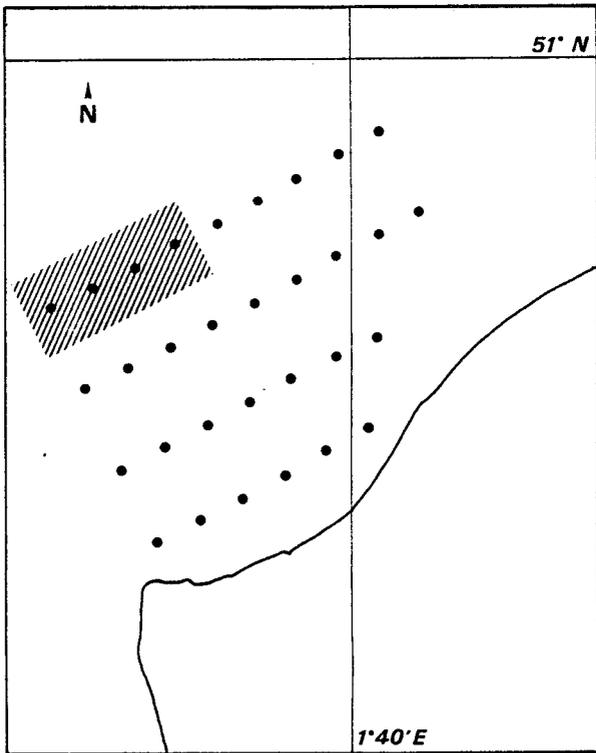
Dysidea fragilis



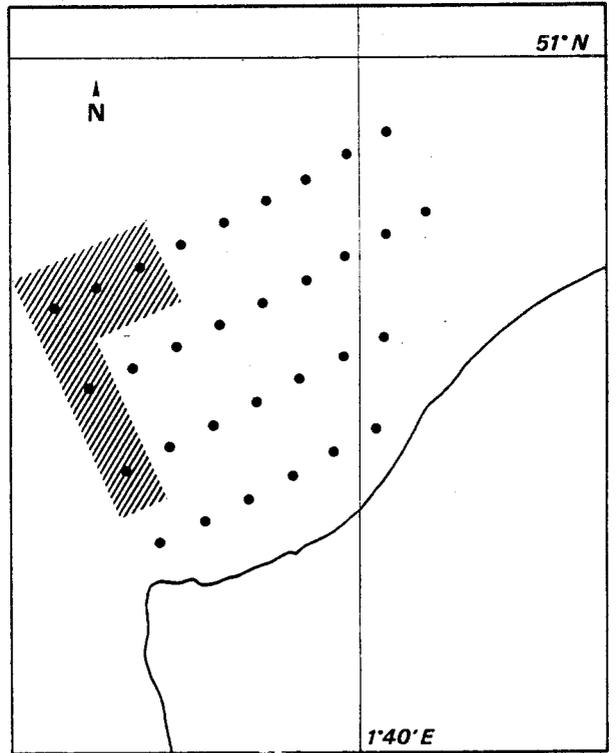
Eulalia bilineata

Fig. 24 :

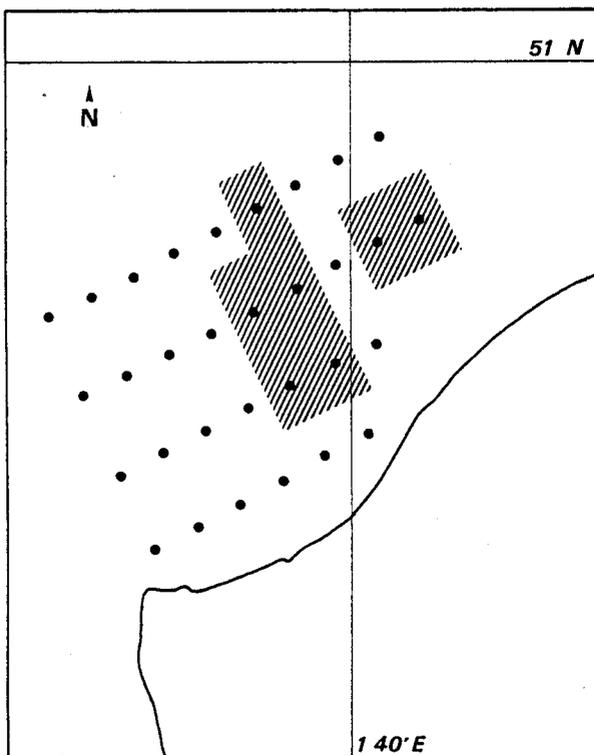
Répartition de quelques espèces dans le quadrillage côtier



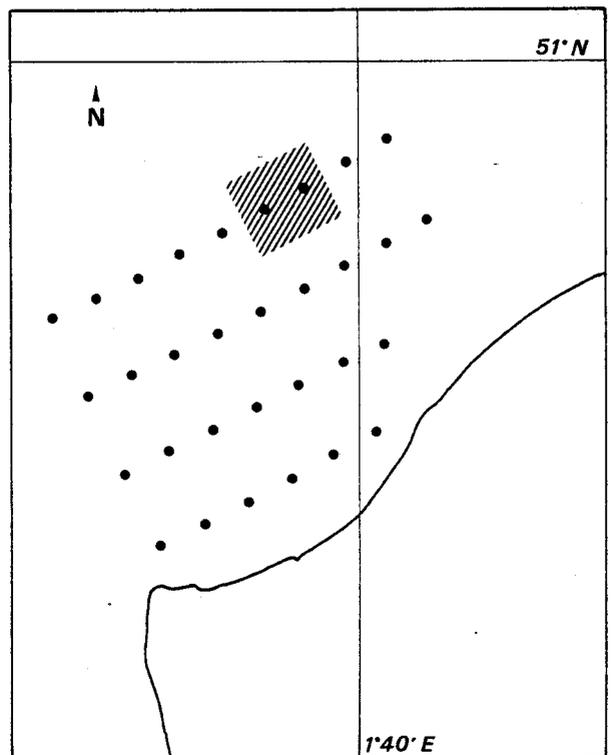
Anthura gracilis



Potamilla reniformis

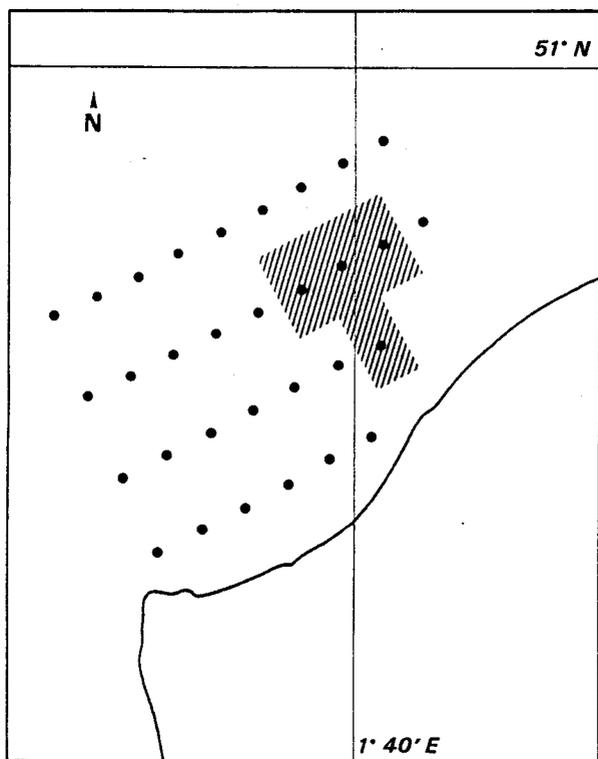


Golfingia elongata

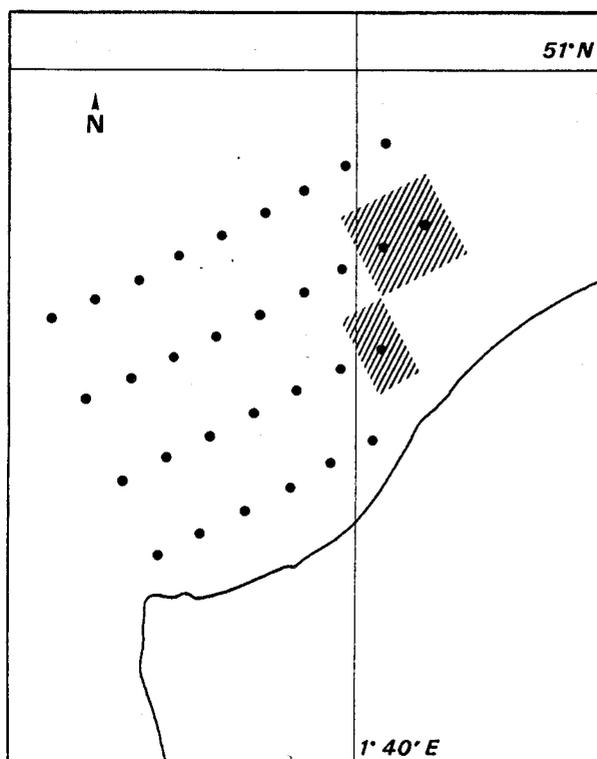


Laonice cirrata

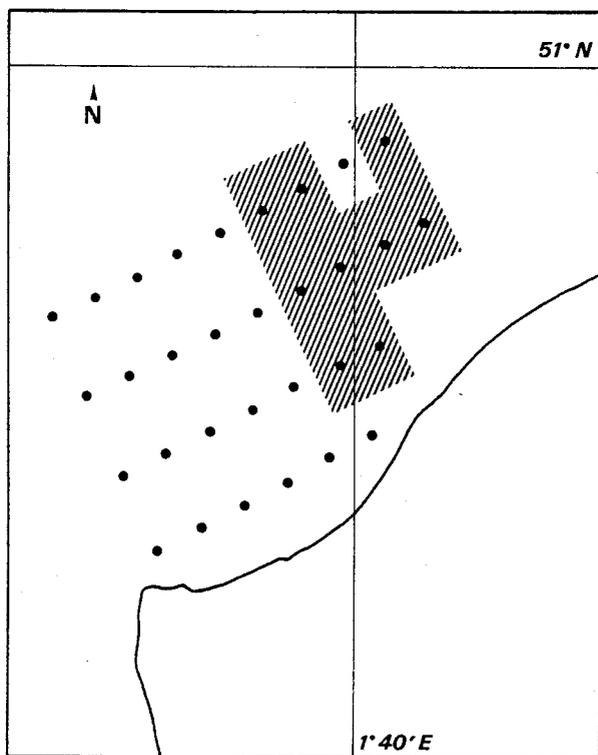
Fig. 25



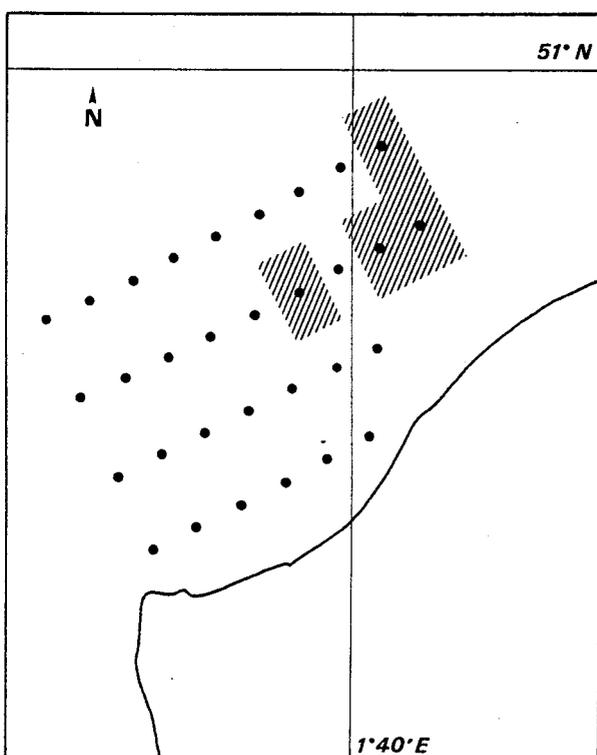
Branchiomma vesiculosum



Orbinia cuvieri

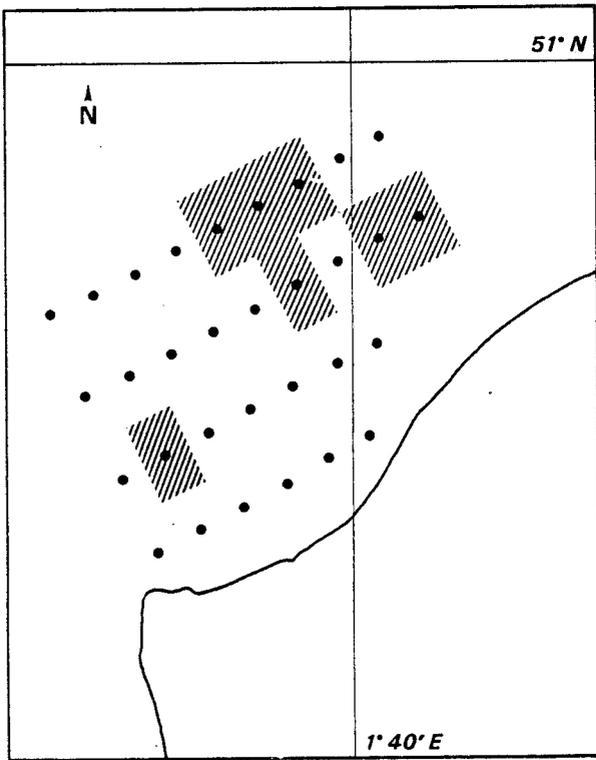


Aonides oxycephala

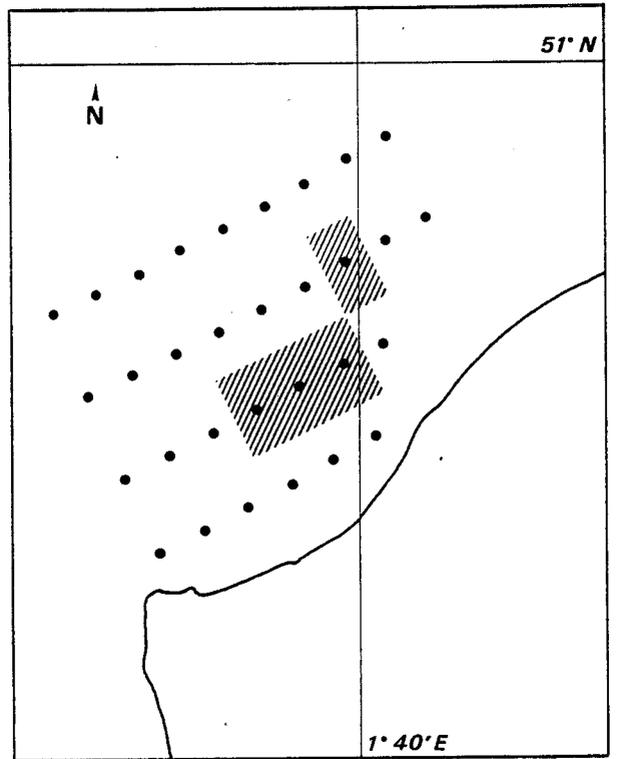


Pectinaria koreni

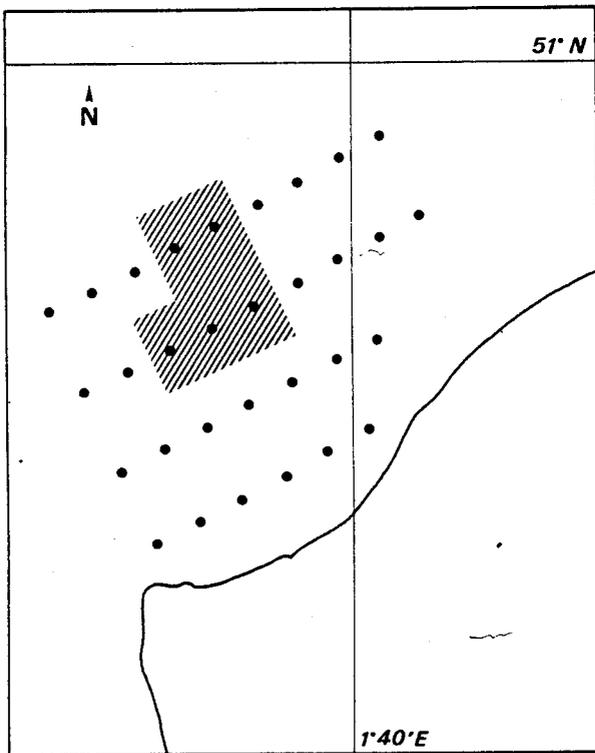
Fig. 26



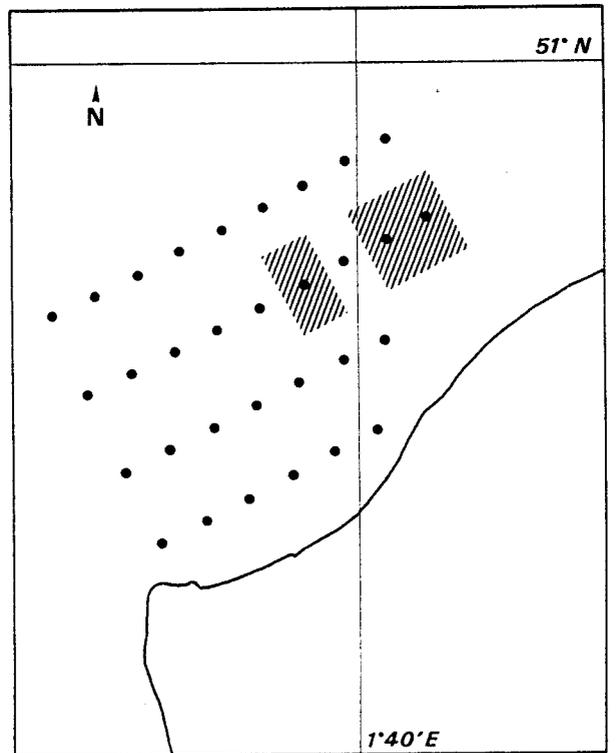
Sabella penicillus



Ophelia borealis

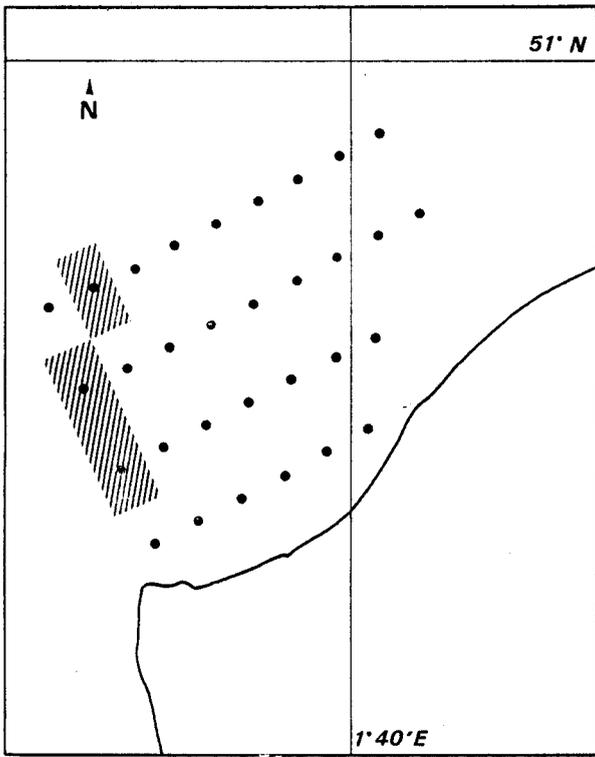


Buccinum undatum

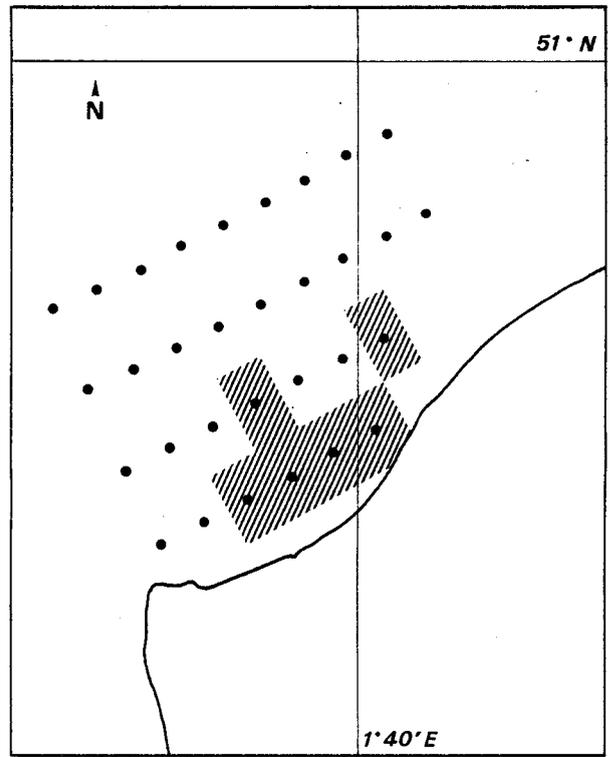


Ensis sp.

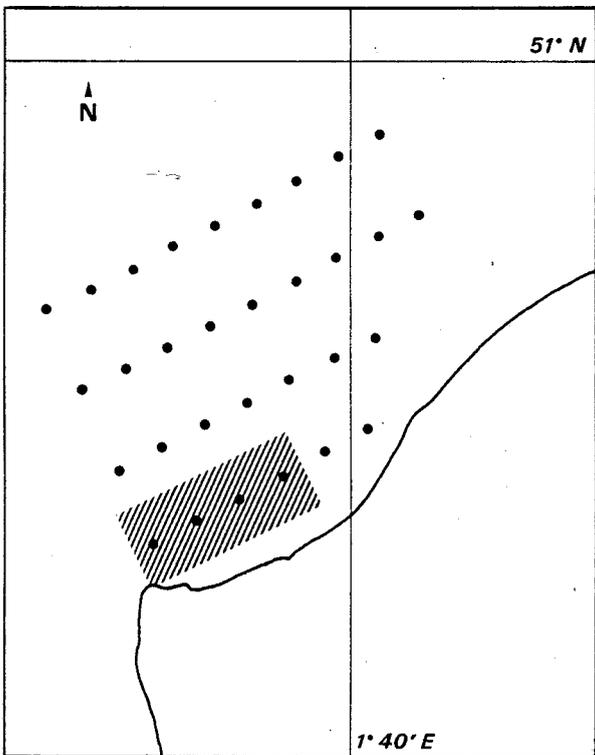
Fig. 27



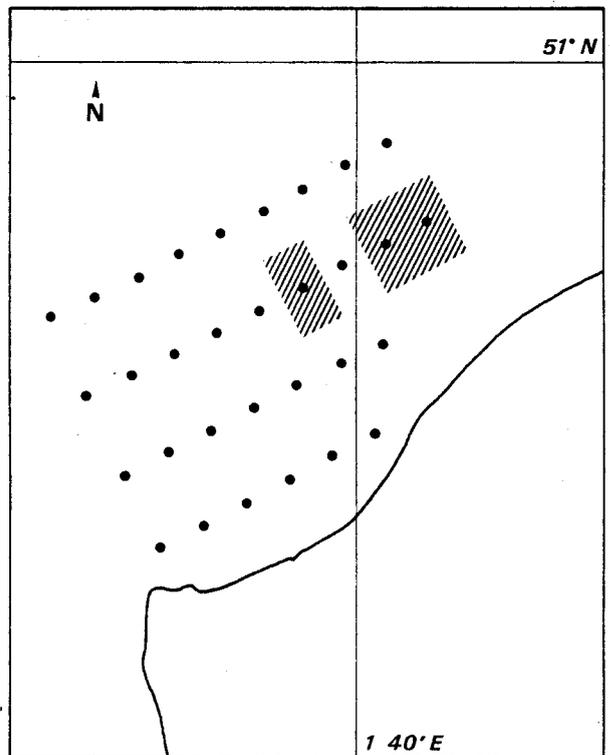
Crisia eburnea



Bathyporeia elegans



Bathyporeia pelagica



Urothoe elegans

Fig. 28

CABIOCH = 27 m.)

- *Abietinaria abietina*, récoltée à 21 m (limite supérieure observée par CABIOCH = 42 m).

Ces trois espèces ont été récoltées plusieurs fois à ces profondeurs, il ne s'agit donc pas là d'une observation ponctuelle exceptionnelle. *Abietinaria abietina* est commune entre 20 et 40 m, même si les colonies sont moins développées au-dessus de 35-40 m.

CABIOCH (1968) remarquait que la faune générale des cailloutis en Manche occidentale est assez riche en espèces "occidentales" à distribution limitée. Cette caractéristique confère à la Manche orientale une relative pauvreté en espèces de la macrofaune benthique. Effectivement, de nombreuses espèces récoltées en Manche occidentale ou dans le Golfe normanno-breton (RETIERE, 1979) sont absentes ou très rares dans notre région. La majorité de la faune rencontrée ici est largement répandue dans l'ensemble de la Manche, et leur abondance est surtout liée aux conditions édaphiques.

Atelecyclus rotundatus (*A. septemdentatus*), considérée comme "West Channel species" par HOLME (1966) a été récoltée à plusieurs reprises, mais en faible quantité dans des zones de cailloutis ensablées (stations 14, 21 et 30, fig. 4).

Une espèce d'affinité tempérée chaude, *Chlamys varia*, présentant selon HOLME (1966) une distribution "sarnienne", c'est-à-dire plus abondante dans le golfe normanno-breton, a été récoltée une seule fois (station 5, fig. 4) ; mais cette espèce a déjà été récoltée jusqu'au Danemark (CABIOCH, 1968).

De même, *Diphysia attenuata*, espèce dépassant rarement vers l'Est le niveau de la Baie de Seine (CABIOCH et coll., 1977), est assez rare dans la région mais a été récoltée à 6 stations (1, 2, 5, 6, 7 et 22, fig. 4).

Enfin, *Verruca stroemia*, espèce occupant la majeure partie de la Manche, mais considérée comme rare dans la partie la plus orientale de la Manche (CABIOCH et coll., 1977), est abondante dans le quadrillage côtier (11 stations sur 21 stations de cailloutis) et peut atteindre une densité importante, jusqu'à 552 individus adultes par m² récoltés au quadrat en plongée (voir plus loin) et jusqu'à 14350 individus nouvellement fixés par m² sur plaque expérimentale (chapitre IV).

Les autres espèces n'ayant pas une distribution générale sur l'ensemble de la Manche et récoltées lors de cette étude sont considérées

comme des "eastern species" (HOLME, 1966), c'est-à-dire des espèces d'affinité boréale ou boréo-arctiques, présentes jusqu'en Manche occidentale ou centrale mais plus abondantes en Manche orientale (CABIOCH et coll., 1976) : *Sertularia argentea*, *Hydrailmania falcata*, *Alcyonium digitatum*, *Modiolus modiolus*, *Mya truncata*, *Hyas coarctatus*, *Solaster papposus* et *Dendrodoa grossularia*. Deux autres espèces considérées comme "eastern species" par HOLME (1966), *Buccinum undatum* et *Flustra foliacea*, sont également présentes, sans être abondantes ; mais CABIOCH (1968) considère que la répartition de ces espèces est limitée par la profondeur (problème de variations thermiques et d'éclairement) et a décrit des faciès très riches en *Flustra foliacea* en Manche occidentale, entre 30 et 80 m.

Le rapport épifaune/endofaune, en nombre d'espèces, rend compte des conditions édaphiques. La figure 29 indique les variations de ce rapport sur le quadrillage côtier et montre la forte dominance de l'épifaune, sessile et vagile, dans le faciès côtier de fort hydrodynamisme. Le rapport diminue de façon comparable vers le Nord-Est dans les faciès d'envasement et d'appauvrissement, pour devenir largement inférieur à 1 dans le peuplement des sables à *Ophelia borealis*. Un rapport épifaune/endofaune, fondé sur les biomasses, n'a pu être estimé en raison de l'absence de prélèvements quantitatifs fiables.

III.6.2. Données quantitatives obtenues en plongée

Des prélèvements au quadrat de 0,25 m² (voir photo couleur) ont été effectués en plongée autonome aux stations 32 et 33 (Fig. 4), afin d'apprécier la variabilité intra- et inter-stations, ainsi que la densité des principales espèces de l'épifaune sessile.

A cette occasion, des Bryozoaires qui n'avaient pas été récoltées lors du quadrillage côtier ont été échantillonnées : *Tubulipora liliacea*, *Callopora dumerilii* et *Reptadeonella violacea*.

Compte-tenu du temps de plongée, et du nombre de plongeurs présents à chaque station, trois prélèvements de 0,25 m² ont été réalisés par station.

Le nombre total d'espèces de l'épifaune sessile récoltées est de 24. Un dendrogramme basé sur l'indice qualitatif d'OCHIAI a été effectué sur ces récoltes (Fig. 30), qui montre que la similarité intrastation est supérieure à la similarité interstation. Les trois prélèvements de la

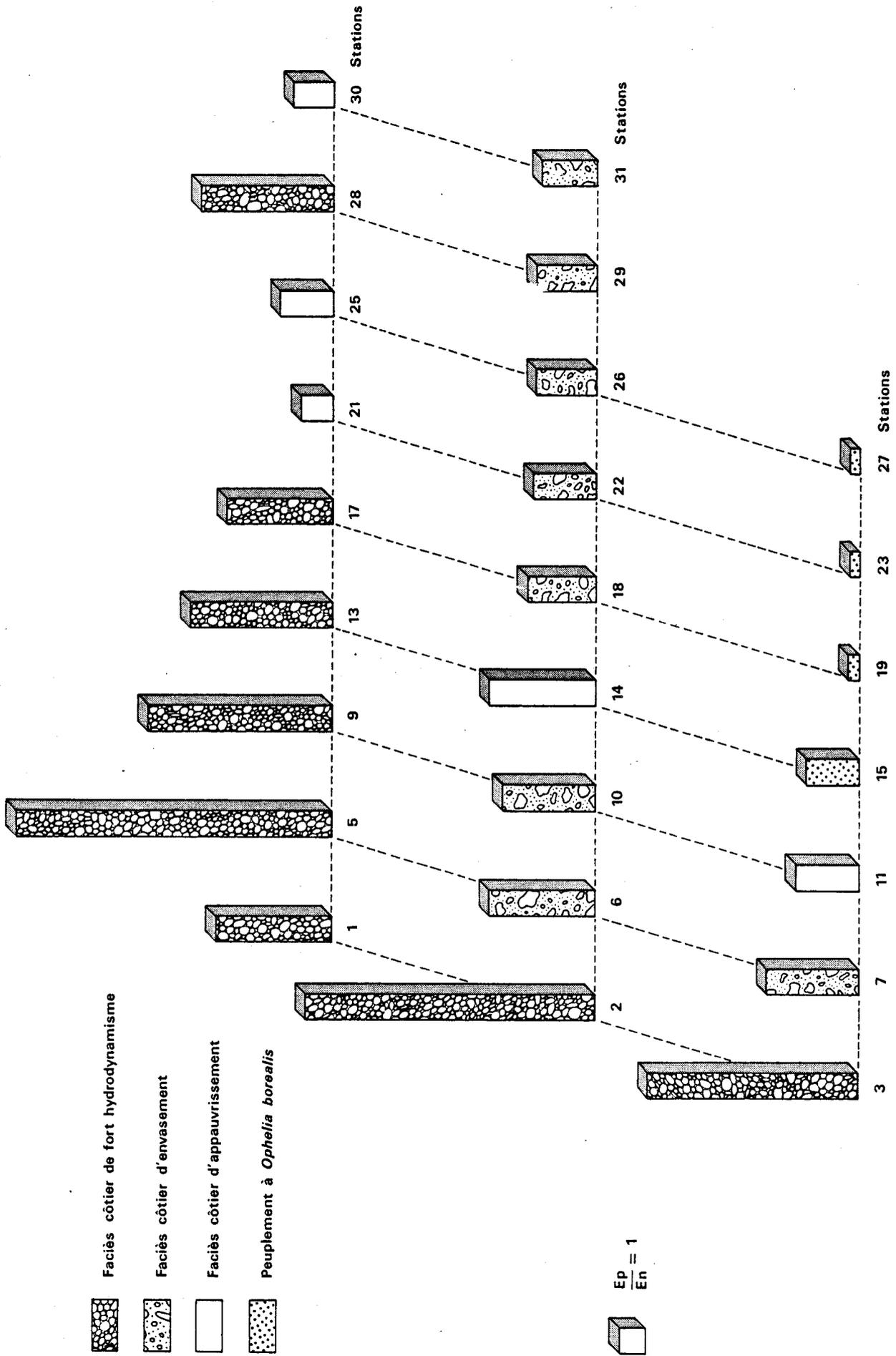
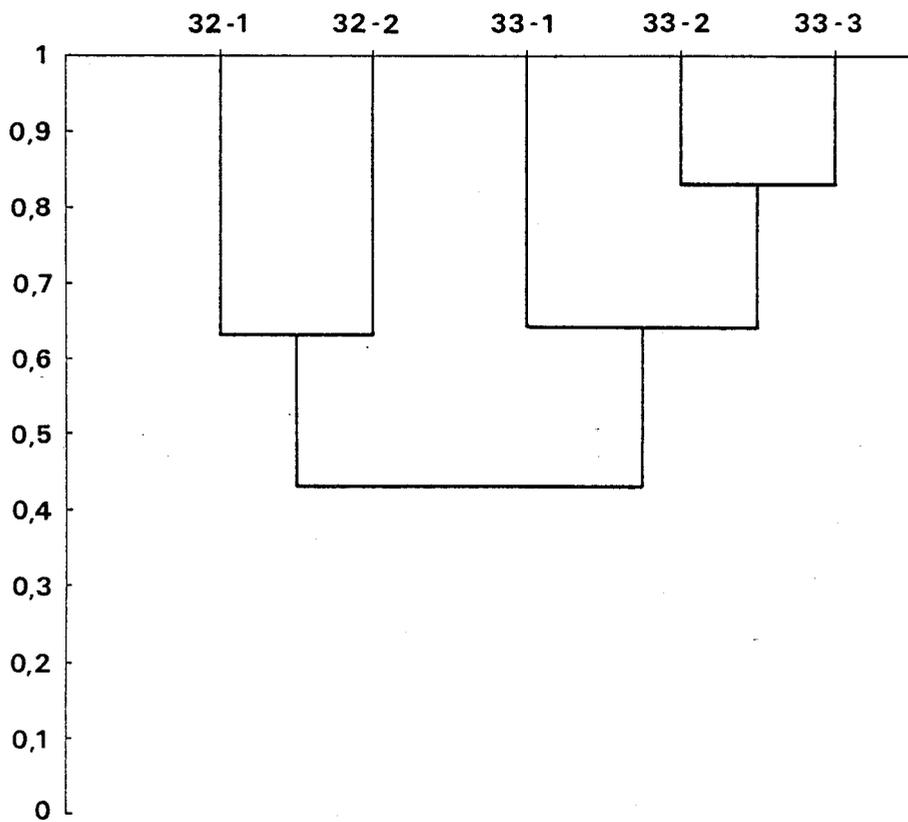


Fig. 29 : Variations du rapport $\frac{Epifaune}{Endofaune}$ (nombre d'espèces) sur le quadrillage côtier



**Fig. 30 : Dendrogramme des affinités spécifiques
des prélèvements au quadrat de 0,25 m²
(Epifaune sessile)**

station 33 forment un groupe à un niveau de similarité assez élevé : 0,64, les récoltes 33-2 et 33-3 étant très ressemblantes (indice d'OCHIAI = 0,83). Les deux prélèvements de la station 32 sont également ressemblants (indice d'OCHIAI = 0,63).

Les prélèvements de la station 33 sont caractérisés par la présence d'espèces tolérant bien l'ensablement des cailloutis, telles que *Hydrallmania falcata*, *Pomatoceros triqueter*, *Modiolus modiolus*, *Electra pilosa* et *Dendrodoa grossularia*, toutes communes aux trois prélèvements de cette station, effectivement située au Nord-Est de la station 32, au coeur du faciès côtier d'envasement.

Quelques valeurs de densité (D) et de recouvrement (R) ont pu être déterminées par ces prélèvements et l'observation en plongée :

- Spongiaires : R < 1% (grandes colonies très clairsemées)
- *Urticina felina* : D = 4 à 16 ind./m², R = 2 à 8% (pour un diamètre moyen de 8 cm)
- Hydraires : l'indice de présence Ip varie de 0 à 100%, mais R = 1 à 5%
- *Alcyonium digitatum* : D = 4 à 20 colonies/m², R ≈ 5%
- *Pomatoceros triqueter* : très variable, l'indice de présence Ip varie de 15 à 100%, R = 1 à 10%
- Autres Annélides (*Sabellaria spinulosa*, *Thelepus setosus*, *Potamilla reniformis*), R < 1%
- Bryozoaires : espèces dressées à faible recouvrement, espèces encroûtantes rares sauf *Electra pilosa*, R < 5%
- *Verruca stroemia* : D = 0 à 570 ind./m², R < 1%
- Tuniciers : *Dendrodoa grossularia* : D = 0 à 96 ind./m², autres tuniciers plus rares et dispersés, R < 1%

Le recouvrement total des cailloutis demeure assez faible et reste inférieur à 50%. Deux explications peuvent être avancées : d'une part, la présence de fortes densités d'Ophiures peut gêner le développement de certaines espèces, non pas par prédation mais par recouvrement. D'autre part, la forte turbidité constatée au fond, qui provoque une abrasion par les grains de sable circulant en période de fort courant et un dépôt relativement important à l'étale de courant, peut empêcher le développement et l'extension de certaines espèces.

III.7. EPIBIOSES OBSERVEES

Lors du dépouillement des récoltes, de nombreuses espèces de l'épifaune ont été récoltées, non pas fixées directement sur les cailloutis mais sur d'autres espèces sessiles ou sur des coquilles de Mollusques.

Espèce hôte	Espèce épizoaire
<u>SPONGIAIRES</u>	
Raspailia pumila	Crisia eburnea
Dysidea fragilis	Acasta spongites
<u>CNIDAIRES</u>	
Tubularia sp.	Alcyonium digitatum
"	Musculus discors
"	Electra pilosa
"	Verruca stroemia
Halecium halecinum	Phialidium hemisphaericum
"	Laomedea sp.
"	Bicellariella ciliata
"	Crisia aculeata
"	Electra pilosa
Abietinaria abietina	Sycon ciliatum
"	Phialidium hemisphaericum
"	Diphasia attenuata
"	Spirorbidae sp.
"	Electra pilosa
"	Bicellariella ciliata
"	Crisia eburnea
Hydrallmania falcata	Sycon ciliatum
"	Phialidium hemisphaericum
"	Electra pilosa f. ellisiana
"	Crisia aculeata
"	Scrupocellaria scruposa
Sertularia argentea	Phialidium hemisphaericum
"	Electra pilosa
"	Bicellariella ciliata
Nemertesia antennina	Musculus discors
	Electra pilosa f. ellisiana
<u>MOLLUSQUES</u>	
Buccinum undatum	Pomatoceros triqueter
Buccinum undatum (coquille vide habitée par Pagurus bernhardus)	Balanus crenatus
Calliostoma zizyphinum (habitée par Pagurus bernhardus)	Alcyonidium mytili
Mya truncata	Phialidium hemisphaericum
Modiolus modiolus	Pinnotheres pinnotheres
<u>CRUSTACES</u>	
Verruca stroemia	Phialidium hemisphaericum
Ebalia tuberosa	Electra pilosa
Hyas coarctatus	Halichondria panicea
"	Halecium halecinum
"	Electra pilosa
"	Balanus crenatus
Macropodia rostrata	Hydrallmania falcata
Eurynome aspera	Cellepora pumicosa

Dans la plupart des cas, il s'agit sûrement d'une simple utilisation des surfaces disponibles, mais dans certains cas, le développement de

l'espèce épizoaire peut provoquer la mort de l'hôte, lorsque le développement du Bryozoaire *Electra pilosa* est rapide (forme *ellisiana*), par exemple.

Un cas d'association à caractère obligatoire pour l'espèce commensale a été observé entre *Dysidea fragilis* et *Acasta spongites*.

41 épibioses différentes ont donc été identifiées, qui concernent 17 espèces-hôtes et 22 espèces épizoaires. Nombre de ces espèces épizoaires sont coloniales, dressées et de petite taille, et se rencontrent assez peu souvent au niveau du fond, fixées directement aux cailloux. Elles paraissent trouver des conditions plus favorables à leur développement à quelques centimètres au-dessus du fond, peut-être parce qu'elles sont ainsi épargnées en partie par la forte turbidité au voisinage du fond et par le recouvrement des lits denses d'Ophiures.

Les espèces solitaires épizoaires n'ont été que rarement rencontrées. Les espèces coloniales encroûtantes sont rares, sauf *Electra pilosa*, observée sur de nombreux hôtes. Sa forme *ellisiana*, récoltée en juin, est spectaculaire et se développe vers le sommet de l'espèce hôte, semblant ainsi échapper à la turbidité et à la compétition spatiale.

III.8. STRUCTURE TROPHIQUE DES FACIES DU PEUPLEMENT DES CAILLOUTIS

III.8.1. Détermination des groupes trophiques

Nous avons déterminé le régime alimentaire des principales espèces de chaque faciès en nous appuyant sur divers travaux concernant surtout les Annélides (FAUCHALD and JUMARS, 1979 ; GASTON, 1987), les Mollusques (TEBBLE, 1966 ; GRAHAM, 1971 ; THOMPSON and BROWN, 1976) et les Crustacés (NILSSON-CANTEL, 1978 ; LINCOLN, 1979 ; SMALDON, 1979 ; INGLE, 1983).

Contrairement à de nombreux travaux détaillant et subdivisant en de nombreux comportements trophiques la macrofaune benthique (PEARSON, 1971 ; DAUVIN, 1984 ; HILY, 1984), nous nous sommes contentés de définir trois groupes, rassemblant des groupes habituellement séparés. Tout d'abord parce que des incertitudes planent sur de nombreuses espèces, ensuite parce qu'il nous a paru intéressant de lier ces comportements alimentaires aux conditions édaphiques particulières du milieu et au compartiment aux dépens duquel les organismes se nourrissent.

Nous avons donc défini comme suit trois groupes :

- Les suspensivores au sens large regroupent à la fois les filtreurs

au sens strict (*Spongiaires*, *Modiolus modiolus*, *Dendrodoa grossularia*) et les suspensivores capturant de façon sélective ou non des particules organiques vivantes ou non de la masse d'eau (ex : *Ophiothrix fragilis*, Hydraires, Bryozoaires et Cirripèdes).

- Les carnivores au sens large qui sont des prédateurs consommant des organismes benthiques qu'ils capturent (*Asterias rubens*) ou se nourrissant de certains organismes fixés (Amphipodes, Nudibranches), ou encore les espèces partiellement ou complètement nécrophages (Décapodes).

- Les dépositivores au sens large regroupent les dépositivores de subsurface (rares dans le peuplement des cailloutis), de surface (la plupart des Bivalves récoltés), qu'ils le soient au sens strict (ingestion de sédiment riche en déchets organiques) ou au sens large (ingestion des microorganismes vivant sur les grains de sable comme le font les Cumacés).

Ces trois groupes jouent des rôles différents dans le fonctionnement de l'écosystème benthique : les suspensivores se nourrissent aux dépens de la masse d'eau circulante et enrichissent le compartiment benthique. Les carnivores se nourrissent aux dépens de la macrofaune benthique. Les dépositivores utilisent les déchets disponibles dans le sédiment ou la matière déposée en surface à l'étale de courant de marée, dépôt qui peut être important.

Pour caractériser chaque faciès, nous avons défini l'importance de chaque groupe trophique de quatre façons :

- par leur importance spécifique, calculée sur les 30 espèces dominantes du faciès.

- par leur dominance moyenne (DM), calculée également sur les 30 espèces dominantes du faciès.

- par leur importance spécifique, calculée sur les 20 espèces d'Annélides les plus abondantes du faciès.

- par leur dominance moyenne (DM), calculée sur ces 20 Annélides dominantes.

Nous avons retenu 30 espèces dans chaque faciès parce qu'elles représentent plus de 90% de la dominance moyenne dans chaque faciès. Nous n'avons considéré que 20 espèces d'Annélides car le faciès d'appauvrissement contenait moins de 30 Annélides et ne permettait donc pas une comparaison entre les trois faciès.

Ces résultats sont présentés pour les prélèvements réalisés au large

Figure 31 : Importance spécifique des groupes trophiques dans les 3 faciès du large (calculée sur les 30 espèces dominantes, à l'exclusion des espèces non dénombrables de l'épifaune sessile).

Figure 32 : Dominance moyenne (DM) des groupes trophiques dans les 3 faciès du large (calculée sur les 30 espèces dominantes, à l'exclusion des espèces non dénombrables de l'épifaune sessile).

Figure 33 : Importance spécifique des Annélides Polychètes de chaque groupe trophique dans les 3 faciès du large (calculée sur les 20 espèces dominantes d'Annélides, *Pomatoceros triqueter* non comprise).

Figure 34 : Dominance moyenne (DM) des Annélides Polychètes de chaque groupe trophique dans les 3 faciès du large (calculée sur les 20 espèces dominantes d'Annélides, *Pomatoceros triqueter* non comprise).

Fig. 31

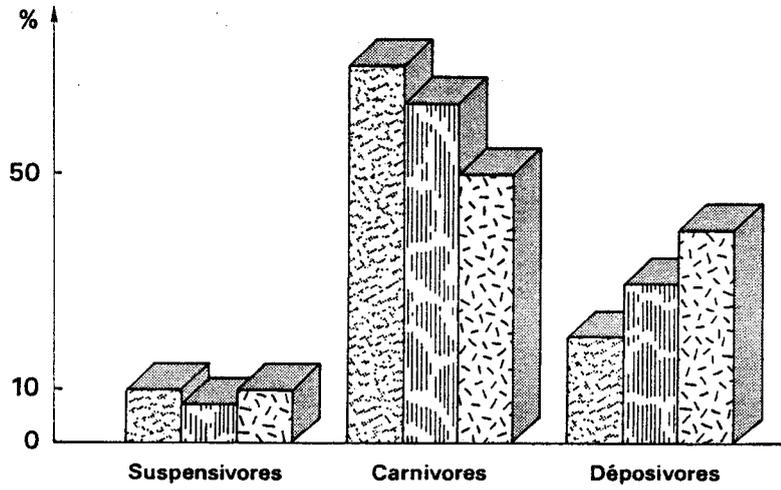


Fig. 32

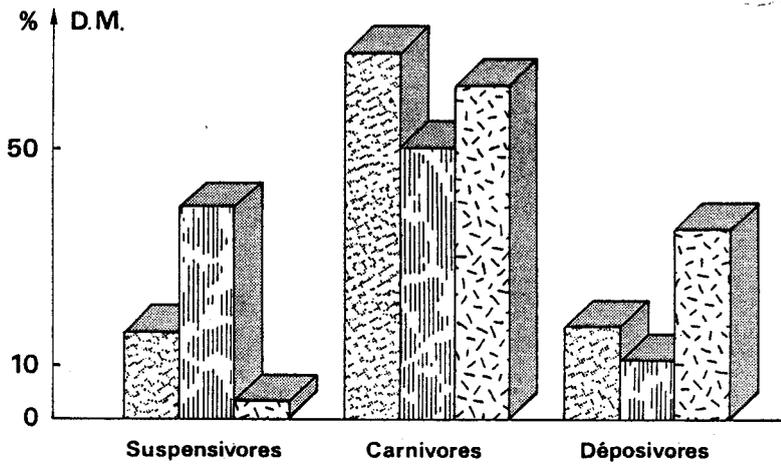
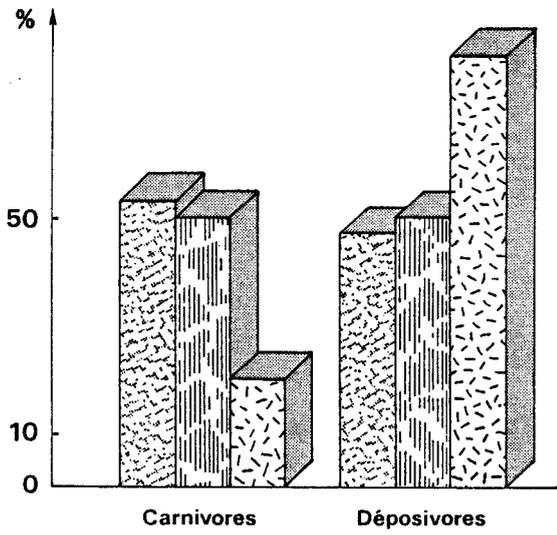


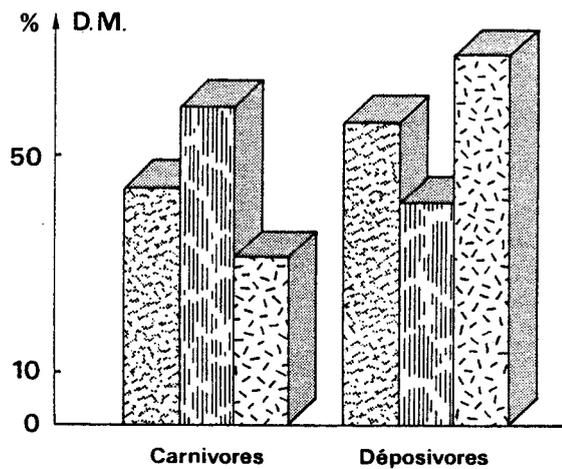
Fig. 33



- Facès de fort hydrodynamisme
- Facès à *Modiolus modiolus*
- Facès d'atténuation du courant

10 %

Fig. 34



et pour le quadrillage côtier.

Cette méthode, basée sur les espèces dénombrables, exclut l'épifaune sessile non dénombrable et sous-estime donc le rôle des suspensivores. Nous incluerons donc dans la discussion le nombre moyen d'espèces de l'épifaune sessile récoltées dans chaque faciès du quadrillage côtier, qui a fait l'objet d'une attention particulière à ce sujet, afin de modifier les résultats présentés.

III.8.2. Structure trophique des prélèvements du large

Les figures 31, 32, 33 et 34 présentent les résultats relatifs à ces prélèvements. La plupart des espèces (Fig. 31) sont des carnivores dans les trois faciès, et les suspensivores sont minoritaires (le nombre d'espèces sessiles coloniales est également faible). Les dépositivores sont relativement bien représentés dans le faciès d'atténuation du courant, caractérisé par un ensablement important, et dans une moindre mesure dans le faciès à *Modiolus modiolus*, en raison de l'affinement du sédiment provoqué par les bancs de Modioles.

L'utilisation de la dominance moyenne (DM), (Fig. 32) montre bien la dominance de *Modiolus modiolus* dans son faciès, mais les carnivores restent dominants dans les trois faciès. Les DM des suspensivores et dépositivores s'inversent dans le faciès d'atténuation du courant.

Les calculs effectués sur les Annélides (Fig. 33) montrent l'absence de suspensivores (*Pomatoceros triqueter* non compris, mais jamais très abondante). La richesse spécifique est également répartie entre les carnivores et les dépositivores, ces derniers dominant tout de même nettement le faciès d'atténuation du courant en profitant de l'ensablement assez important.

Le même calcul, effectué sur les dominances moyennes montre le même phénomène (Fig. 34).

Ces résultats montrent bien la relation étroite existant entre les conditions édaphiques et le comportement trophique dominant. L'opposition entre cailloutis grossiers et cailloutis ensablés est illustrée par les variations de l'importance du groupe des dépositivores. Les suspensivores sont peu représentés à l'exception de *Modiolus modiolus*, ce qui est assez étonnant dans le faciès de fort hydrodynamisme, également relativement faible en épifaune sessile. Le groupe des carnivores, quant à lui, est toujours dominant dans les trois faciès, indépendamment des conditions

édaphiques ; il est notamment représenté par quelques espèces communes aux trois faciès (*Pisidia longicornis*, *Galathea intermedia*). Il semble normal que ce groupe soit toujours bien représenté, puisque la prise de nourriture dans ce cas est relativement indépendante des conditions édaphiques ambiantes.

III.8.3. Structure trophique des faciès côtiers du peuplement des cailloutis

Là encore, la majorité des espèces appartient au groupe des carnivores dans les trois faciès côtiers (Fig. 35). C'est dans le faciès côtier d'appauvrissement que la part des dépositives est la plus forte. Les résultats exprimés en DM sont inversés (Fig. 36) : les suspensivores, essentiellement *Ophiothrix fragilis*, dominent les trois faciès ; les carnivores sont bien représentés, mais les dépositives ont une DM faible dans les trois faciès, particulièrement dans le faciès côtier de fort hydrodynamisme d'où ils sont presque absents.

Les mêmes calculs effectués sur les 20 Annélides dominantes de chaque faciès montre la plus grande diversité des Annélides carnivores dans les trois faciès (Fig. 37). Cependant, les Annélides suspensivores sont représentées dans les trois faciès, contrairement aux faciès du large (Fig. 33).

Les résultats exprimés en DM (Fig. 38) différencient nettement les trois faciès :

- le faciès côtier de fort hydrodynamisme est largement dominé par les Annélides carnivores (*Lepidonotus squamatus*, *Harmothoe longisetis*, *Lagisca extenuata*, *Sthenelais boa* notamment), alors que la DM des suspensivores et dépositives est très faible (12% environ).

- le faciès côtier d'envasement est dominé de façon comparable par les Annélides suspensivores (surtout *Sabella penicillus*, 3ème espèce dominante du faciès) et les Annélides carnivores (surtout *Sthenelais boa* et *Lepidonotus squamatus*), alors que les Annélides dépositives sont faiblement représentées (essentiellement *Thelepus setosus*, dépositive de surface).

- le faciès côtier d'appauvrissement, caractérisé par un ensablement important et une épifaune sessile pauvre, est largement dominé par les Annélides dépositives (plus de 50% de DM), alors que les Annélides suspensivores sont pratiquement absentes (2,4% de DM).

Figure 35 : Importance spécifique des groupes trophiques dans les 3 faciès côtier (calculée sur les 30 espèces dominantes, à l'exclusion des espèces non dénombrables de l'épifaune sessile).

Figure 36 : Dominance moyenne des groupes trophiques dans les 3 faciès côtiers (calculée sur les 30 espèces dominantes, à l'exclusion des espèces non dénombrables de l'épifaune sessile).

Figure 37 : Importance spécifique des Annélides Polychètes de chaque groupe trophique dans les 3 faciès côtiers (calculée sur les 20 espèces d'Annélides dominantes, *Pomatoceros triqueter* non comprise).

Figure 38 : Dominance moyenne des Annélides Polychètes de chaque groupe trophique dans les 3 faciès côtiers (calculée sur les 20 espèces d'Annélides dominantes, *Pomatoceros triqueter* non comprise).

Fig. 35

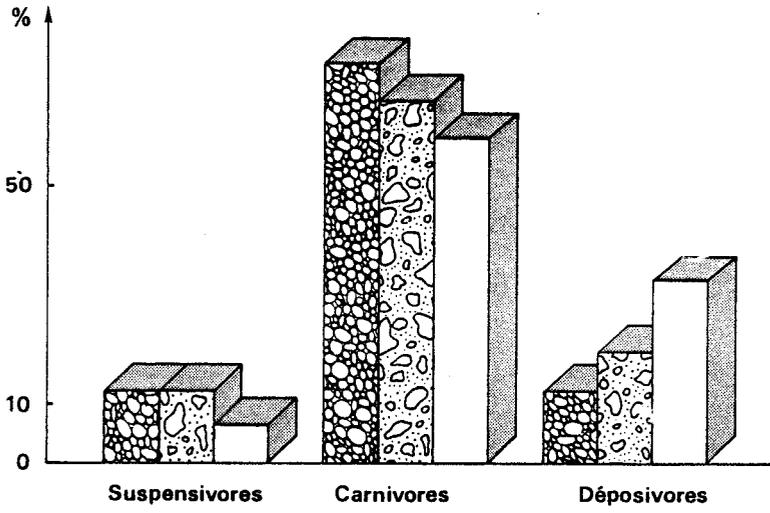


Fig. 36

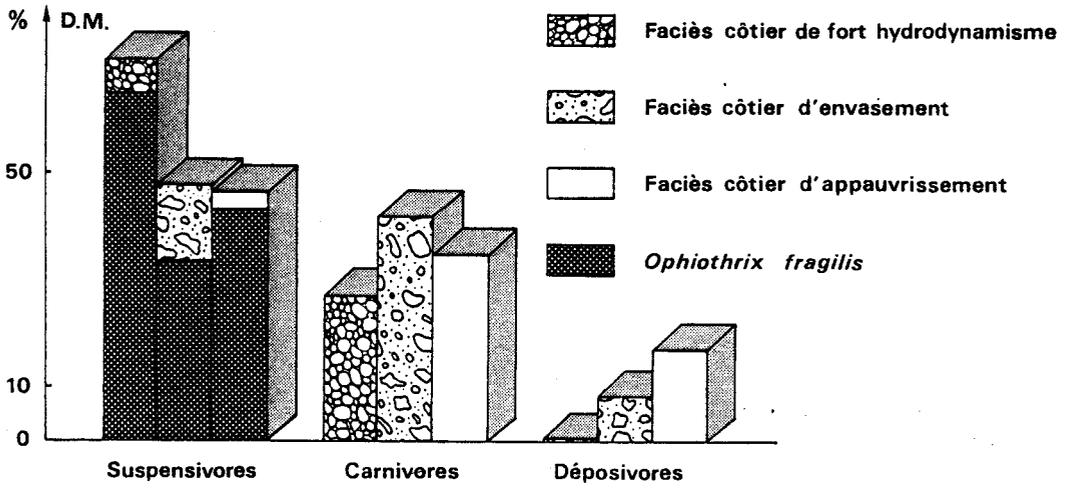


Fig. 37

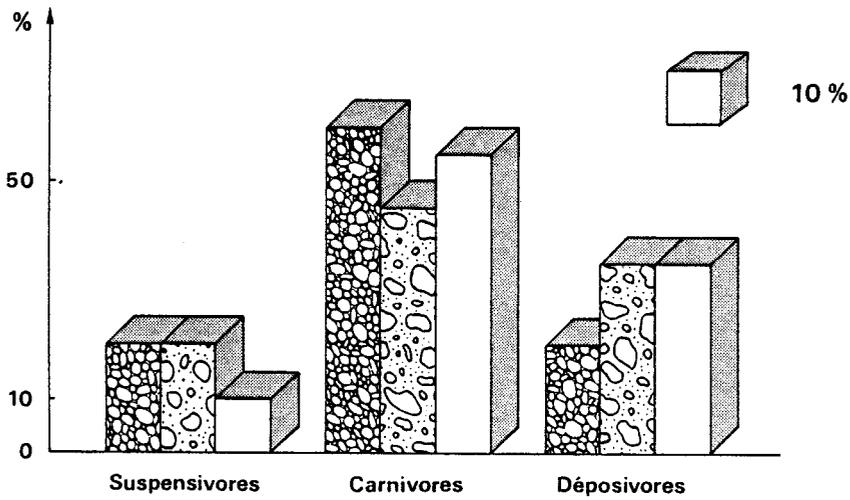
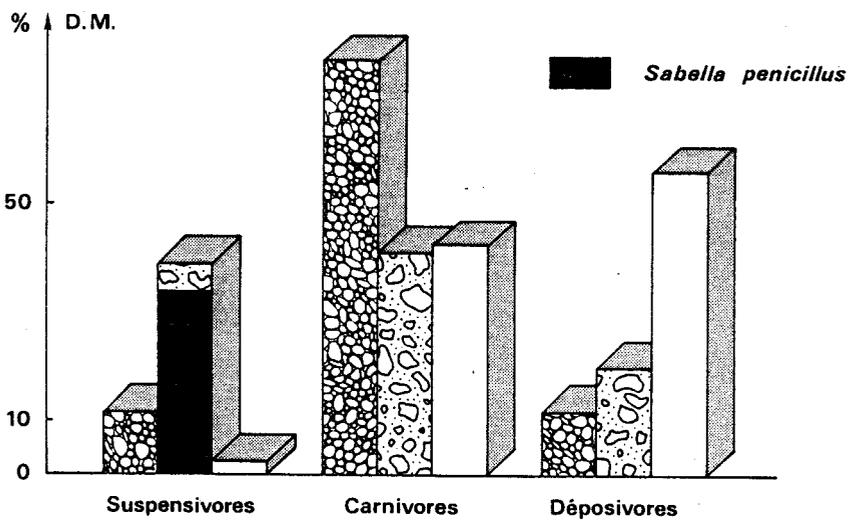


Fig. 38



Les résultats du quadrillage côtier sont assez différents de ceux des prélèvements du large. Tout d'abord, la présence en zone côtière des bancs d'*Ophiothrix fragilis*, considérée comme principalement suspensivore (voir chapitre V), modifie profondément les proportions des trois groupes trophiques. La quasi-absence d'espèces suspensivores (surtout celle des Annélides) dans les prélèvements du large alors qu'elles sont nombreuses dans le quadrillage côtier, surtout si nous considérons l'épifaune sessile non dénombrable (18 espèces en moyenne par prélèvement dans le faciès côtier de fort hydrodynamisme), montre l'importance de l'atténuation de l'hydrodynamisme observé au large dans le sens SW → NE, compte-tenu notamment de la différence d'échelle d'observation entre les deux séries de prélèvement (Fig. 3).

La prédominance des Annélides suspensivores dans le faciès côtier d'envasement et celle des Annélides dépositives dans le faciès côtier d'appauvrissement montre une situation différente de celle qui oppose habituellement les sables envasés dominés par les détritivores et les sables dominés par les suspensivores (SANDERS, 1958 ; LEVINTON, 1972).

III.8.4. Résultats par station dans le quadrillage côtier

La figure 39 montre les dominances moyennes de chaque groupe trophique exprimées par station. Nous voyons là aussi la forte DM des suspensivores dans le faciès côtier de fort hydrodynamisme.

En zone plus côtière, le long du gradient d'envasement, la rupture entre la partie Sud-ouest non envasée et la partie Nord-est envasée, au niveau des stations 18 et 22, est brutale, et davantage provoquée par la disparition d'*Ophiothrix fragilis* que par l'augmentation d'abondance d'espèces dépositives.

Les DRF des stations de ce gradient, représentées par l'enveloppe des 2 groupes (Fig. 40) montrent une rupture comparable au même endroit, également due à la disparition d'*Ophiothrix fragilis* plutôt qu'à la dominance des espèces vasicoles.

III.9. DISCUSSION - CONCLUSION

L'étude bionomique montre que le facteur dominant l'organisation spécifique du peuplement des cailloutis dans le détroit du Pas-de-Calais est l'hydrodynamisme. Sa décroissance du Cap Gris-Nez vers la zone ouverte de la Mer du Nord induit un gradient général d'affinement du

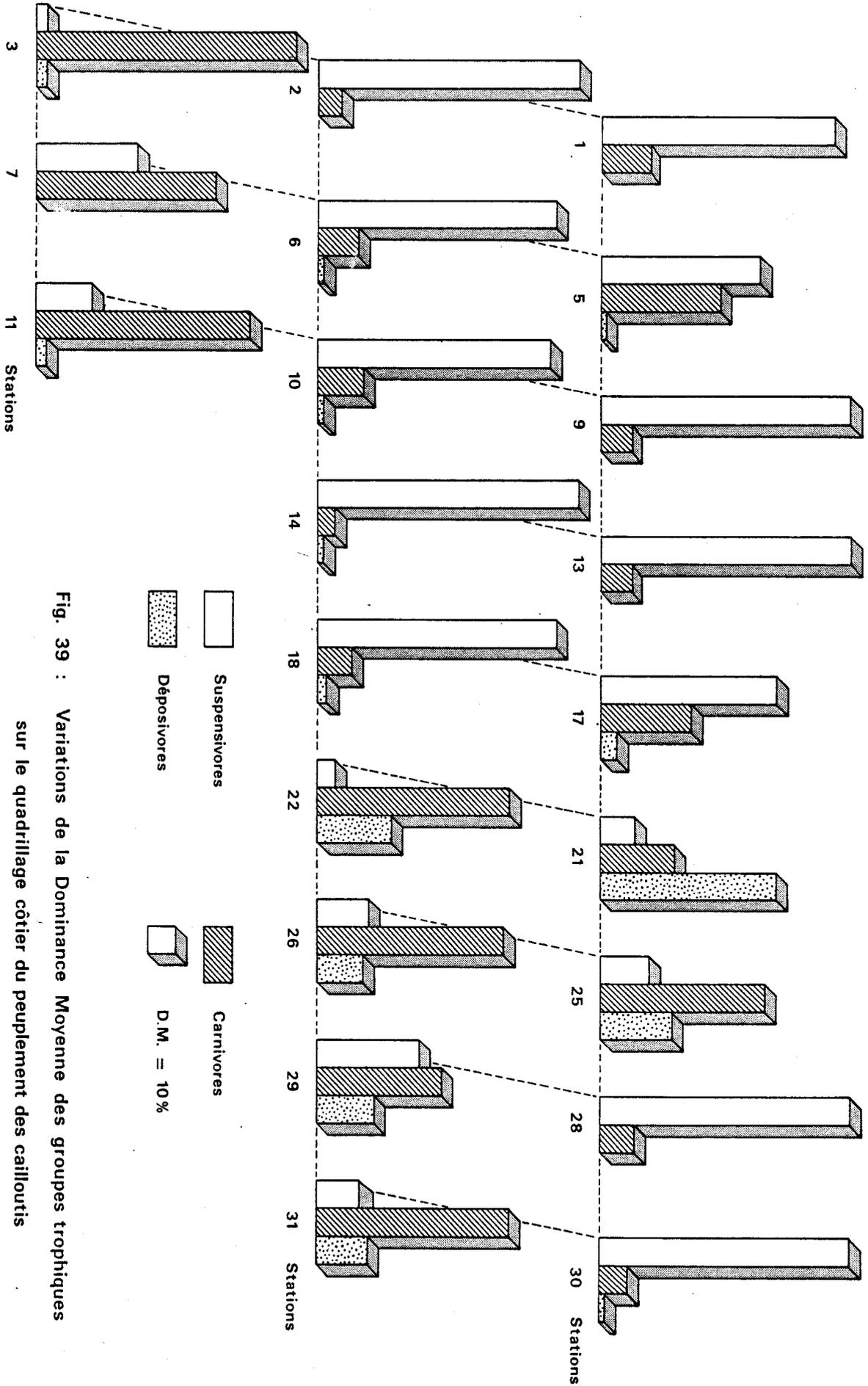


Fig. 39 : Variations de la Dominance Moyenne des groupes trophiques sur le quadrillage côtier du peuplement des cailloutis (calculées sur les 20 premières espèces de chaque station)

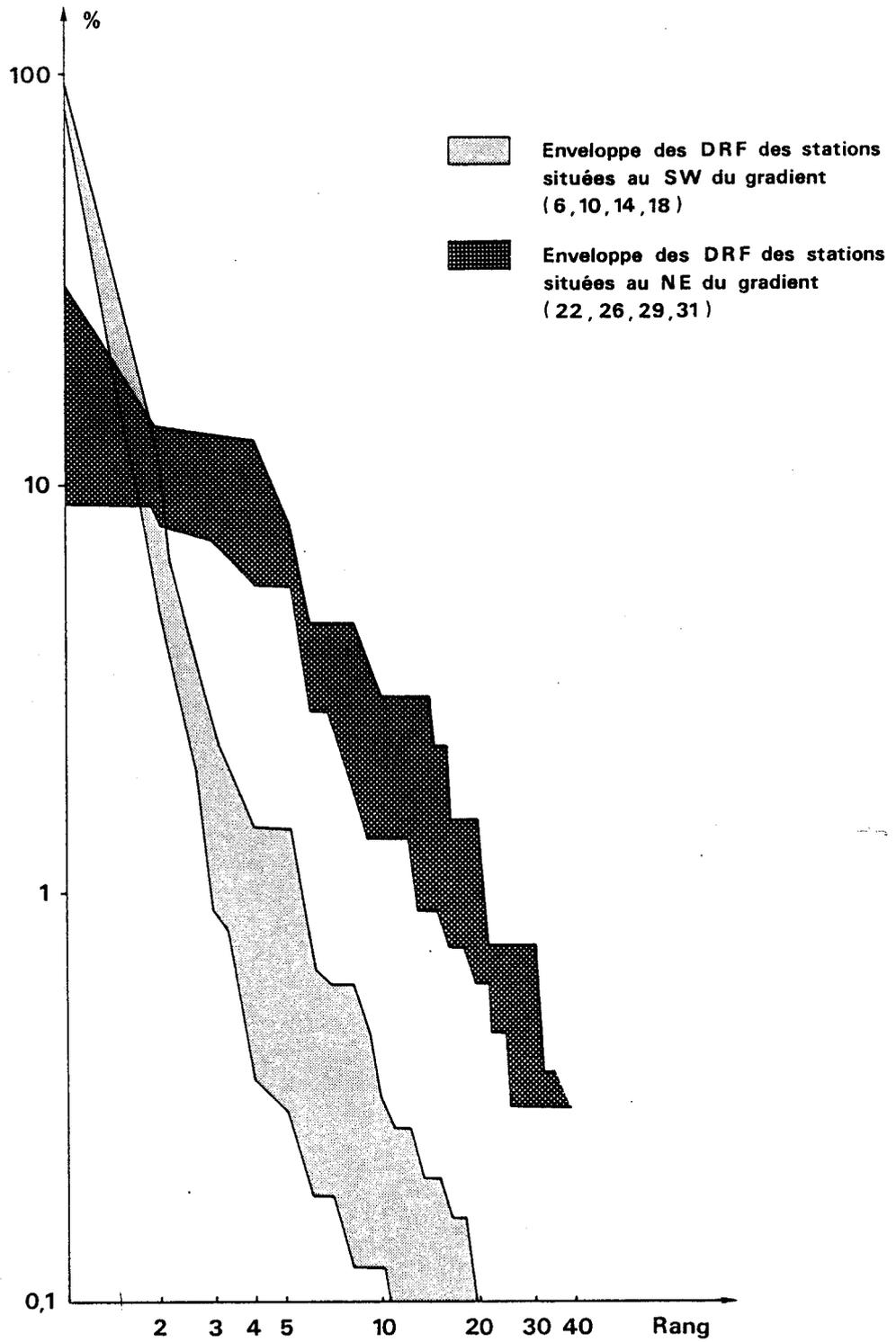


Fig. 40 : Evolution des allures des DRF le long du gradient d'envasement

sédiment du Sud-Ouest vers le Nord-Est. Ainsi, l'épifaune sessile est mieux représentée au Sud-Ouest du secteur d'étude alors que l'endofaune apparaît diversifiée au Nord-Est de ce secteur.

Cependant, un autre gradient est également perceptible : une différenciation du large vers la côte apparaît, conditionnée simultanément par les caractéristiques des masses d'eau et les apports terrigènes côtiers.

La masse d'eau du large, moins turbide et moins riche en matière organique (QUISTHOUDT et coll., 1987), semble insuffisamment riche pour permettre l'abondance des suspensivores, notamment l'épifaune sessile et *Ophiothrix fragilis*. La plus faible abondance de larves âgées dans cette zone (BRYLINSKI, 1985) peut être due à cette insuffisance ou à l'action des courants de marée. Dans ce secteur, l'affaiblissement des courants provoque un ensablement important des cailloutis au Nord-Est, sans qu'un envasement soit décelable.

Au contraire, la masse d'eau côtière est plus chargée en particules, notamment organiques. Le faciès côtier de fort hydrodynamisme, situé approximativement sous cette masse d'eau et au niveau de la discontinuité hydrologique observée (QUISTHOUDT, 1987), est caractérisé par une épifaune sessile importante et une densité forte d'*Ophiothrix fragilis*.

L'affaiblissement des courants de marée se traduit par un envasement localement important des cailloutis, et la coexistence de la faune vagile des fonds grossiers et de l'endofaune des sables envasés. L'utilisation de l'analyse factorielle des correspondances sur des faciès relativement homogènes quant à la nature du sédiment et la composition spécifique qualitative permet de mettre en évidence un gradient d'affaiblissement du courant au sein des faciès. Seul le faciès côtier de fort hydrodynamisme apparaît homogène, sans doute en raison de la forte sélection due aux courants qui uniformisent à petite échelle d'observation les abondances des espèces principales.

Les faciès se différencient clairement par leur richesse spécifique et leur diversité, mais également par leur structure trophique. L'enrichissement des faciès côtiers est à l'évidence induit par celle de la masse d'eau. Seul le faciès à *Modiolus modiolus* semble faire exception, puisque la capacité filtrante des Modioles paraît à l'origine d'un enrichissement important de ce faciès.

La répartition des espèces semble assez classique, mais deux espèces indiquent l'hydrodynamisme violent devant le Cap Gris-Nez : *Halichondria panicea*, trouvée au-dessous de sa répartition bathymétrique habituelle, et *Musculus discors* qui, sans former apparemment de véritables moulières, devient commune.

CHAPITRE IV

ETUDE DE LA COLONISATION

DE PLAQUES EXPERIMENTALES

IMMERGEES SUR LE SITE D'ETUDE

CHAPITRE IV

ETUDE DE LA COLONISATION DE PLAQUES EXPERIMENTALES IMMERGEES SUR LE SITE D'ETUDE

IV.1. OBJECTIFS DE L'ETUDE

Après avoir décrit en détail le peuplement des cailloutis à épibiose sessile, il nous a semblé intéressant d'étudier la mise en place de l'épifaune sessile, qui représente une part importante du peuplement. Comment le peuplement se structure-t-il, les espèces dominantes du peuplement naturel se fixent-elles rapidement ? Ces deux points paraissent importants pour mieux comprendre l'abondance et la diversité de l'épifaune sessile dans le milieu naturel.

Pour que la comparaison avec le peuplement naturel soit cohérente, nous avons voulu immerger les plaques expérimentales sur le site même d'étude, malgré tous les problèmes que cela posait : profondeur assez importante, courants de marée importants, difficulté pour repérer les plaques.

Pour cela, nous avons profité de la présence d'une bouée sur le quadrillage côtier (Fig. 4), et nous nous sommes repérés au fond à partir du lest d'ancrage de la bouée.

Les plaques ne sont donc pas situées où le courant est le plus fort et les cailloutis les plus grossiers, mais sur des cailloutis déjà ensablés. Cependant, les espèces les plus communes de l'épifaune sessile ont été récoltées sur le site : *Abietinaria abietina*, *Sertularia argentea*, *Halecium halecinum*, *Hydrallmania falcata*, *Alcyonium digitatum*, *Urticina felina*, *Pomatoceros triqueter* et *Electra pilosa*.

IV.2. MISE EN PLACE DES PLAQUES ET REGULARITE DES PRELEVEMENTS

Après plusieurs essais infructueux, les plaques ont été immergées le 2 mai 1986. Puis, des plaques supplémentaires ont été immergées en 1986 et 1987 pendant de courtes périodes (Fig. 41) afin de préciser les époques de fixation de la faune ainsi que la préférence des espèces pour des plaques neuves ou anciennes.

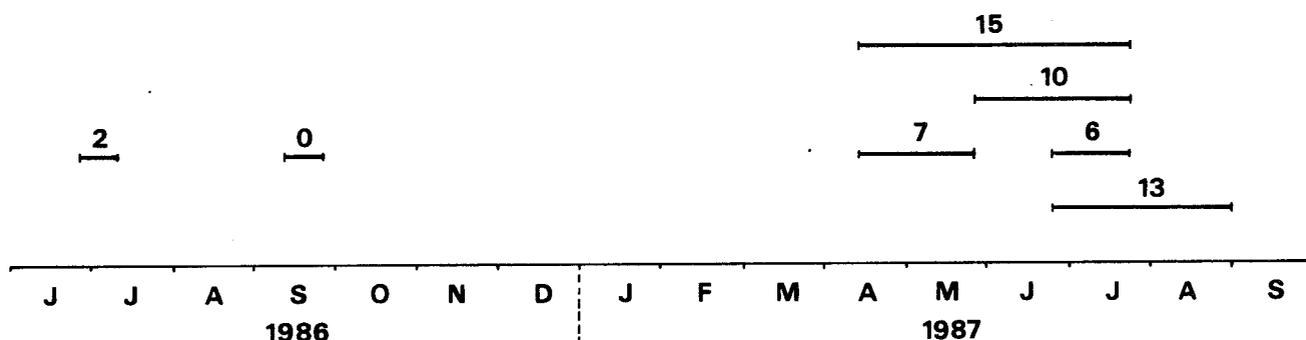


Fig. 41 : Nombre d'espèces fixées sur les plaques immergées pendant de courtes périodes

Il était prévu de remonter chaque mois une plaque immergée depuis le début de l'expérience, ainsi qu'une plaque mensuelle. Deux plaques initiales ont été examinées lors des deux premières récoltes afin d'évaluer l'homogénéité de la fixation : celle-ci s'étant révélée forte, nous nous sommes ensuite contentés de remonter une seule plaque initiale.

Les conditions météorologiques ne nous ont pas permis de remonter les plaques avec régularité en 1986 (Fig. 42).

Un point important dans la réalisation de l'expérience est d'avoir disposé directement les plaques en contact avec le fond. Dans de nombreux cas, les plaques expérimentales sont placées au-dessus du fond, ce qui provoque l'exclusion d'un certain nombre d'espèces (KARLSON, 1978) et rend aléatoire la comparaison avec le milieu naturel.

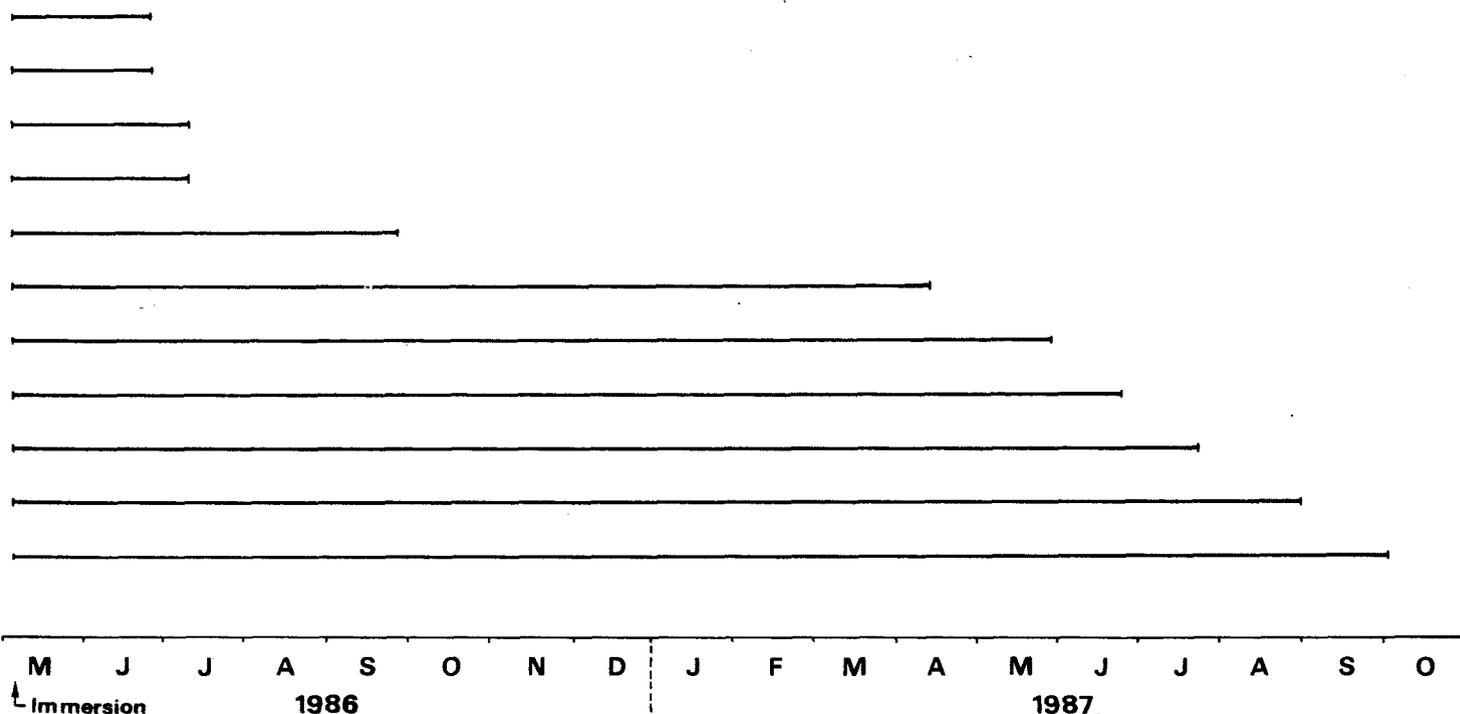


Fig. 42 : Durée d'immersion des plaques initiales

IV.3. ETUDE SYNECOLOGIQUE

IV.3.1. Principales périodes de fixation

Les premières fixations du printemps 1986 sont assez faibles, et le recouvrement demeure inférieur à 10%. Quelques espèces vagiles ont également été récoltées : *Harmothoë longisetis*, *Pholoë minuta*, *Onchidoris bilamellata* et *Jassa falcata*.

Quelques espèces nouvelles se fixent au début de l'été, et le recouvrement augmente (20 à 30%), en raison de la fixation continue de *Balanus crenatus*. Les espèces vagiles sont également plus diversifiées, les Nudibranches sont en particulier bien représentés.

Un nombre important d'espèces se fixe en période estivale. *Pomatoceros triquetter* continue à coloniser les plaques au cours de l'été et sa densité augmente (760 ind./m²). Le recouvrement est plus faible du fait de la disparition de *Balanus crenatus* (R ≈ 5%).

Les résultats de 1987 sont assez proches mais ils permettent de préciser les dates de fixations.

Pendant l'hiver 1986-87, trois espèces nouvelles se fixent sur les

anciennes plaques : *Abietinaria abietina*, *Sertularia cupressina* et *Alcyonidium gelatinosum*.

Les mêmes espèces se fixent au printemps en 1986 et 1987. *Verruca stroemia* et *Lanice conchilega* se fixent dès le printemps en 1987 alors qu'elles n'étaient apparues qu'en été en 1986. Quelques nouvelles espèces sont présentes : *Chlathrina coriacea*, *Modiolus sp.*, *Schizomavella linearis* et *Crisia eburnea*.

Les fixations estivales de 1987 sont également importantes : les mêmes espèces qu'en 1986 apparaissent ainsi qu'un nombre important de nouvelles espèces.

IV.3.2. Evolution du nombre d'espèces récoltées

41 espèces fixées et 30 espèces vagiles ont été récoltées pendant les 18 mois de l'étude.

Le nombre d'espèces fixées par plaque (surface de 0,1 m²) augmente rapidement du 2 mai au 26 septembre 1986, pour atteindre 17 espèces fixées sur la plaque immergée pendant 5 mois (Fig. 43).

Un certain nombre d'espèces annuelles disparaît pendant la période hivernale, ainsi la plaque récoltée le 13 avril 1987 ne porte que 12 espèces, malgré les premiers recrutements printaniers (*Abietinaria abietina*, *Alcyonidium gelatinosum*, *Balanus crenatus*).

L'augmentation du nombre d'espèces fixées par plaque est plus faible en 1987, entre le 13 avril et le 23 juillet, malgré les recrutements estivaux, car plusieurs espèces apparues au printemps disparaissent rapidement (*Hiatella arctica*, *Balanus crenatus*).

Le nombre d'espèces fixées par plaque atteint 21 le 23 juillet et le 1er septembre pour redescendre à 20 sur la plaque relevée le 3 octobre. Les espèces annuelles disparaissent petit à petit, de même que quelques espèces pérennes qui ne sont pas dans des conditions suffisamment favorables : ainsi, les Bivalves qui se fixent au printemps (*Modiolus sp.*, *Hiatella arctica*, *Sphenia binghami*), disparaissent tous au cours de l'été, car la plaque ne leur offre pas un abri susceptible de leur permettre de résister au courant lorsqu'ils grossissent.

La figure 44 compare l'évolution du nombre d'espèces solitaires et coloniales fixées sur les plaques au cours de l'étude. Les espèces solitaires sont plus nombreuses que les espèces coloniales sur les plaques initiales de mai 1986, mais la plupart disparaît pendant l'hiver.

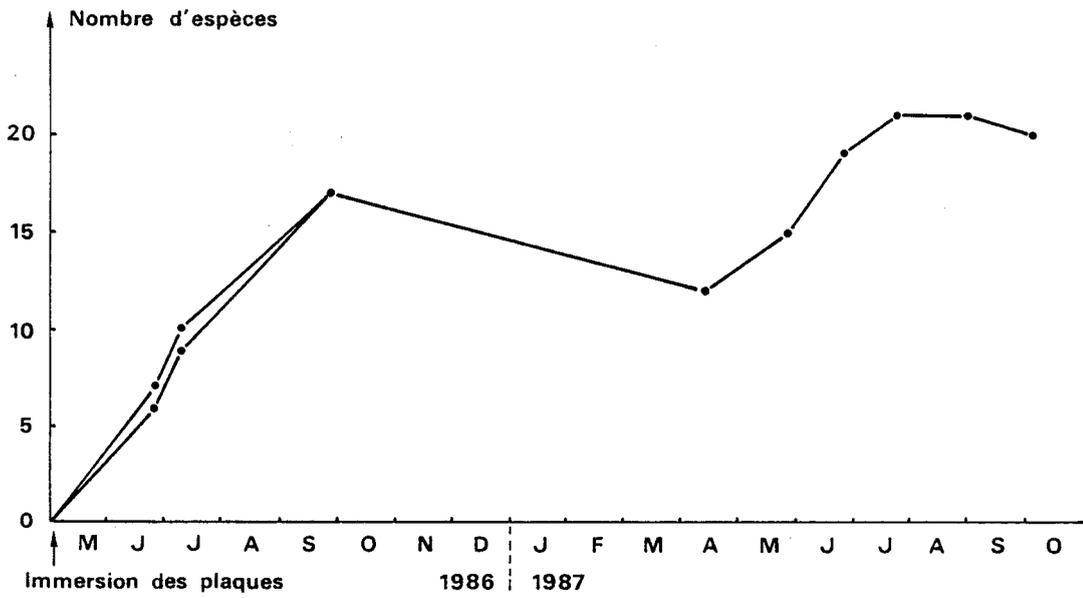


Fig. 43 : Evolution du nombre d'espèces fixées par plaque en fonction du temps d'immersion

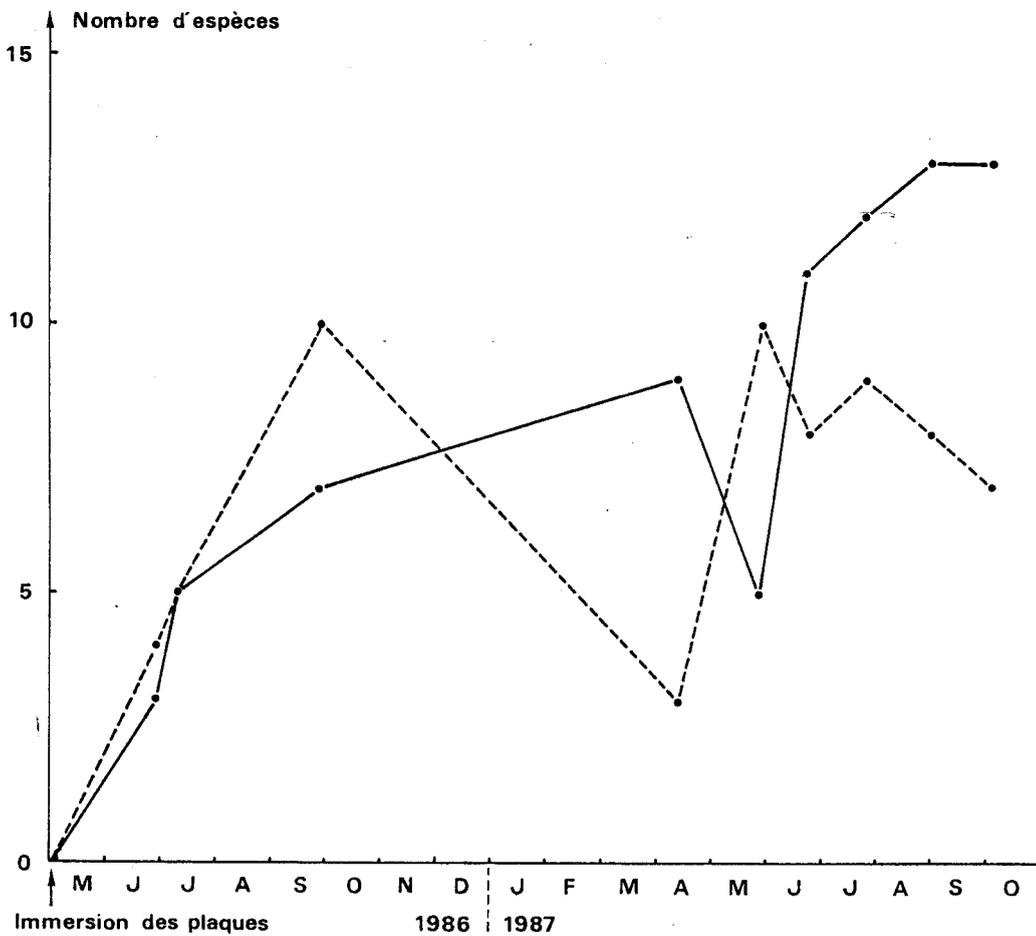


Fig. 44 : Evolution du nombre d'espèces solitaires (----) et coloniales (—) fixées sur les plaques expérimentales

Les espèces coloniales montrent une tendance continue (excepté sur la plaque de mai 1987) à augmenter tout au long de l'expérience.

La répartition des 71 espèces sessiles et vagiles récoltées sur les plaques au cours de l'étude est illustrée par la figure 45. Les groupes zoologiques dominants sont les Mollusques (24% des espèces récoltées), les Cnidaires (17%) et les Bryozoaires (17%).

La domination des Mollusques tient principalement à l'abondance des Nudibranches (8 espèces, voir annexe III) sur les plaques. Certains semblent en particulier avoir été attirés par les recrutements importants d'espèces fixées : ainsi, *Onchidoris bilamellata*, prédateur de *Balanus crenatus*.

Les Cnidaires et les Bryozoaires dominent également l'épifaune sessile du peuplement naturel des cailloutis.

IV.3.3. Définition des différents types d'espèces fixées

Les espèces récoltées sur les plaques au cours de l'étude peuvent être séparées en différentes catégories selon leur période de fixation, l'étalement de cette période, leur préférence pour des plaques, récemment ou anciennement immergées, et la durée de leur présence après la fixation.

Les catégories retenues sont les suivantes :

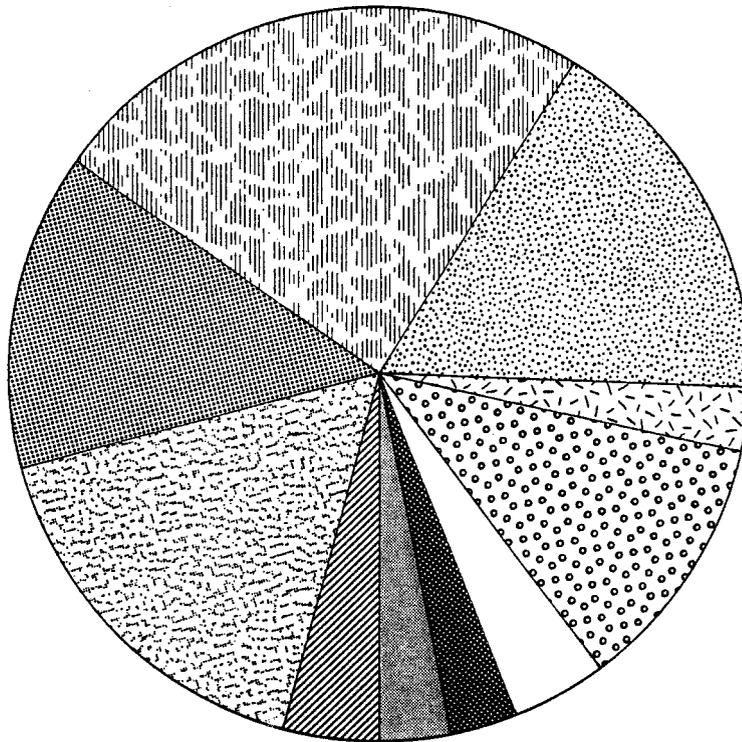
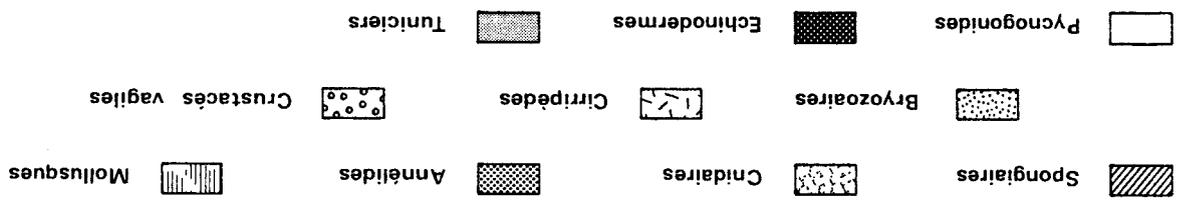
(1) Espèces indifférentes à la durée d'immersion des plaques et disparaissant avant un nouveau recrutement :

Lanice conchilega
Hiatella arctica
Sphenia binghami
Tubulipora phalangea
Balanus crenatus

(2) Espèces indifférentes à la durée d'immersion des plaques, puis présentes en permanence (espèces pérennes ou à renouvellement continu) :

Tubularia larynx
Laomedea sp. 1
Halecium halecinum
Pomatoceros triqueter
Electra pilosa

Fig. 45 : Importance relative des différents groupes zoologiques récoltés (nombre d'espèces) sur les plaques (epifaune sessile et vagile)



(3) Espèces se fixant exclusivement en fin d'été au cours des deux années et disparaissant pendant l'hiver (réaction à la durée d'immersion des plaques non déterminée) :

Sycon ciliatum
Bicellariella ciliata
Dendrodoa grossularia
Molgula sp.

(4) Espèces ne se fixant que la 2ème année :

Abietinaria abietina (Reproduction hivernale)
Hydrallmania falcata
Sertularia argentea
Actinaria sp. 2
Modiolus sp.
Crisia eburnea
Conopeum reticulum
Schizomavella linearis
Verruca stroemia (faiblement présente en septembre 1986)

Les autres espèces n'ont pas de date précise de fixation ou n'ont été récoltées qu'à une seule date et à un exemplaire. Elles ne peuvent donc être classées précisément, bien qu'elles n'apparaissent pour la plupart que la deuxième année.

IV.3.4. Evolution de la structure du peuplement

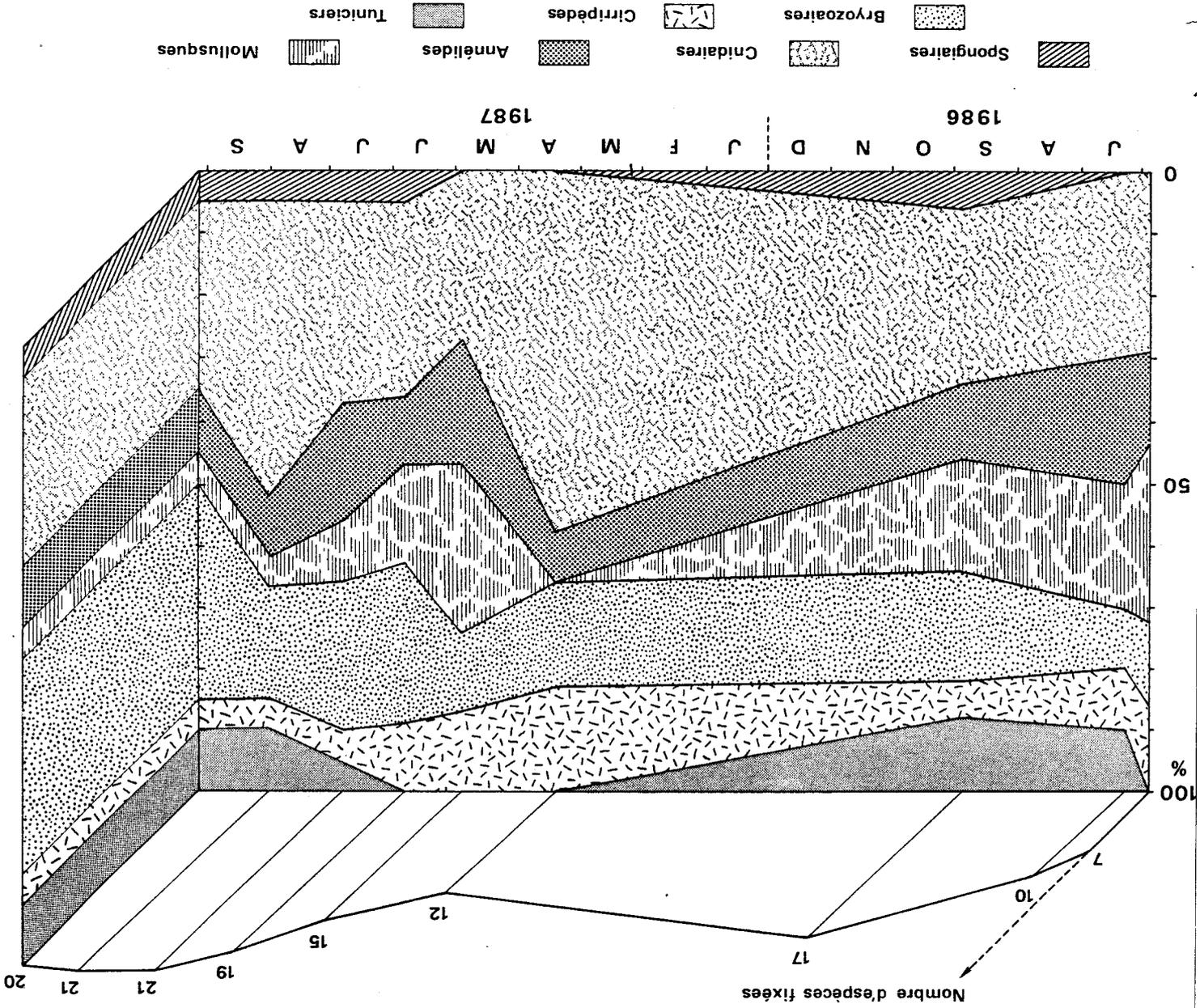
La figure 46 montre l'évolution de l'importance relative des différents groupes zoologiques fixés sur les plaques. Les Cnidaires, principalement des Hydraires, dominent le peuplement pendant presque toute la durée de l'étude. Les Bryozoaires, rares pendant les premiers mois, sont de mieux en mieux représentés, au point de légèrement dominer les Cnidaires sur la dernière plaque examinée. Les autres groupes sont beaucoup moins dominants, et fluctuent au cours de l'année. Les Spongiaires, les Mollusques et les Tuniciers disparaissent l'hiver, parce que les conditions du milieu (manque d'abri contre le courant, abrasion due au sédiment fin mis en mouvement par le courant) leur sont défavorables.

IV.3.5. Dendrogramme des affinités spécifiques

Un dendrogramme, réalisé grâce à l'indice qualitatif d'OCHIAI sur les espèces fixées (Fig. 47), sépare les plaques en trois groupes :

- Un premier groupe, formé à un niveau de similarité de 0,57, est constitué des plaques relevées en juin et juillet 1986, après 2 mois et 2

Fig. 46 : Importance relative des différents groupes zoologiques (nombre d'espèces) ayant colonisé les plaques immergées le 2 mai 1986



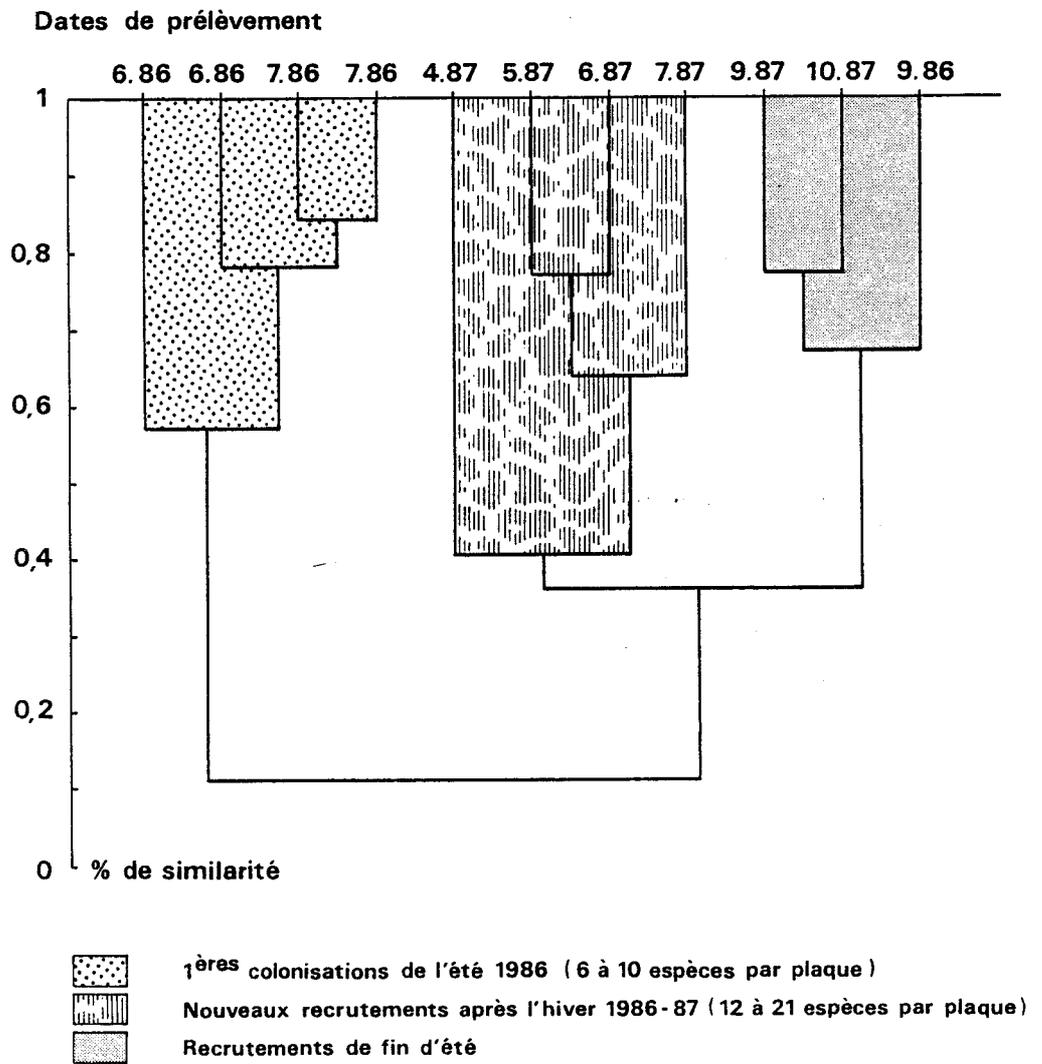


Fig. 47 : Dendrogramme des affinités spécifiques entre plaques immergées le 2.05.86 réalisé sur l'épifaune sessile (indice de similarité d'OCHIAI)

mois et demi d'immersion. Le nombre d'espèces fixées est faible (6 à 10 espèces par plaque).

- Un deuxième groupe de quatre plaques (reliées à une valeur de similarité de 0,4) est constitué par les plaques relevées au printemps et en été 1987. Elles sont immergées depuis 11 à 15 mois, sont plus riches en espèces (12 à 21 par plaque) que celles du groupe précédent. Les plaques relevées en mai, juin et juillet sont très semblables (lien > 0,6) mais la plaque relevée en avril, appauvrie par la période hivernale et encore peu colonisée par les recrutements printanniers, est assez différente (lien = 0,4, 12 espèces fixées seulement).

- Le troisième groupe, formé à un niveau de similarité de 0,67, rassemble les plaques de fin d'été et de début de printemps, caractérisées par le recrutement de quelques espèces (*Sycon ciliatum*, *Abietinaria abietina*, *Tubulipora phalangea*, *Bicellariella ciliata* et *Dendrodoa grossularia*). La plaque la plus dissemblante des autres est celle relevée en septembre 1986, sur laquelle manquent les espèces présentes uniquement la deuxième année.

Les groupes 2 et 3 présentent des affinités certaines (Fig. 47), alors que le groupe 1 (plaques de 1986) est très individualisé. Le dendrogramme ne permet pas une analyse très fine, mais montre l'évolution du peuplement par augmentation du nombre d'espèces, ainsi que les périodes principales de recrutement (printemps-été d'une part, fin d'été-début d'automne d'autre part).

IV.3.6. Analyse factorielle des correspondances (AFC)

Nous avons effectué une AFC sur la présence (codée 1) et l'absence (codée 0) des espèces fixées sur les plaques, bien que certains auteurs déconseillent cette méthode et préconisent la mise en oeuvre d'une analyse des correspondances multiples effectuée sur un tableau logique (VOLLE, 1985). Les résultats semblent toutefois cohérents (Fig. 48) et recourent ceux obtenus par la construction du dendrogramme (Fig. 47).

Les espèces récoltées une seule fois n'ont pas été prises en compte.

Les deux axes principaux représentent 52,2% de l'inertie du nuage de points.

L'axe I oppose les plaques de printemps-début d'été aux plaques d'été-début d'automne. Les plaques de printemps-début d'été sont caractérisées par *Lanice conchilega* (contribution = 9,4%, corrélation au

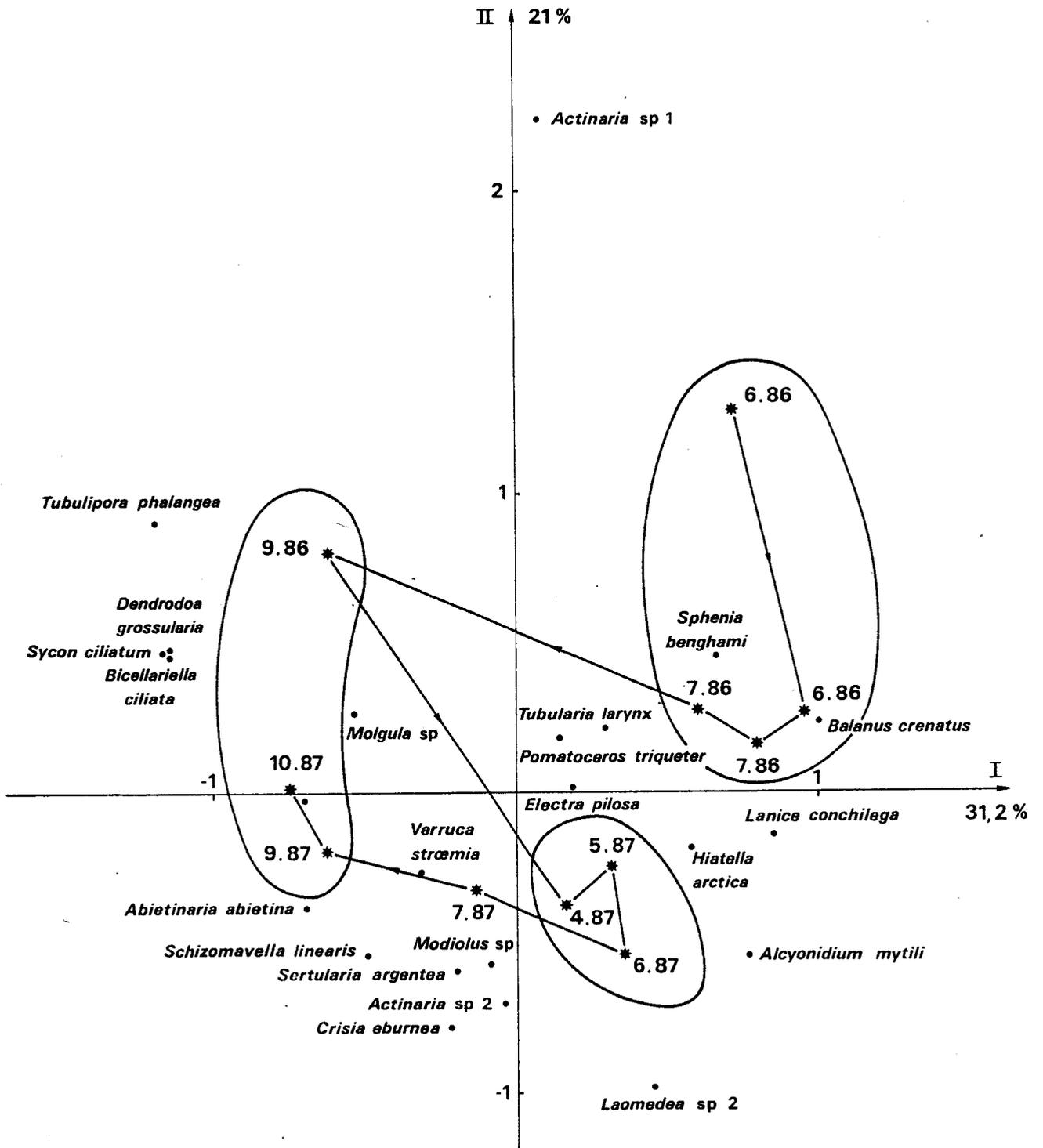


Fig. 48 : AFC réalisée sur l'épifaune sessile récoltée sur les plaques immergées le 2.05.86

carré = 0,63), *Sphenia binghami* (contribution = 7,5%, corrélation au carré = 0,59) et *Balanus crenatus* (contribution = 14,7%, corrélation au carré = 0,83), toutes espèces se fixant uniquement à cette période et disparaissant ensuite rapidement des plaques. Ces espèces s'opposent sur l'axe I aux espèces se fixant en fin d'été-début d'automne et disparaissant en période hivernale : *Sycon ciliatum* (contribution = 8,8%, corrélation au carré = 0,75), *Tubulipora phalangea* (contribution = 6,3%, corrélation au carré = 0,43), *Bicellariella ciliata* (contribution = 8,8%, corrélation au carré = 0,75) et *Dendrodoa grossularia* (contribution = 8,8%, corrélation au carré = 0,75).

L'axe II oppose les plaques relevées en 1986 à celles relevées en 1987 et exprime donc la durée d'immersion. Les espèces qui contribuent le plus à la formation de cet axe sont des espèces apparues uniquement la deuxième année : *Sertularia argentea* (contribution = 6,7%, corrélation au carré = 0,64), *Actinaria* sp. 2 (contribution = 6,2%, corrélation au carré = 0,43), *Laomedea* sp.2 (contribution = 6,2%, corrélation au carré = 0,43).

Trois groupes s'individualisent donc sur le plan formé par les deux axes principaux (Fig. 48), semblables à ceux formés par le dendrogramme (Fig. 47), à l'exception de la plaque relevée le 23.7.87 qui est intermédiaire entre deux groupes.

L'évolution du peuplement et les périodes importantes sont bien visibles sur la figure 48 : 3 des 4 plaques relevées en juin et juillet 86 sont très proches les unes des autres, la quatrième se détachant par la présence d'*Actinaria* sp.1 mais étant située dans le même quadrant.

L'évolution est importante entre juillet et septembre 1986, plusieurs espèces se fixant en fin d'été. L'évolution est également forte entre septembre 1986 et le printemps 1987 : les plaques d'avril, mai et juin sont très proches, nous constatons un retour partiel à la structure du printemps 1986 (recrutement des mêmes espèces) mais le peuplement continue à devenir plus complexe (pérennité de certaines espèces et recrutement de nouvelles espèces).

L'évolution continue lentement pendant l'été, la fixation d'espèces nouvelles isole les plaques 7.87 et 9.87 dans un quadrant, mais un retour partiel vers la situation de septembre 1986 est visible sur la plaque 10.87, dû au recrutement de fin d'été des mêmes espèces en 1986 et 1987.

IV.3.7. Analyse des correspondances multiples (ACM)

Bien que l'AFC montre clairement le processus de mise en place des espèces et d'évolution du peuplement, nous avons réalisé une analyse des correspondances multiple (ACM), en définissant des classes d'abondance et de recouvrement de l'épifaune sessile (paragraphe I.5.9.).

Les 3 classes ont été définies ainsi :

Classe 1 : espèce absente

Classe 2 : 1 à 20 individus récoltés (espèces dénombrables)

ou espèce peu commune (colonies dressées)

ou recouvrement < 10% (colonies encroûtantes)

Classe 3 : plus de 20 individus récoltés

ou espèce commune

ou recouvrement > 10%

Ces limites ont été définies d'après l'amplitude des variations observées.

Les deux premiers axes (Fig. 49) représentent 45,4% de l'inertie totale du nuage de points, ce qui est important pour une ACM, pour laquelle les taux d'inertie sous-estiment généralement la quantité d'information apportée par les axes (VOLLE, 1985).

Lorsque 3 modalités (classe d'abondance) ont été définies pour une espèce, celles-ci sont réunies par des segments de droite qui montrent les variations d'abondance dans le temps. Les espèces ne présentant que 2 modalités (parce qu'elles ne sont jamais abondantes) ne sont représentées que par leur point-présence (par exemple *Crisia eburnea*). Dans ce cas, le point-absence de l'espèce devrait être situé dans le quadrant opposé.

La signification des axes n'apparaît pas aussi clairement que pour l'AFC, mais l'évolution du peuplement est mieux nuancée : si les 4 plaques relevées en juin et juillet 1986 sont là aussi très proches les unes des autres (et seulement caractérisées par la présence de *Sphenia binghami*), l'évolution est plus marquée pendant le printemps et l'été 1987 qu'elle ne l'était sur l'AFC (Fig. 48).

Après l'éloignement de la plaque 9.86, la plaque 4.87 se rapproche nettement des plaques 6.86 et 7.86 mais le processus se différencie dès mai 1987, en s'amplifiant en juin 1987 (plaque caractérisée par l'abondance marquée de *Lanice conchilega*, *Sphenia binghami* et *Modiolus sp.*). L'évolution se poursuit en juillet et septembre 1987, avec les

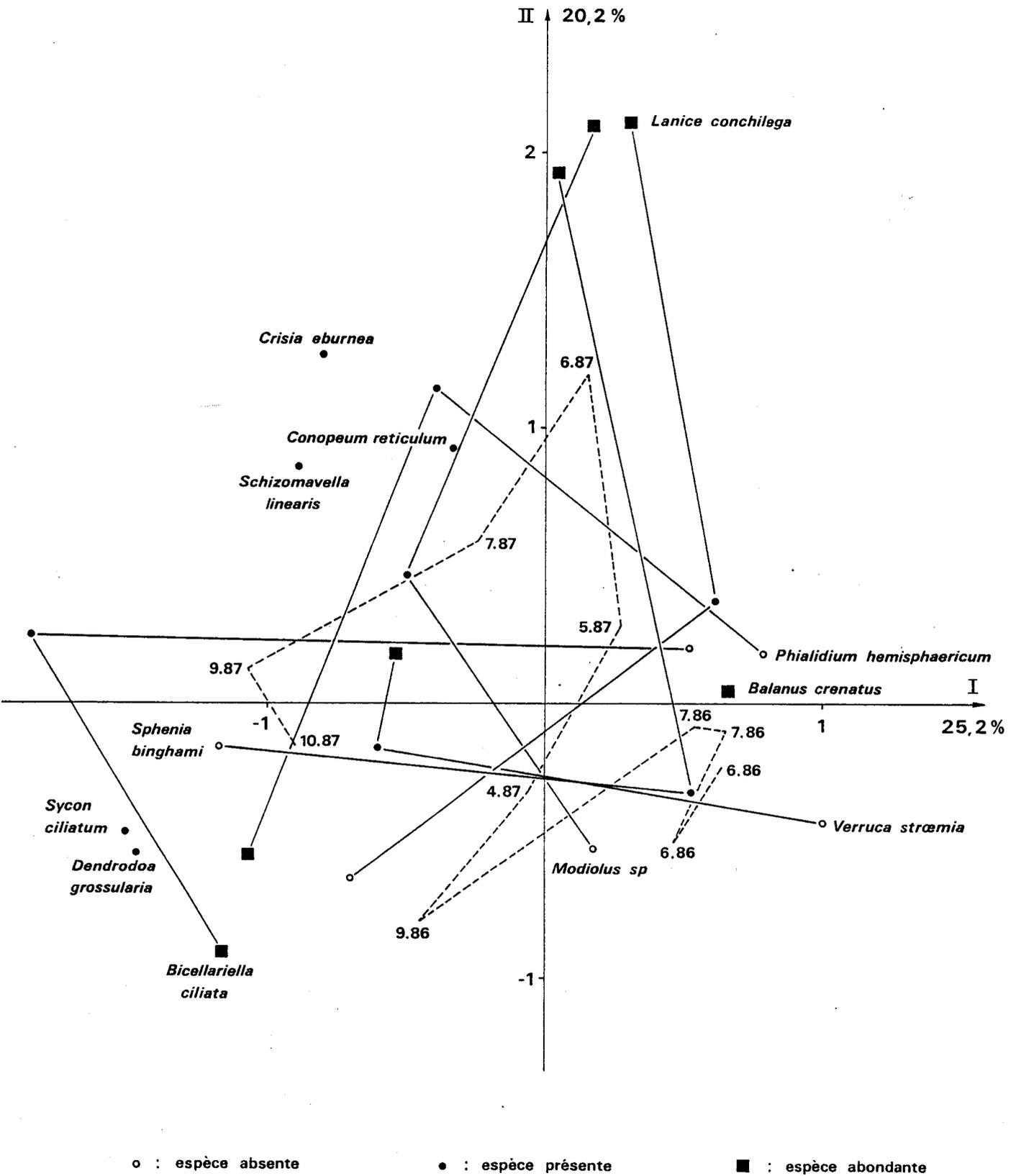


Fig. 49 : Analyse des correspondances multiples réalisée sur l'épifaune sessile récoltée sur les plaques immergées le 2.05.86

recrutements de nouvelles espèces (*Crisia eburnea*, *Schizomavella linearis*), pour se rapprocher en octobre 1987 de la structure de septembre 1986 : recrutements de fin d'été des mêmes espèces, *Sycon ciliatum*, *Bicellariella ciliata*, *Dendrodoa grossularia*, et disparition de certaines espèces apparues au printemps (*Lanice conchilega*, *Sphenia binghami*).

L'ACM permet en outre de représenter les périodes d'abondance de quelques espèces et de mettre en évidence certains décalages entre les deux années. Ainsi, *Balanus crenatus* est abondante en juin et surtout juillet 1986, puis en avril et mai 1987, mais son abondance décroît fortement dès juin 1987 avant de disparaître le mois suivant. *Lanice conchilega* est faiblement présente en juin et juillet 1986, elle est plus abondante l'année suivante dès mai 1987. *Sphenia binghami* est beaucoup plus abondante au printemps 1987 qu'elle ne l'était au printemps 1986. *Verruca stroemia* ne s'est fixée qu'en fin d'été 1986, mais elle est présente sur toutes les plaques relevées en 1987, et particulièrement abondante en juin 1987.

IV.4. ETUDE AUTÉCOLOGIQUE DE QUELQUES ESPÈCES

Nous allons décrire les variations d'abondance, de recouvrement des principales espèces rencontrées, en liant les résultats aux durées de vie des espèces et aux conditions de milieu.

Balanus crenatus (Fig. 50)

L'espèce se fixe indifféremment sur des plaques neuves ou anciennes : la densité moyenne peut atteindre 47750 ind./m² (écart-type = 15200) sur une plaque neuve (immergée du 13.4 au 26.5.87) et 84000 ind./m² (écart-type = 24800) sur une plaque ancienne (immergée du 2.5.86 au 13.4.87).

Cependant, l'immersion des plaques en mai 1986 semble avoir eu lieu après les premières fixations de balanes et la densité ne dépasse pas 2670 ind./m² en juin (dont 50% déjà mortes), alors qu'un second recrutement (ou un recrutement unique et tardif) très important s'est produit en juillet 1986 (D = 37000 ind/m², écart-type = 12600 dont 70% des individus morts). En 1987, le recrutement est précoce, fin mars-début

avril : $D = 84000 \text{ ind./m}^2$, écart-type = 24800, tailles de 1,9 à 2,6 mm.

La densité chute à 66000 ind./m^2 le 26 mai (écart-type = 30700, tailles de 1,5 à 5,5 mm), 1080 ind./m^2 le 25 juin (tailles de 2,1 à 4,9), et il ne reste aucun individu vivant sur la plaque relevée le 23 juillet. Le fort recrutement de *Balanus crenatus* est sûrement dû à l'attraction exercée sur les larves Cypris par les traces des adultes de l'année précédente sur les plaques, la substance active étant l'arthropodine (KNIGHT-JONES, 1953 et CRISP et MEADOWS, 1962, in GUERIN, 1982).

- *Alcyonidium mytili* occupe environ 10% de la surface des plaques relevées en juin 1986 et avril 1987 et recouvre entièrement de nombreuses jeunes balanes.

- *Onchidoris bilamellata*, Nudibranche prédateur des balanes (THOMPSON et BROWN, 1976 ; TODD, 1982), a été récoltée sur les plaques en juin et juillet 1986, en mai, juin et juillet 1987. Les individus étaient presque tous sur *Balanus crenatus*.

La figure 50 montre l'évolution des densités des deux espèces. Leurs densités sont supérieures en 1987. TODD et DOYLE (1981) ont suggéré que la présence des balanes (*Balanus balanoides* en zone intertidale) est nécessaire et doit précéder la présence des larves véligères de Nudibranches pour que la métamorphose soit un succès. Cependant, GRANT et WILLIAMSON (1985) ont mis en doute cette "Settlement-timing hypothesis", et pensent que la présence de balanes est effectivement nécessaire, mais pour la survie des jeunes Nudibranches benthiques et non pour la métamorphose des larves.

Nos observations montrent effectivement l'attraction des jeunes *Onchidoris bilamellata* pour les balanes : la densité de l'espèce atteint 600 ind./m^2 (plaque mensuelle immergée du 13.4 au 26.5.87) alors qu'elle est assez rarement récoltée, surtout en zone subtidale. Les pics de densité des deux espèces coïncident en 1986, mais l'immersion des plaques était sûrement postérieure aux premiers recrutements de *Balanus crenatus*. En 1987, le pic de densité de *Balanus crenatus* se produit en avril, alors qu'aucun *Onchidoris bilamellata* n'est présent sur les plaques : ceux-ci apparaissent en mai et leur densité reste importante jusqu'en juin, alors même que la densité des balanes décroît rapidement.

Le recrutement est plus précoce que ne l'a observé TODD (1982) en Mer du Nord (North Yorkshire, Angleterre) où il s'est produit en juin au cours de ses trois années d'étude, après le recrutement de *Balanus*

balanoïdes.

Quelques Nudibranches sont encore présents le 23 juillet, alors que *Balanus crenatus* a disparu, et des pontes sont accrochées à la plaque. TODD (1982) a également observé la croissance et la ponte rapide de quelques individus, mais il doute qu'un recrutement puisse réussir en automne en l'absence de *Balanus balanoïdes*, puisqu'il remarque que l'espèce se nourrit exceptionnellement de *Verruca stroemia*. Nous n'avons pas trouvé de Nudibranches sur cette balane.

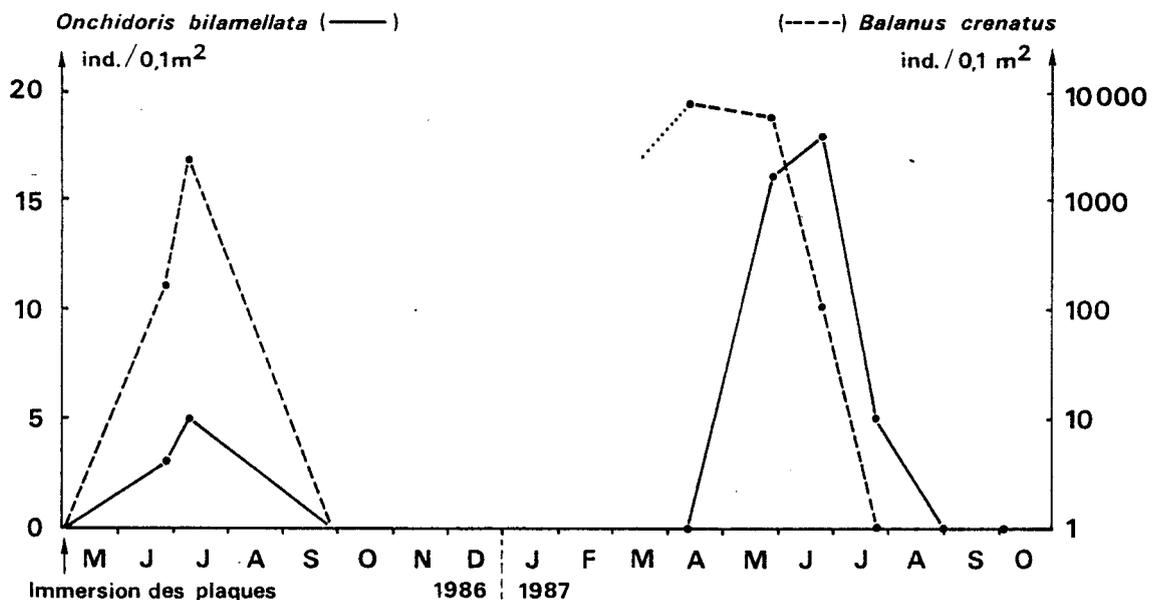


Fig. 50 : Evolution des densités d'*Onchidoris bilamellata* et de *Balanus crenatus* sur les plaques expérimentales

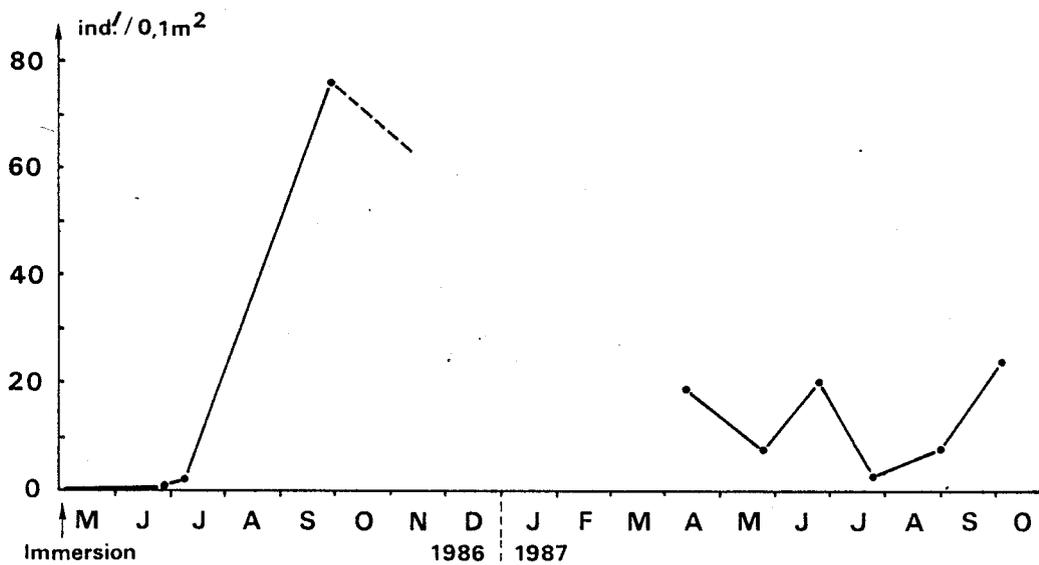


Fig. 51 : Evolution de la densité de *Pomatoceros triqueter*

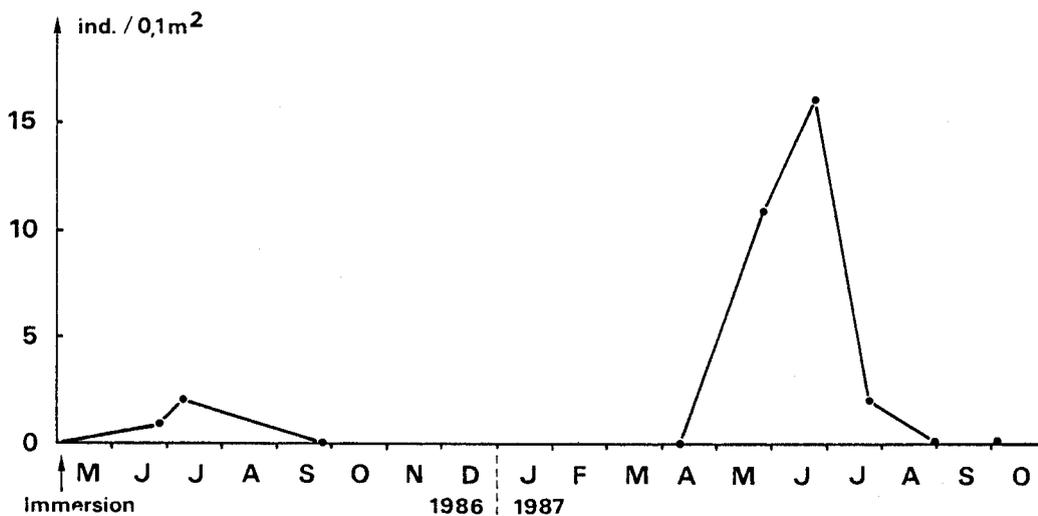


Fig. 52 : Evolution de la densité de *Lanice conchilega*

Pomatoceros triqueter (Fig. 51)

L'espèce semble indifférente à l'âge des plaques : la plaque mensuelle immergée du 25 juin au 23 juillet 1987 porte 3 jeunes individus (L = 3 mm).

Le recrutement est resté très faible au printemps 1986 : 1 individu sur une des plaques relevées en juin, 1 et 2 individus sur les deux plaques de juillet. Les fixations estivales sont par contre importantes. La plaque relevée le 13 avril 1987 porte 19 individus nés l'année précédente (L = 10 à 20 mm). Les plaques mensuelles montrent un début de recrutement en juin, peu important, la plupart des individus fixés étant agés (L = 15 à 30 mm). La fixation reste faible sur les plaques relevées en juillet : 12 individus de 2 à 5 mm sur la plaque immergée du 26 mai au 13 juillet, 3 individus de 3 mm sur la plaque immergée du 25 juin au 13 juillet et 3 individus de 3 à 5 mm sur la plaque immergée depuis le début de l'étude. Le recrutement se poursuit en août (8 individus de 2 à 7 mm) et septembre (24 individus de 1,5 à 15 mm). Il semble que les individus ayant survécu à la période hivernale meurent au cours de la deuxième année (tubes vides).

Les fixations se produisent sur une période assez longue, elles demeurent faibles en fin de printemps et en été pour augmenter au début de l'automne, mais la densité n'est jamais très forte. Dans les conditions de l'étude, les individus ne vivent pas plus de 12 à 15 mois.

. Densité maximale : 760 ind./m² (septembre 1986)

. Tailles : L = 1 à 30 mm.

Lanice conchilega (Fig. 52)

La figure 52 suggère que la fixation est plus importante sur des plaques anciennes, mais 23 individus (L = 4 à 7 mm) récoltés sur la plaque mensuelle immergée du 14 avril au 26 mai 1987 montrent que l'espèce est indifférente à l'âge des plaques.

C'est sûrement l'immersion tardive qui a empêché un recrutement benthique plus important en 1986, puisque la date de fixation semble être fin avri-début mai.

L'espèce grossit mais elle disparaît rapidement. La surface horizontale des plaques est une structure trop simple pour offrir un abri contre le courant. Quelques rares fixations ont cependant été observées sur les côtés des plaques.

. Densité maximale : 230 ind./m² (mai 1987)

. Tailles : L = 3 à 13 mm.

Modiolus sp. (Fig. 53)

La petite taille des individus nous empêche de déterminer l'espèce avec certitude, mais il s'agit certainement de *Modiolus modiolus*.

L'espèce est absente la première année, bien que la date d'immersion des plaques ne semble pas trop tardive (fixation en 1987 à la fin du mois de mai et en juin).

L'espèce se fixe sur des plaques neuves en 1987, en faible quantité : 5 individus (L = 1,2 à 1,9 mm) sur la plaque immergée du 13 avril au 26 mai, 2 individus de 0,9 mm sur la plaque immergée du 26 mai au 23 juillet.

Mais la fixation est beaucoup plus importante sur la plaque initiale relevée le 25 juin 1987 (14 mois d'immersion). Peut-être est-ce, en 1986, la conjonction de la présence de plaques neuves et d'un mauvais recrutement larvaire qui n'a pas permis la fixation de cette espèce. Il faut noter que l'espèce est rare dans cette zone à l'état adulte, alors qu'elle forme des moulières sur les fonds du large en dessous de 50 m.

Les individus grossissent jusqu'à la taille maximale de 3,7 mm avant de disparaître, sûrement emportés par les courants de marée.

La fixation s'effectue par grappe, notamment entre les balanes, mais également dans les petits trous du béton des plaques.

Le recrutement semble ponctuel comme en témoigne la faible dispersion des tailles des 93 individus fixés en juin (L = 1,5 mm, écart-type = 0,4 mm).

. Densité maximale : 930 ind/m² (juin 1987)

. Tailles : L = 0,7 à 3,7 mm.

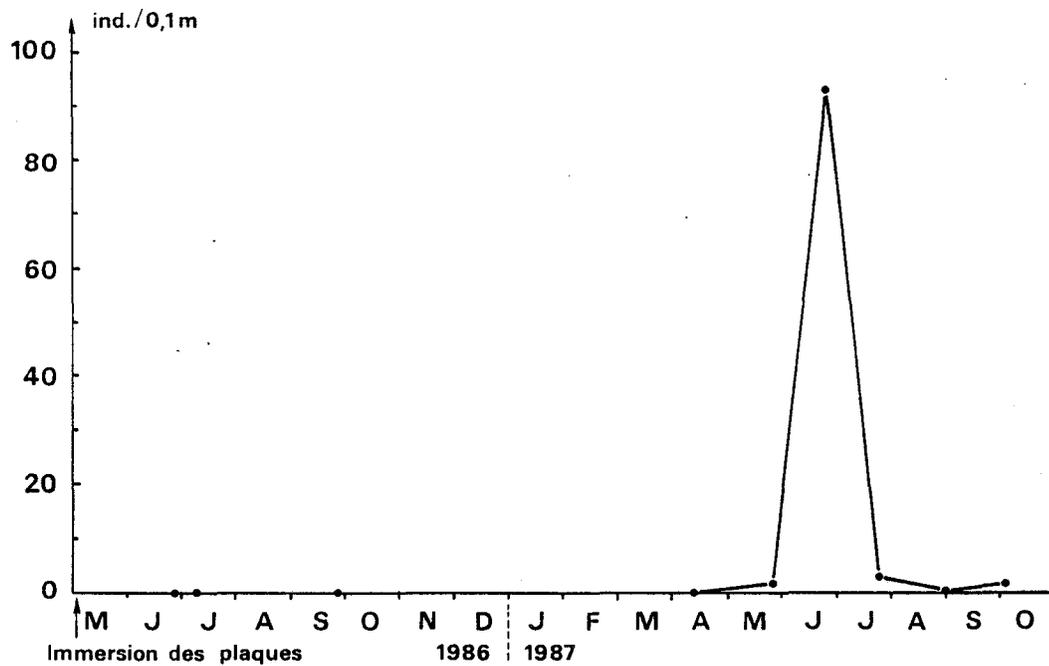


Fig. 53 : Evolution de la densité de *Modiolus sp*

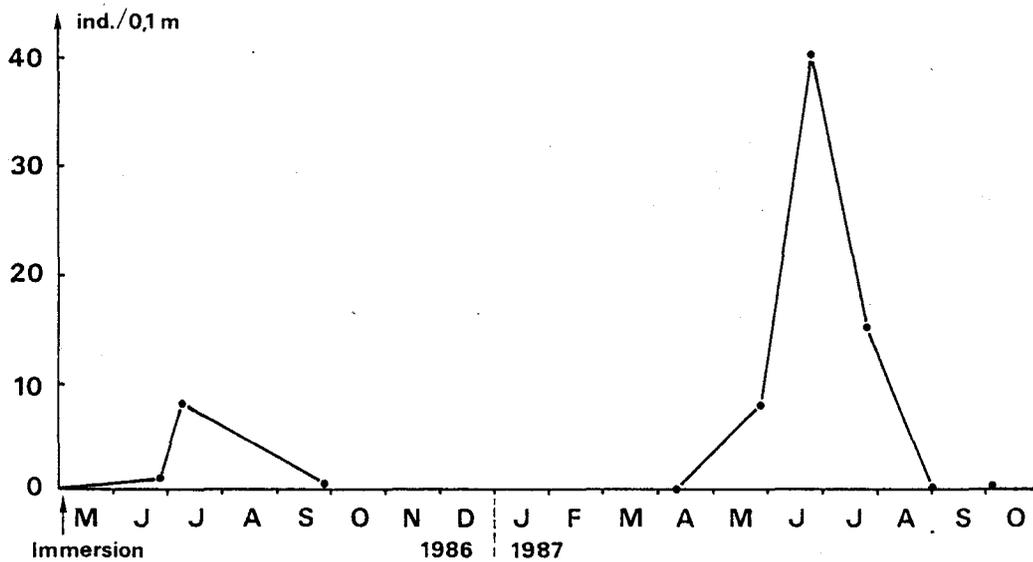


Fig. 54 : Evolution de la densité de *Sphenia binghami*

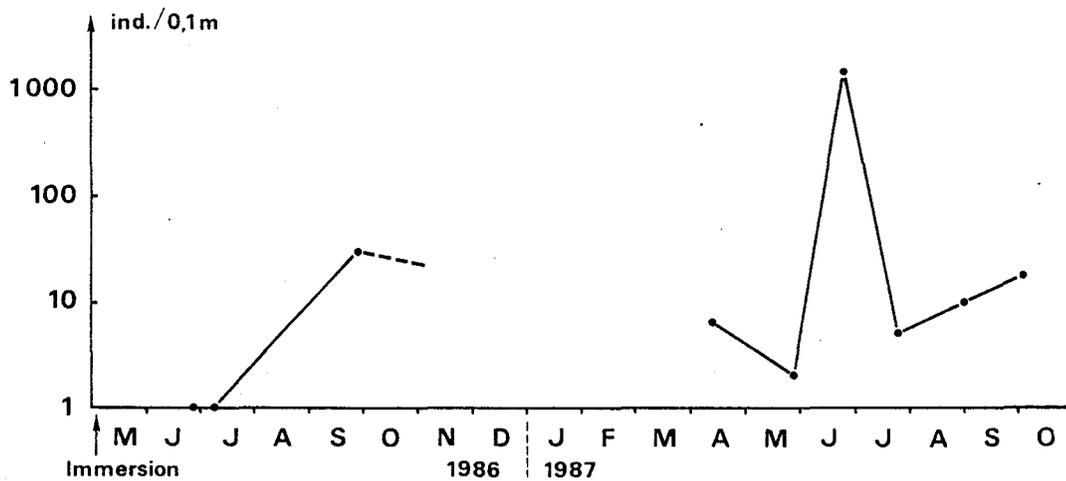


Fig. 55 : Evolution de la densité de *Verruca stræmia*

Sphenia binghami (Fig. 54)

L'espèce colonise les petits trous du béton des plaques. Elle se fixe dès la première année, mais les fixations sont plus importantes en 1987 aussi bien sur des plaques neuves (22 individus fixés entre le 13 avril et le 26 mai) qu'anciennes (40 individus de 1,3 à 4,4 mm fixés sur la plaque relevée en juin 1987 après 14 mois d'immersion).

Il est probable que la date d'immersion des plaques a empêché les fixations des premières larves présentes dans la masse d'eau.

Là encore, le manque d'abri inhérent à la forme des plaques empêche l'espèce de rester plus de quelques semaines.

. Densité maximale : 400 ind./m² (juin 1987)

. Tailles : L = 0,9 à 4,4 mm.

Verruca stroemia (Fig. 55)

L'espèce se fixe peu sur des plaques neuves. Les premières fixations se produisent en septembre 1986 mais restent assez faibles (290 ind./m²).

Au cours de la deuxième année, quelques individus apparaissent sur des plaques jeunes (36 individus fixés entre le 13 avril et le 26 mai 1987), mais la fixation est très importante en juin sur la plaque initiale (14 mois d'immersion).

La reconnaissance par les larves cypris des adultes en place ou des traces du précédent recrutement semble être, comme dans le cas de *Balanus crenatus*, la cause la plus probable du fort recrutement observé ici la deuxième année. Quelques individus fixés la première année sont encore vivants en 1987 et contiennent des larves nauplii (1er stade) le 13 avril.

Il semble y avoir deux pics de recrutement en 1987, celui de juin et un deuxième en fin d'été-début d'automne. Il ne reste que quelques individus de grosse taille le 23 juillet (diamètres supérieurs à 2 mm), alors que la plupart des individus récoltés en septembre et octobre a un diamètre inférieur à 2 mm.

. Densité maximale moyenne : 14350 ind./m², écart-type = 3554 (juin 1987).

. Diamètres : 0,6 à 5 mm.

Spongiaires

3 espèces se sont fixées sur les plaques pendant l'étude.

- Chlathrina coriacea : une fixation sur la plaque initiale relevée le 25 juin 1987.

. Taille : 5 x 1 mm

- Leucosolenia variabilis : colonies fixées sur toutes les plaques relevées le 13 juillet 1987 (1, 2, 3 et 15 mois d'immersion). Les colonies, ramifiées, atteignaient 6 mm de Long.

. Densité maximale : 80 colonies/m²

- Sycon ciliatum : l'espèce se fixe à la fin de l'été en 1986 et 1987, elle disparaît au-delà d'une taille de 6 mm, sûrement en raison du manque d'abri contre le courant.

. Densité maximale : 120 ind/m².

Hydraires

Tubularia larynx : la fixation est indifférente à la durée d'immersion des plaques. L'espèce est présente toute l'année, mais elle est plus abondante en juillet.

Les spécimens récoltés en juin 1986 étaient fertiles.

. Hauteur maximale : H = 30 mm.

Phialidium hemisphaericum : la fixation est indifférente à la durée d'immersion des plaques, l'espèce est toujours abondante à partir de septembre 1986.

Les colonies sont fertiles en septembre, les gonothèques sont surtout fixées sur l'hydrorhize, plus rarement sur l'hydrocaule.

L'espèce est souvent épizoaire d'*Halecium halecinum*.

. Hauteur maximale : H = 4,5 mm.

Laomedea sp. 1 : la fixation est indifférente à la durée d'immersion des plaques ; l'espèce est présente toute l'année.

. Hauteur maximale : H = 30 mm.

Halecium halecinum : la fixation est indifférente à la durée d'immersion des plaques, bien que l'espèce soit absente au printemps 1986.

Les colonies étaient fertiles en avril 1987.

. Hauteur maximale : H = 40 mm.

Abietinaria abietina : l'espèce semble éviter les plaques jeunes. Elle n'a été récoltée que la deuxième année, toujours en faible abondance, peut-être en raison de sa reproduction hivernale.

. Hauteur maximale : H = 14 mm.

Hydrallmania falcata : l'espèce évite les plaques jeunes, et ne se fixe que la deuxième année. Elle est présente sur les dernières plaques récoltées (juillet, septembre et octobre 1987).

. Hauteur maximale : H = 13 mm.

Sertularia cupressina : l'espèce évite les plaques neuves, elle apparaît sur les plaques initiales au mois d'avril 1987 (11 mois d'immersion) et se maintient ensuite. Les colonies sont peu ramifiées.

. Hauteur maximale : H = 11 mm.

Dynamena pumila (H = 5 mm) et *Kirchenpaueria pinnata* (H = 11m) n'ont été récoltées qu'une fois, en septembre 1987.

Mollusques

Outre *Modiolus sp.* (Fig. 53) et *Sphenia binghami* (Fig. 54), trois autres espèces se sont fixées sur les plaques.

Chlamys opercularis et *Anomia ehippium* ont été récoltées sur la plaque initiale relevée en septembre 1986.

Hiatella arctica a été trouvée en même temps que *Sphenia binghami* en 1986 et 1987, mais toujours en faible abondance. Elle semble disparaître pour les mêmes raisons, lorsque sa taille dépasse 2,8 mm.

Les Nudibranches ont été récoltés en grand nombre sur les plaques, sûrement attirés par la faune fixée (Annexe III).

Bryozoaires

Toutes les espèces, sauf *Electra pilosa*, évitent les plaques jeunes.

Alcyonidium mytili, considérée par CASTRIC-FEY (1974) comme une espèce pionnière colonisant les plaques neuves et disparaissant rapidement, ne s'installe ici que sur des plaques immergées depuis au moins trois mois. Sa présence est sporadique ; l'espèce peut recouvrir les jeunes balanes au printemps (Recouvrement maximal $R \approx 10\%$).

Electra pilosa est présente sur toutes les plaques, sauf celle relevée en avril 1987, mais son recouvrement est plus important la deuxième année (recouvrement maximal $R \approx 50\%$ le 1er septembre 1987).

Tubulipora phalangea et *Bicellariella ciliata* se fixent toutes deux à la fin de l'été, mais elles ont disparu au cours de l'hiver 1986.

Crisia eburnea, *Conopeum reticulum* et *Schizomavella linearis* ne se fixent que la deuxième année, elles se maintiennent jusqu'à la fin de l'étude.

Escharella variolosa et *Schizoporella unicornis* n'ont été récoltées qu'une seule fois, en juillet 1987. Il en est de même pour *Disporella hispida* et *Scrupocellaria scruposa*, le 3 octobre 1987. Cette dernière a été décrite par CASTRIC-FEY (1974) comme "une espèce annuelle d'été, se surimposant au peuplement existant".

IV.5. DISCUSSION

L'ensemble de ces observations montre le processus de la mise en place du peuplement.

Quelques tendances nettes apparaissent : le groupe dominant pendant presque toute la durée de l'étude est celui des Hydraires. Les espèces solitaires à fort recrutement (Cirripèdes) couvrent en peu de temps une partie importante des plaques mais disparaissent rapidement (*Balanus crenatus*) ou diminuent fortement de densité entre deux recrutements (*Verruca stroemia*).

Les Bryozoaires se fixent généralement après quelques mois, et surtout la seconde année. Ils dominent le dernier prélèvement (plaque immergée pendant 18 mois).

Les espèces les plus communes dans le peuplement naturel apparaissent tardivement, à l'exception de *Pomatoceros triqueter* et d'*Electra pilosa*. La plupart se fixe la seconde année : *Abietinaria abietina*, *Hydrallmania falcata*, *Sertularia cupressina*, ou à la fin de l'été 1986 : *Sycon ciliatum*, *Verruca stroemia*. Une espèce commune, mais dont la répartition est assez dispersée, ne colonise pas les plaques : *Alcyonium digitatum*. CASTRIC-FEY (1974) a observé cette espèce après quatre mois d'immersion, mais sa présence est restée faible.

Si la plupart des espèces communes dans le peuplement naturel s'est fixée sur les plaques en 15 à 18 mois, le peuplement observé en octobre 1987 n'a pas du tout la même structure que celui-ci.

Le peuplement est proche d'un stade climacique qualitatif (CASTRIC, 1977), mais aucune stabilité dans les rapports d'abondance spécifique n'est atteinte.

SYMON-PAPYN (1964) estime que 7 mois sont nécessaires pour arriver à ce stade en Méditerranée, alors que BELLAN-SANTINI (1970) l'a observé après 11 mois d'immersion.

SUTHERLAND et KARLSON (1977) pensent que 12 à 18 mois sont nécessaires pour voir apparaître la majorité des espèces.

La plupart des études a montré que les deux facteurs dominant le processus de colonisation étaient le facteur temps et l'action de la lumière (GUERIN, 1981). Cette dernière n'a pas été étudiée ici : les plaques étaient directement posées sur le sédiment, ce qui interdisait pratiquement toute colonisation de la face inférieure de la plaque.

Parmi les conséquences de la durée d'immersion, la première est

l'apparition d'un film de microorganismes (Bactéries, Diatomées benthiques), nécessaire pour permettre la fixation de la plupart des organismes (ZOBELL, 1938 *in* GUERIN, 1982). Le temps de latence est généralement estimé de quelques heures à quelques jours (GUERIN, 1982). Dans notre expérience, l'immersion la plus courte a été de 15 jours, du 11 au 26 septembre 1986. Bien que la fin d'été soit caractérisée par des fixations assez nombreuses, aucune espèce n'a été trouvée sur la plaque. Par contre, une plaque immergée 28 jours du 25 juin au 23 juillet 1987, portait 6 espèces sessiles et 3 espèces vagiles.

Le temps de latence semble donc inférieur à un mois, mais il doit varier plus ou moins selon la période d'immersion. Sur le site d'étude, MAILLARD-QUISTHOUDT (1988) a montré que la biomasse et l'activité bactériennes étaient maximales en période estivale dans la région, particulièrement en juin. Le temps de latence est donc certainement plus court à cette période de l'année.

De même, la succession décrite ici dépend fortement de la période d'immersion des plaques initiales. En effet, la succession des recrutements larvaires joue un rôle important (SUTHERLAND, 1974), surtout lorsqu'une espèce est capable de se fixer en grand nombre sur une plaque, et donc d'empêcher ou tout au moins de gêner fortement la fixation d'espèces présentes plus tard dans la masse d'eau.

La variabilité de recrutement d'une année à l'autre joue sûrement également un grand rôle dans l'apparition de certaines espèces (GUERIN, 1981). Elle est cependant difficile à discerner d'une faible abondance chronique des larves qui provoque des fixations sporadiques.

Les espèces se fixant rapidement sur des plaques nouvellement immergées sont souvent appelées espèces "pionnières" parce qu'elles constituent le peuplement initial et modifient souvent le biotope (ici la plaque), ce qui change quelquefois les conditions de fixation, à l'avantage ou au désavantage des espèces susceptibles de se fixer ultérieurement. Les principales espèces "pionnières" schématiquement citées par CRISP (1965) sont les Balanes, les Hydriaires, les Bryozoaires et les Serpulides. Cette définition n'est pas restrictive, alors que CASTRIC-FEY (1974) considère que des espèces sont "pionnières" si elles apparaissent rapidement sur un substrat vierge, puis disparaissent également rapidement, alors que d'autres espèces se fixent et que le peuplement se transforme. Cette conception est assez proche de celle des

phytosociologues terrestres, qui étudient l'évolution d'un peuplement végétal du stade pionnier vers son climax.

Nous ne pouvons ici parler d'espèces pionnières au sens strict, mais d'espèces ayant des exigences faibles vis-à-vis du substrat et se fixant rapidement. L'apparition en grand nombre de *Balanus crenatus* et sa disparition rapide pourraient la ranger comme espèce réellement pionnière, mais sa disparition semble surtout liée à la prédation.

Les facteurs du milieu donnant le caractère saisonnier aux fixations restent prépondérants, mais les interactions biologiques sont de plus en plus marquées : l'influence de la présence des individus de la première année sur l'ampleur du recrutement de la même espèce la seconde année (Balanes) est nette. Quelques cas de compétitions interspécifiques apparaissent, tels que la compétition pour l'espace entre *Balanus crenatus* et *Alcyonidium mytili* ou la prédation exercée par *Onchidoris bilamellata* sur *Balanus crenatus*. Enfin, l'apparition de nouvelles espèces la deuxième année, soit en raison de la variabilité du recrutement, soit parce que les larves sont attirées par un peuplement déjà structuré (plaque initiale fortement colonisée) est également remarquable.

Une des conditions pour que le peuplement tende vers le peuplement naturel est que le recrutement et donc le recouvrement de *Balanus crenatus* diminue au printemps. En effet, même si l'espèce disparaît rapidement, elle occupe pendant deux mois une surface importante et limite sûrement le recrutement de certaines espèces. Les larves cypris évitent les surfaces couvertes par des Bryozoaires encroûtants vivants ou morts, tels que *Electra pilosa* ; au contraire, ces Bryozoaires peuvent recouvrir les traces laissées par les Balanes. Il semble donc possible que le recrutement de *Balanus crenatus* diminue par la suite d'année en année.

La compétition entre espèces solitaires et coloniales a souvent été étudiée, en ce qui concerne l'utilisation de l'espace (WOODIN et JACKSON, 1979 ; GREENE et coll., 1983 ; WARNER, 1985). Les espèces solitaires ont la faculté d'échapper en partie à la compétition spatiale parce qu'elles peuvent se développer dans une troisième dimension, contrairement aux espèces coloniales, souvent peu ou pas dressées. Les espèces solitaires ont l'avantage de se fixer souvent en grand nombre, ce qui leur permet d'occuper une grande partie des surfaces disponibles, mais leur

recrutement est saisonnier, alors que les espèces coloniales se développent de façon continue après leur fixation et peuvent donc ainsi augmenter leur recouvrement initial du substrat.

En milieu tropical, au niveau des récifs coralliens, les espèces encroûtantes dominent généralement (WOODIN et JACKSON, 1979 ; GREENE et coll., 1983), alors qu'en zone tempérée les espèces solitaires sont souvent dominantes (CHRISTIE, 1980 ; GREENE et coll., 1983 ; COSTELLOE et coll., 1986).

Ce contraste dépend également de la stabilité du biotope : lorsque le milieu est stable et favorable à de nombreuses espèces, la faculté de s'étendre en permanence, indépendamment des périodes de reproduction, constitue un avantage certain pour les espèces encroûtantes. Au contraire, lorsque le milieu est instable, hostile (turbidité, abrasion par les particules circulantes, forts courants), et empêche l'installation durable de la plupart des espèces, les espèces coloniales perdent leur avantage et les espèces solitaires à recrutement annuel dense ont la possibilité de se réinstaller chaque année. WARNER (1985) a montré les différences majeures entre la colonisation de substrats stables et instables. Les premiers sont dominés par les Spongiaires et les Bryozoaires, dont de nombreuses espèces pérennes. Les substrats instables sont dominés par des espèces solitaires et coloniales se fixant chaque année ; les Bryozoaires encroûtants sont détruits par abrasion en période hivernale.

Dans le peuplement naturel des cailloutis que nous avons étudié, les recouvrements restent faibles et sont principalement le fait de *Pomatoceros triqueter* et *Urticina felina*, deux espèces solitaires. Les espèces coloniales communes sont des espèces dressées, telles que les Hydraires, à l'exception d'*Electra pilosa*, commune mais à faible recouvrement moyen.

Le peuplement des plaques montre également la dominance des espèces solitaires en terme de recouvrement (Balanes essentiellement), à l'exception d'*Electra pilosa* en septembre 1987, mais la tendance, en terme de nombre d'espèces, est la dominance des espèces coloniales à partir du printemps 1987. La taille des plaques, supérieure à celle des cailloutis, est sûrement responsable en partie de cette tendance, mais il est possible que celle-ci soit remise en cause chaque hiver par disparition des espèces coloniales.

IV.6. CONCLUSION

L'étude de la colonisation de plaques expérimentales sur le site même de notre étude montre des phénomènes insoupçonnables par la simple étude du peuplement naturel des cailloutis.

Ainsi, l'espèce dont la fixation est la plus importante, *Balanus crenatus*, est pratiquement absente des prélèvements réalisés dans le milieu naturel. L'apparition des espèces les plus communes du peuplement naturel est assez tardive, elle intervient principalement la seconde année et reste faible, à l'exception de *Pomatoceros triqueter* et *Verruca stroemia*.

Mais l'action destructrice du courant et de l'abrasion sur les espèces colonisant les plaques montre que la richesse et la stabilité relative du peuplement des cailloutis sont dues à la structure complexe du fond qui offre à la fois des zones fortement exposées au courant et des zones de calme relatif. C'est sûrement cette complexité qui permet la coexistence d'espèces fixées, solitaires ou coloniales, dressées ou encroûtantes, de nombreuses espèces vagiles et de quelques espèces sédentaires.

CHAPITRE V

ETUDE DES BANCS

D'OPHIOTHRIX FRAGILIS

DU CAP GRIS-NEZ

CHAPITRE V

ETUDE DES BANCS D'*OPHIOTHRIX FRAGILIS* DU CAP GRIS-NEZ

V.1. INTRODUCTION

Lors de l'analyse des prélèvements du quadrillage côtier, *Ophiothrix fragilis* est apparue comme l'espèce dominante dans la plupart des prélèvements du peuplement des cailloutis à épibiose sessile. L'espèce représente généralement plus de 80% des individus récoltés.

La présence de ces bancs denses est signalée depuis longtemps dans la région (HALLEZ, 1899), en particulier au large du Cap Gris-Nez (CABIOCH et GLACON, 1975, Fig. 56).

D'autres exemples de ces fortes densités ("Ophiurids beds" des Anglo-saxons) sont connues en Manche, surtout sur les fonds caillouteux soumis à des forts courants (VEVERS, 1952 ; HOLME, 1966 ; CABIOCH, 1968 ; ALLAIN, 1974 ; CABIOCH et coll., 1976 ; RETIERE, 1979), mais aussi sur des fonds de graviers fortement envasés (WARNER, 1971).

La densité de cette espèce a quelquefois été estimée, malgré les problèmes rencontrés sur les fonds caillouteux pour obtenir des prélèvements quantitatifs, et évaluée à plusieurs centaines d'individus par m² (CABIOCH, 1968 ; GENTIL, 1976) et quelquefois plusieurs milliers (BRUN, 1969 ; KEEGAN et coll., 1985).

Un problème longtemps posé par l'espèce est lié à sa grande variabilité morphologique ainsi qu'à sa présence aussi bien en zone intertidale que subtidale, où elle semble fréquente jusqu'à environ 85 m (CABIOCH, 1968). De nombreuses formes ont été décrites, élevées selon les auteurs au rang de variétés ou d'espèces. De même, en Méditerranée, la confusion semble avoir longtemps régné entre *Ophiothrix fragilis* et *O. quinquemaculata*, cette dernière étant commune, mais *O. fragilis* étant également présente à certaines stations (GUILLE, 1971). KOEHLER (1921) semble toutefois avoir imposé l'existence d'une seule espèce en Manche (*Ophiothrix fragilis*), représentée par 4 variétés, qui présentent des préférences écologiques plus ou moins strictes et des caractéristiques morphologiques déterminées. ALLAIN (1974) décrit des spécimens présentant des caractères intermédiaires entre ces quatre variétés.

La variété dominante dans nos récoltes est *Ophiothrix fragilis* var. *pentaphyllum*.

De nombreux problèmes sont soulevés par la présence d'une telle

OPHX - FRA.

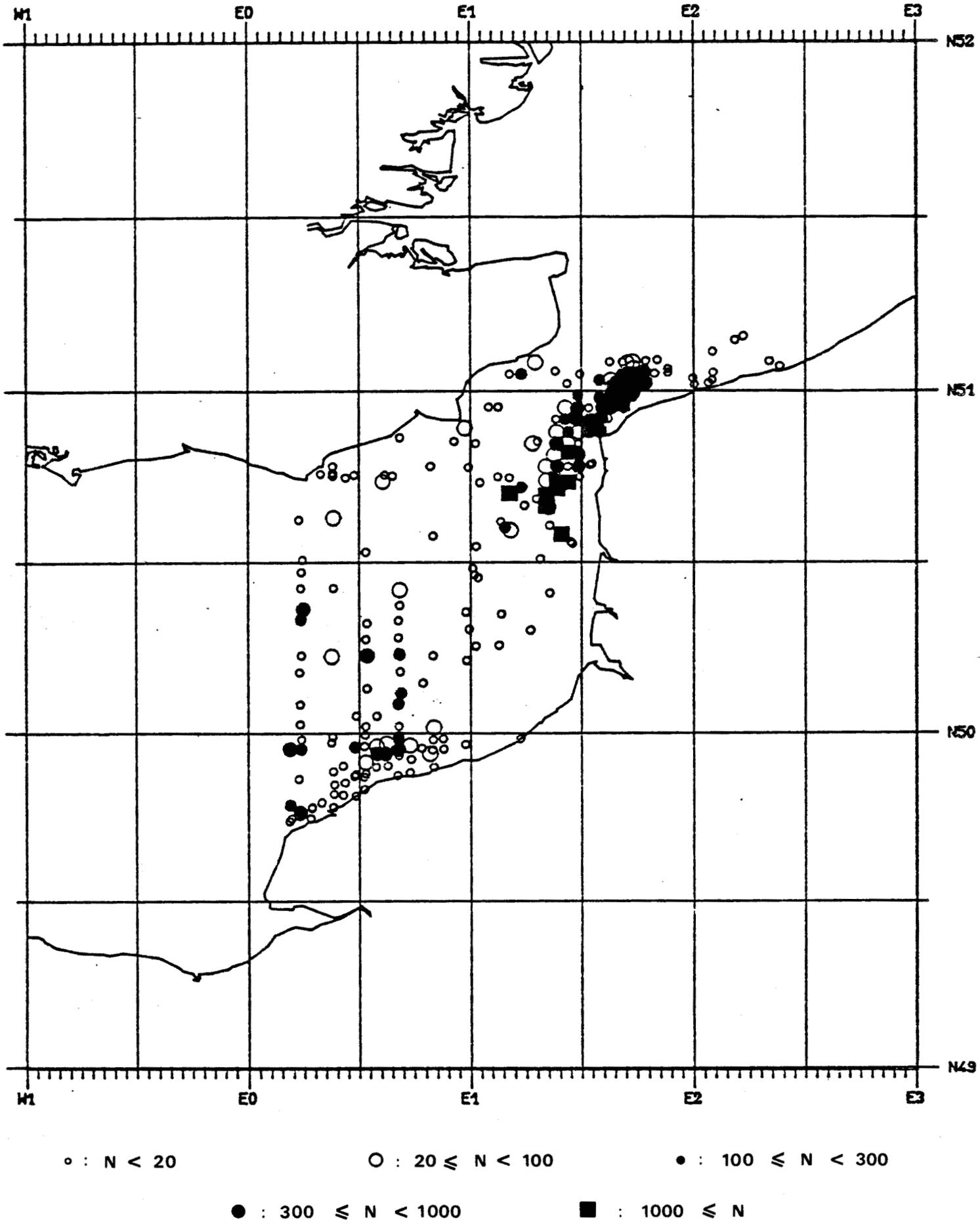


Fig. 56 : Répartition d'*Ophiothrix fragilis* du Cap d'Antifer au Cap Blanc-Nez

(Données GRECO-Manche, L. CABIOCH et R. GLACON, inédit)

densité d'Ophiures : comment se nourrit l'espèce ? Quel peut être son action sur le reste de la macrofaune benthique, par une éventuelle action de prédation, ou tout simplement par l'effet du recouvrement ? A quels facteurs du milieu est liée cette répartition ? Quelle est la stabilité de ces bancs ? Quelle est la structure de la population et comment évolue-t-elle dans le temps ?

Quelques études ont partiellement répondu à certaines de ces questions (VEVERS, 1952 ; CABIOCH, 1968 ; WARNER, 1971 ; ALLAIN, 1974) mais de nombreuses inconnues subsistent. Certains auteurs se sont fondés sur des données incomplètes pour calculer la production de l'espèce, se référant à une durée de vie de l'espèce et une structure de la population discutables (GEORGE et WARWICK, 1985). En effet, GUILLE (1971) a montré les problèmes rencontrés pour échantillonner l'ensemble des classes de taille d'*Ophiothrix quinquemaculata*, dont le comportement vis-à-vis du substrat varie avec l'âge. Nous pouvons alors craindre que ces difficultés se rencontrent également pour l'étude d'*Ophiothrix fragilis*.

Nous avons multiplié les observations afin de mieux cerner ces problèmes et de tenter d'y répondre de manière probante.

V.2. REPARTITION DE L'ESPECE DANS LA REGION

L'espèce est commune en Manche orientale (HOLME, 1966 ; CABIOCH et GLACON, 1975), notamment dans le Pas-de-Calais, où elle se rencontre dans les dépressions situées entre les bancs sableux et sur tous les fonds caillouteux plats (GOASDOUE, 1982 ; BOURGAIN, 1985). Dans la partie française de la Mer du Nord, elle se rencontre également sur les fonds grossiers plats, mais elle est peu abondante dans les zones du large ou vers la partie Est du peuplement des cailloutis, où les courants de marée sont déjà atténués (PRYGIEL et coll., 1988). L'espèce est quelquefois très abondante sur les parois verticales des épaves, là où se développent également des Tubulaires ainsi que l'anémone *Sagartia elegans*, à une profondeur d'environ 25 à 30 m.

Mais *Ophiothrix fragilis* forme les bancs les plus denses dans la zone du Cap Gris-Nez, où le courant de marée est le plus important de la région, sur des fonds plats très caillouteux, à une profondeur de 25 à 45 m. Le maximum d'abondance d'*Ophiothrix fragilis* au large du Pas-de-Calais semble coïncider avec la discontinuité hydrologique mise en évidence entre les eaux côtières et les eaux du large (QUISTHOUDT, 1987).

Les prélèvements baignés par les eaux du large sont pauvres en épifaune sessile et *Ophiothrix fragilis*, la faible teneur en matières en suspension et en chlorophylle semble indiquer un déficit en nourriture disponible pour les suspensivores.

Les bancs d'Ophiures de la région sont monospécifiques, ce qui semble être la règle générale en Manche orientale (GENTIL, 1976), alors qu'ils sont composés à la fois d'*Ophiothrix fragilis* et d'*Ophiocomina nigra* en Manche occidentale (CABIOCH, 1968) et au large des côtes sud de la Bretagne (GLEMAREC, 1969).

Comme l'avait remarqué CABIOCH (1968), *Ophiothrix fragilis* évite les taches de sable et s'agglutine sur les cailloux les plus importants.

Il semble également que l'espèce ne supporte pas un envasement du sédiment puisqu'elle est totalement absente de la partie nord-est du faciès côtier d'envasement, là où l'envasement dépasse 1% du poids de la fraction sableuse du sédiment.

Ceci peut paraître étonnant, puisque WARNER (1971) décrit des fortes densités d'*Ophiothrix fragilis* sur des fonds envasés. Cependant, dans le cas présent, la disparition de l'espèce est brutale lorsque l'envasement augmente, et ne paraît pas due à d'autres facteurs.

Ces différences de comportement sont peut-être à rapprocher des différences d'affinité des quatre variétés de l'espèce.

Des observations en laboratoire ont montré qu'*Ophiothrix fragilis* fuit la lumière et se réfugie dans la partie la plus sombre des bacs. Ceci pourrait en partie expliquer la profondeur à laquelle vivent les populations d'Ophiures, moins importante dans nos eaux turbides, mais beaucoup plus grande en Manche occidentale.

Cependant, *Ophiothrix fragilis* se rencontre également en zone intertidale, fortement exposée à la lumière à marée basse, même si on la découvre généralement cachée sous les pierres.

V.3. MESURE DE LA DENSITE DE LA POPULATION

En raison de la nature très caillouteuse des fonds prospectés, l'utilisation d'un engin de prélèvement quantitatif classique est impossible. Nous avons donc eu recours à la plongée en scaphandre autonome pour réaliser ces mesures.

Les récoltes, effectuées dans un quadrat de 0,25 m², ont été faites à la main, et la perte estimée à une dizaine d'individus par récolte.

Nous avons réalisé à chaque fois plusieurs prélèvements afin d'estimer la dispersion de l'espèce. Trois plongées ont été effectuées afin de mesurer cette densité, les 3.7, 20.8 et 2.10.87.

- 3 juillet 1987 : 10 mesures, $D = 1509 \text{ ind./m}^2$, écart-type = 140.
- 20 août 1987 : 10 mesures, $D = 1295 \text{ ind./m}^2$, écart-type = 173.
- 2 octobre 1987 : 5 mesures, $D = 2088 \text{ ind./m}^2$, écart-type = 238.—

Les Ophiures sont réparties sur une ou deux épaisseurs, chaque individu étant relié à ses voisins les plus proches par ses bras.

La forte augmentation de densité entre fin août et début octobre est due au recrutement principal de l'espèce (paragraphe V.6). La densité semble être forte toute l'année, et les bancs denses d'Ophiures sont réputés stables (VEVERS, 1952 ; CABIOCH, 1968), même si les limites de ces bancs peuvent varier quelquefois rapidement (WARNER, 1971).

V.4. IMPACT DE LA DENSITE D'OPHIOTHRIX FRAGILIS SUR LA MACROFAUNE BENTHIQUE

Selon les auteurs, une telle densité d'Ophiures appauvrit la macrofaune benthique (VEVERS, 1952 ; ANCELLIN *in* ALLAIN, 1974),

Dans la région, les pêcheurs évitent de chaluter les fonds à Ophiures, car leur accumulation au fond du chalut risque de l'endommager. Ils utilisent pourtant des "chaluts cascadeurs" qui leur permettent l'exploitation des fonds caillouteux.

Nous avons décidé de tester l'impact des Ophiures sur la macrofaune benthique par une analyse de variance (paragraphe II.5.10.).

Dans notre cas, $F = 4,32$, est significatif au seuil 5% ($F > 2,87$), mais n'est pas significatif au seuil 1% ($F < 4,33$). Nous pouvons conclure d'après ce test que l'abondance d'*Ophiothrix fragilis* a une influence sur la diversité des organismes benthiques dénombrables récoltés, au risque 5%.

Il convient pourtant de moduler cette conclusion : les Ophiures sont particulièrement abondantes dans les zones de fort hydrodynamisme, là où la fraction sableuse très réduite voire absente ne permet pas la diversification de l'endofaune (dénombrable) mais où l'épifaune sessile (non toujours dénombrable) est la plus diversifiée. Le calcul de l'indice de diversité H sous-estime donc davantage la diversité de ces zones que celle des zones situées au Nord-Est du quadrillage côtier qui, à nombre

sensiblement égal d'espèces (entre le faciès côtier de fort hydrodynamisme et le faciès côtier d'envasement), est plus riche en endofaune et plus pauvre en épifaune sessile.

Il semble plus judicieux de conclure que l'impact des bancs d'*Ophiothrix fragilis* est faible ou nul : la même analyse, effectuée en enlevant les prélèvements des stations envasées (22, 26, 29 et 31), puisque l'envasement semble défavorable aux Ophiures alors qu'il favorise l'endofaune vasicole sans nuire à l'ensemble de l'épifaune vagile issue du cortège des fonds caillouteux, ne montre pas d'influence significative des bancs d'*Ophiothrix fragilis* sur la macrofaune benthique.

ALLAIN (1974) a constaté que, contrairement à l'opinion répandue, des pêches fructueuses, notamment d'araignées de mer (*Maia squinado*), pouvaient être faites sur les fonds à Ophiures.

Dans la région, les pêcheurs capturent des jeunes morues (*Gadus morhua*) sur de tels fonds, que nous avons observé à plusieurs reprises en plongée (morues de 50 à 80 cm appartenant aux groupes d'âge III, IV et V). Ils pêchent souvent des morues dont l'estomac est rempli d'*Ophiothrix fragilis*. LEFRANC (1970) a montré que 3% des estomacs de morues des groupes d'âge II à V examinés dans la région contiennent *Ophiothrix fragilis*. Il semble bien que la morue soit le seul prédateur important de l'espèce, et encore l'Ophiure n'est-elle pas réputée pour être sa nourriture de prédilection. Les étoiles de mer *Luidia ciliaris* et *L. sarsi* sont également considérées comme prédatrice d'*Ophiothrix fragilis* (HOLME, 1983 et 1984) mais ces espèces ne se récoltent pas dans la région.

V.5. COMPORTEMENT D'OPHIOTHRIX FRAGILIS

Des observations en plongée autonome, puis à l'aide de la vidéo sous-marine ont largement contribué à mieux décrire les agrégations d'*Ophiothrix fragilis*, la mobilité et le comportement des individus des bancs.

La plupart des auteurs estime que la forte agrégation des Ophiures leur permet notamment de mieux résister au courant en s'accrochant avec leurs voisins pour former un réseau dense fermement fixé au substrat. (WARNER, 1971 ; BROOM, 1975 ; KEEGAN et coll., 1985).

BROOM (1975) a observé que les adultes reconnaissent leurs congénères.

Nous avons couplé des mesures de courant (entre 0,5 m et 1 m du fond) à une observation vidéo en point fixe le 1er octobre 1987 à la station 6 (Fig. 4).

Lorsque l'étale de courant est total, les Ophiures, qui étaient en position de filtreurs depuis quelque temps, semblent désorientées par l'absence totale de courant, et lèvent alternativement leurs bras de tous côtés pendant deux à trois minutes avant de se remettre complètement à plat et d'effectuer de petits déplacements.

Quand le courant réapparaît, les Ophiures recommencent à lever d'abord un ou deux bras puis filtrent généralement avec deux ou trois bras levés bien verticalement (vitesse du courant de 10 à 20 cm/s). Elles restent en attitude de suspensivores en permanence pendant 60 à 80 minutes (vitesse de 20 à 30 cm/s), puis commencent à baisser un ou deux bras tout en soulevant légèrement le disque du substrat. Le nombre de bras levés diminue puis devient nul au fur et à mesure que le courant augmente (vitesse de 30 à 40 cm/s). Certains individus recommencent à bouger pour se rapprocher de leurs voisins, les touchent puis accrochent leurs bras pour former un réseau dense, de nouveau très aplati sur le substrat.

Quelques Ophiures encore solitaires basculent, emportées par le courant (vitesse \approx 45 cm/s). Nous observons ensuite quelques points de rupture du réseau d'Ophiures qui provoquent le détachement de petits groupes (légèrement surélevés sur des cailloux) de 5 à 10 individus (vitesse \approx 55 cm/s). Les Ophiures semblent ensuite pratiquement immobiles et plaquées sur le substrat. Ce calme n'est troublé que par quelques passages d'individus isolés emportés par le courant.

Des observations en plongée, confirmées en aquarium, montrent que de nombreuses jeunes Ophiures (disques de 4 à 8 mm) s'abritent sous une ou deux épaisseurs d'individus adultes (diamètre du disque supérieur à 8 mm). Les plus jeunes (disques de 0,3 à 4 mm) sont accrochées sur les adultes ou abritées dans leurs bourses.

Ces observations sont assez proches de celles effectuées par CABIOCH (1967), puis par WARNER (1971) qui note que les Ophiures gardent leur attitude suspensivore jusqu'à une vitesse de courant de fond de 15 à 20 cm/s. Les valeurs plus faibles données par WARNER résultent peut-être de mesures de courant effectuées plus près du fond.

Il observe que tous les individus sont couchés quand le courant

dépasse 25 cm/s.

Les nombreuses observations réalisées convergent pour montrer que l'attitude d'*Ophiothrix fragilis* consistant à lever les bras du côté d'où vient le courant est bien un comportement alimentaire, dont le mécanisme de transport et d'agrégation des particules alimentaires des bras vers la bouche a été décrit par WARNER et WOODLEY (1975).

Il semble exclu qu'*Ophiothrix fragilis* soit un prédateur de la macrofaune benthique. En effet, une telle densité de prédateurs aurait nécessairement un effet très spectaculaire sur le benthos ou du moins quelques espèces, au point de les faire disparaître. Il est difficile d'imaginer un équilibre proie-prédateur si les prédateurs sont aussi abondants et forment des populations aussi stables et permanentes. De plus, la nécessité de former un réseau dense et structuré pour résister au courant paraît totalement incompatible avec un comportement de prédateur.

Cependant, nous avons trouvé dans l'estomac de quelques individus des fragments d'organismes benthiques (*Pisidia longicornis*, Annélides aphroditiformes) qui montrent un possible comportement détritivore, sûrement marginal, ce qui confirme les observations de NAGABUSHANAM et COLMAN (1959).

V.6. SUIVI ANNUEL DE LA POPULATION D'*OPHIOTHRIX FRAGILIS*

V.6.1. Analyse des histogrammes de taille d'*Ophiothrix fragilis*

La figure 57 montre l'évolution des diamètres des disques de la population d'Ophiures tout au long de l'année.

Plusieurs recrutements benthiques sont visibles, en février, avril, juin et septembre 1987, en février et avril 1988.

Le recrutement de septembre 1987 est important, il correspond à l'unique période de recrutement décrite dans la littérature (CHERBONNIER, 1951 ; NEWELL et NEWELL, 1963 ; ALLAIN, 1974). Les autres recrutements sont beaucoup plus modestes, mais ont pu être suivis jusqu'à ce que les cohortes se confondent aux précédentes dans la partie droite de l'histogramme (Fig. 57), et la décomposition de l'histogramme a permis de suivre leur croissance.

La décomposition des histogrammes a été réalisée graphiquement par la méthode de HARDING (1949) qui permet d'isoler les cohortes et de les caractériser par leur taille moyenne et l'écart-type de celle-ci. Cette

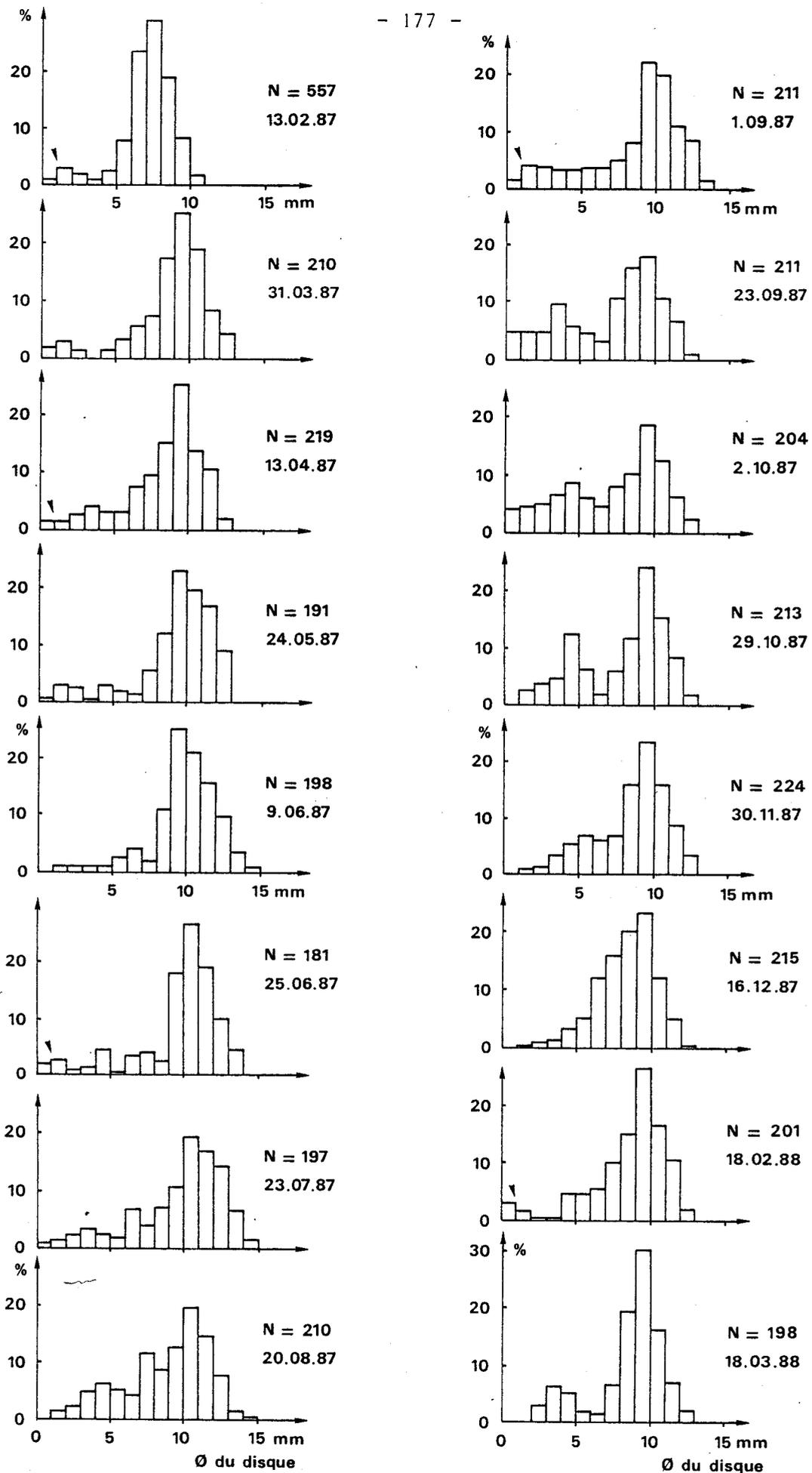


Fig. 57 : Histogrammes des fréquences de taille (classes de 1 mm) du diamètre des disques de la population d'*Ophiothrix fragilis* au large du Cap Gris-Nez

méthode nous a permis de suivre la croissance des différentes cohortes (Fig. 58).

Plusieurs phénomènes particuliers apparaissent : les trois cohortes apparues en février, avril et juin 1987 semblent avoir une croissance très rapide (la pente des trois courbes des cohortes 87.1, 87.2 et 87.3 est comparable), mais ne pas atteindre la taille maximale moyenne de la cohorte 86. Au contraire, la cohorte 87.4, qui représente le recrutement majeur de l'espèce, présente une croissance plus lente.

Les cohortes 87-1, 87-2 et 87-3 paraissent présenter simultanément une croissance somatique et une croissance gonadique (gonades pleines et gamètes matures à une taille inférieure à celle des individus de 86 dans le même état de maturation), alors que la cohorte issue de 1986 et la cohorte 87-4 présentent d'abord une croissance somatique, plus lente mais plus longue, puis un développement gonadique seulement vers la fin de la croissance somatique. Nous ne connaissons pas les causes exactes de ces différences, sûrement liées aux conditions du milieu telles que la température ou la disponibilité en nourriture qui varient de façon sensible au cours de l'année.

Les cohortes commencent à fusionner à partir du moment où les individus de 86 ont pondu et commencent à diminuer de taille, probablement avant de dégénérer puis de mourir quelques mois plus tard. En effet, la mesure que nous avons utilisée (GUILLE, 1964) limite les erreurs dues à la tension des tissus de l'Ophiure, puisque la mesure est effectuée au niveau des plaques calcaires dorsales, mais ne les supprime pas à l'époque de la maturation. Le disque est alors très gonflé et sa partie centrale s'étire entre les plaques, provoquant une augmentation du diamètre du disque. Ce phénomène est particulièrement visible sur la figure entre février et mars 1987. Lorsque la ponte a lieu, le disque rétrécit. C'est à ce moment que la fusion s'effectue entre la cohorte 86, qui diminue de diamètre moyen, et la cohorte 87-1 qui continue à grossir (Fig. 58). Ceci se produit également pour les cohortes 87-2, 87-3 et 87-4 (Fig. 58).

Nous ne savons pas alors si les individus ayant pondu meurent rapidement ou dégèrent lentement. La "cohorte" 86 semble en fait être un regroupement de la cohorte apparue en septembre 86 et des survivants des cohortes précédentes du printemps 1986, qui sont à l'origine des pontes secondaires précoces de 1987.

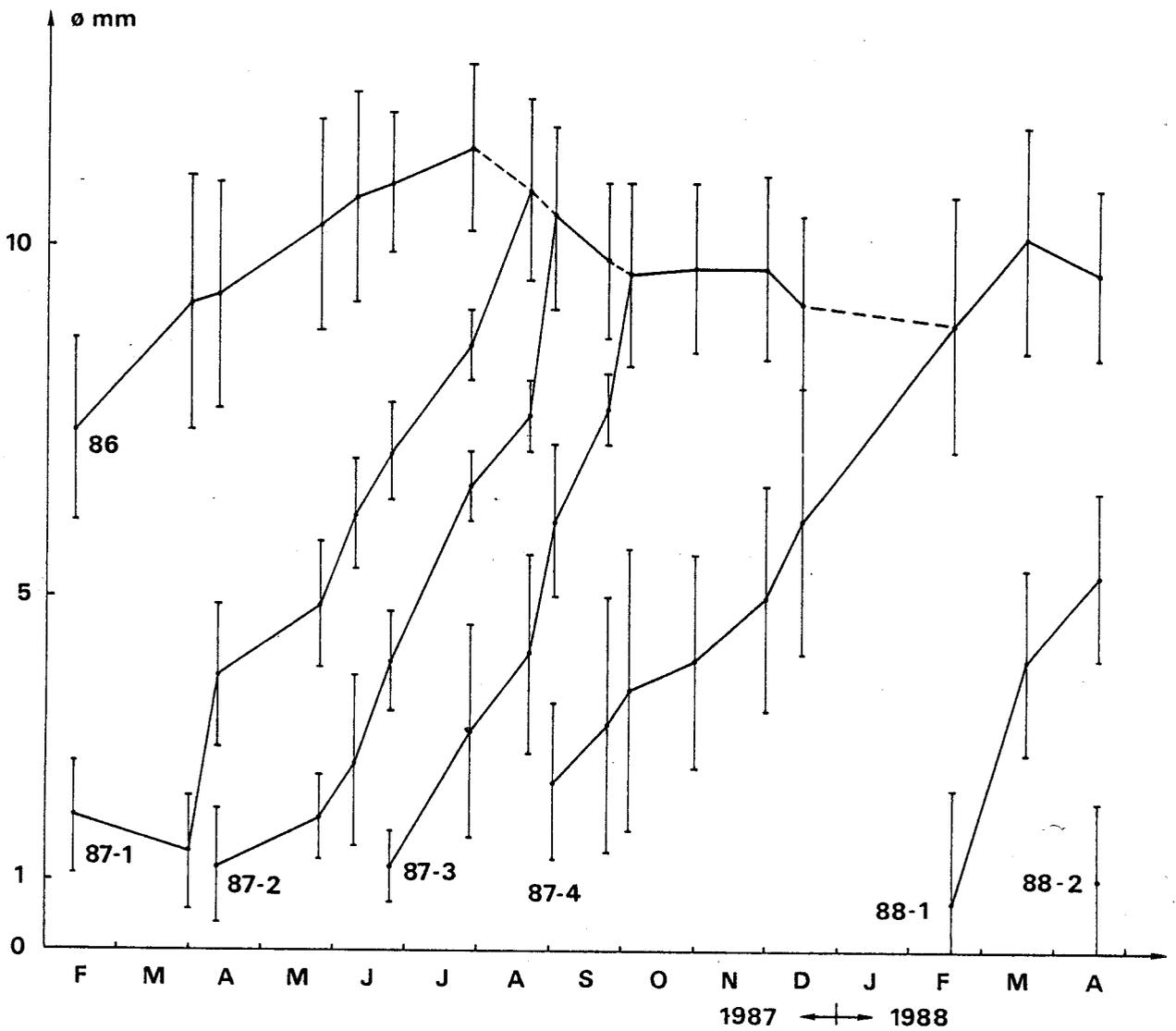


Fig. 58 : Croissance du diamètre des disques des différentes cohortes d'*Ophiothrix fragilis* au large du Cap Gris-Nez

L'ensemble de ces observations nous permet néanmoins de proposer le "scénario" le plus vraisemblable du cycle d'*Ophiothrix fragilis* : le mode principal visible sur les histogrammes du début de l'année est formé de la fusion des cohortes de l'année précédente. Des recrutements secondaires apparaissent en début d'année (février, avril et juin), qui maintiennent une forte densité de l'espèce toute l'année. La ponte principale a lieu en mai-juin, et le recrutement qui en résulte en septembre-octobre. Cette ponte est issue des individus recrutés en septembre-octobre de l'année précédente. La densité est maximale après ce recrutement ($D = 2088 \text{ ind/m}^2$, écart-type = 238).

Ceci est confirmé par l'étude des ovocytes dont le développement est fortement différencié dans le temps entre les individus des différentes cohortes (GOUNIN, étude en cours), ainsi que par l'existence des mêmes recrutements secondaires en février et avril 1988 (Fig. 58).

V.6.2. Présence des larves d'*Ophiothrix fragilis* dans le plancton

Un prélèvement de plancton (trait vertical) a été effectué sur l'ensemble de la colonne d'eau à la station 6 (Fig. 4) à l'aide d'un filet WP2 de maille 80 μm , les 24.5, 9.6, 25.6, 20.8, 1.9 et 2.10.87 et les 18.3 et 18.4.88, afin de préciser les périodes de présence et d'abondance des Ophioplutei d'*Ophiothrix fragilis*.

En 1987, les premières Ophioplutei ont été récoltées le 25 juin. Elles sont peu abondantes, et présentent un développement incomplet : deux à trois des quatre paires de bras caractéristiques des Ophioplutei sont présentes, mais les bras postero-latéraux sont déjà très allongés et donnent à la larve son allure remarquable. L'envergure de la larve ne dépasse pas 0,8 x 0,3 mm. Le 20 août 1987, les Ophioplutei d'*Ophiothrix fragilis* sont très abondantes, les quatre paires de bras sont bien développées et la larve atteint 1,5 x 0,5 mm. Les prélèvements suivants ne contenaient pas de larves d'*Ophiothrix fragilis*.

Nous n'avons donc récolté que les larves correspondant à la ponte principale de juin-juillet, qui précède le recrutement important de septembre.

BRYLINSKI (1975) signale des Ophioplutei d'*Ophiothrix fragilis* abondantes en septembre et octobre 1974 à la côte devant Boulogne-sur-mer, ainsi qu'en mai 1975, plus au large et pendant une courte période. La présence automnale de ces larves est étonnante dans la

mesure où le recrutement benthique paraît avoir lieu en septembre, mais nous ne pouvons pas exclure un décalage dû à des conditions différentes entre les deux années d'observation. La présence de larves en mai correspond peut-être à un des recrutements secondaires de début d'année.

BRYLINSKI (1986) observe au large du Cap Gris-Nez "la plus grande diffusion vers le large des jeunes larves, et le retour vers la côte des larves plus âgées", notamment pour *Ophiothrix fragilis*.

L'observation des Ophiures matures lors des mesures a montré que celles-ci étaient sur le point de pondre à la fin du mois de mai et au début du mois de juin. De nombreuses femelles ont émis leurs ovocytes pendant les manipulations le 24 mai alors que les mâles n'ont réagi à ces manipulations que le 9 juin en libérant à leur tour leurs gamètes. Peut-être est-ce le signe d'une ponte légèrement décalée entre les mâles et les femelles, sans que nous puissions l'affirmer.

Quelques adultes matures mâles et femelles ont été observés en novembre et décembre 1987. Ils ont sûrement à l'origine du recrutement observé en début d'année 1988, mais aucune présence de larve d'*Ophiothrix fragilis* dans le plancton ne l'a confirmé.

Des prélèvements effectués de la même façon à la côte, à l'entrée du port de Grand-Fort-Philippe, près de Dunkerque, ont montré la présence, plus précoce mais moins abondante, d'Ophioplutei d'*Ophiothrix fragilis*, au début de juin 1987.

L'absence de telles larves, à la même époque, dans la masse d'eau au-dessus des populations d'Ophiures du large semble indiquer que les larves côtières ont peut-être été émises par les quelques populations intertidales connues dans la région.

Ceci pose le problème du point d'émission des larves qui alimentent la population d'*Ophiothrix fragilis* du Cap Gris-Nez. S'il est probable que les stades jeunes observés le 25 juin 1987 à la station 6 sont issus de la population du Cap Gris-Nez, il est pratiquement exclu, compte-tenu de la dérive résiduelle moyenne de 2,7 milles par jour des eaux de surface au niveau du Pas-de-Calais (PINGREE et MADDOCK, 1977), que les larves plus âgées observées au même endroit le 20 août 1987 soient restées au-dessus de leur point d'émission. Nous devons donc considérer que le renouvellement de la population du Pas-de-Calais est assuré par les populations, moins denses, connues au large du Pays de Caux et dans la partie orientale de la Baie de Seine. LAGADEUC et BRYLINSKI (1988) ont

montré l'influence d'une population de *Polydora ciliata* située sur le littoral de Picardie et du Pays de Caux sur le recrutement d'une population isolée de la même espèce, située 70 km plus au nord sur le littoral du Pas-de-Calais.

Dans le cas d'*Ophiothrix fragilis*, il n'y a pas d'isolats mais des populations plus ou moins denses dans toute la Manche, ce qui complique le problème. En outre, la durée de vie larvaire n'est pas connue de façon précise (15 jours à 2 mois) ; il est donc difficile d'apprécier le trajet effectué par les larves à l'origine du recrutement benthique au large du Cap Gris-Nez. Nous pouvons néanmoins remarquer qu'une durée de vie larvaire de 15 jours suffirait aux larves émises au large des côtes de Picardie et du Pays de Caux pour parvenir au large du Cap Gris-Nez.

V.6.3. Estimation de la biomasse et de la relation taille-poids

Nous ne disposons que de trois mesures de densité, mais elles ont été effectuées avant et après le recrutement benthique principal, et rendent donc compte des plus fortes variations existant au sein de la population.

Nous avons considéré que les recrutements secondaires compensaient sûrement en partie la baisse de densité due à la mortalité, et que cette baisse de densité était plus faible et régulière que pour les espèces caractérisées par une période courte et unique de recrutement, qui provoque des variations très brutales de densité.

La présence des jeunes individus accrochés sur les individus adultes qui les protègent, montre que les juvéniles sont abrités dès leur recrutement.

Nous avons pensé que l'hypothèse d'une baisse linéaire de la densité minimisait l'erreur que nous faisons nécessairement en estimant la densité en période hivernale. Cette hypothèse est représentée sur la figure 59.

La biomasse a été estimée par le calcul du poids sec sans cendre (ANONYME, 1986).

Cette opération a été effectuée sur les prélèvements des 13.4, 24.5, 25.6, 20.8, 23.9, 29.10 et 30.11 1987.

73 couples (diamètre du disque, poids sec sans cendre) ont ainsi été définis, qui ont permis de calculer la relation diamètre du disque (mm)-Poids sec sans cendre (mg) de la population d'*Ophiothrix fragilis*,

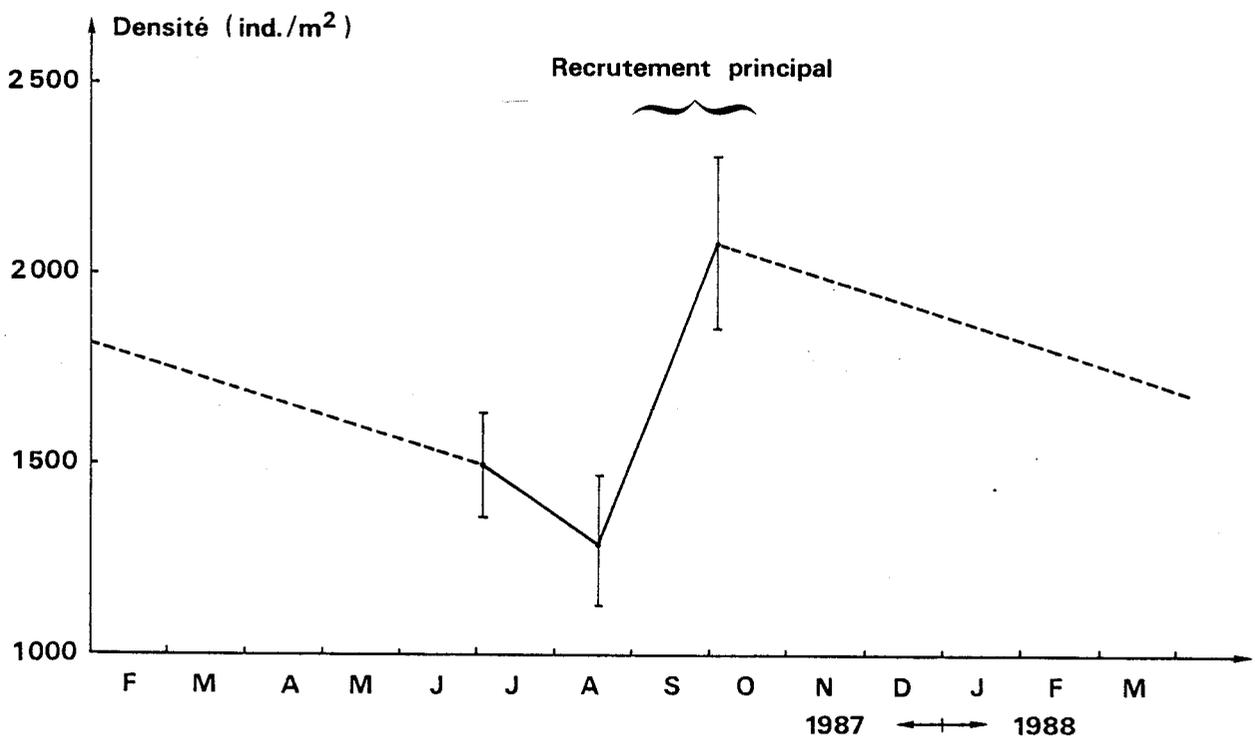


Fig. 59 : Estimation des variations de densité d'*Ophiothrix fragilis* au large du Cap Gris-Nez

représentée à la figure 60, et significative à moins de 0,1% de risque ($r = 0,989$) : $P = 0,32 L^{2,7}$. Cette valeur est proche de celle calculée par GEORGE et WARWICK (1985) : $P = 0,22 L^{2,8}$.

Partant de cette relation et de la structure de la population dans les différents prélèvements, nous avons calculé une estimation des variations de la biomasse d'*Ophiotrix fragilis* au cours de l'année, en fonction des événements importants du cycle de reproduction (Fig. 61). La courbe montre une forte croissance de la biomasse pendant la période de maturation printanière et une brusque chute de celle-ci après la ponte principale de juin. La biomasse semble augmenter à nouveau grâce au recrutement principal de septembre, pour recommencer à diminuer, peut-être en raison de la mortalité des individus adultes ayant pondu en juin, qui perdent du poids pendant la ponte, puis semblent dégénérer pour mourir environ 15 mois après leur recrutement benthique.

Il est remarquable que la biomasse reste très forte toute l'année, puisqu'elle varie entre 120 et 300 g/m², ce qui fait de ce faciès du peuplement des cailloutis la zone la plus riche de la région.

V.6.4. Estimation de la production d'*Ophiotrix fragilis*

Bien que les mesures de densité effectuées en plongée autonome soient assez précises et nous donnent une bonne image de la richesse de la population, nous avons voulu estimer la production de l'espèce, qui donne la meilleure appréciation de cette richesse (CHASSE et coll., 1979).

De nombreuses définitions et méthodes de calcul ont été proposées (revue *in* MASSE, 1968). La production peut être définie comme la quantité de matière organique produite sur une surface donnée pendant un temps donné (THORSON, 1957).

Ceci comprend l'apport de matière organique dû au recrutement, celui dû à la croissance somatique des individus, ainsi que la perte de matière organique due à la mortalité (mort naturelle et prédation) ou à d'éventuelles migrations.

Nous avons choisi la méthode d'estimation de la production d'une population ayant un recrutement pendant la durée de l'étude (CRISP, 1984). Cette méthode est très utilisée pour l'estimation de la production de nombreux groupes zoologiques tels que les Annélides (BUCHANAN et WARWICK, 1974), les Mollusques (BACHELET, 1982), les Crustacés (DAUVIN, 1984) et les Echinodermes (GEORGE et WARWICK, 1985).

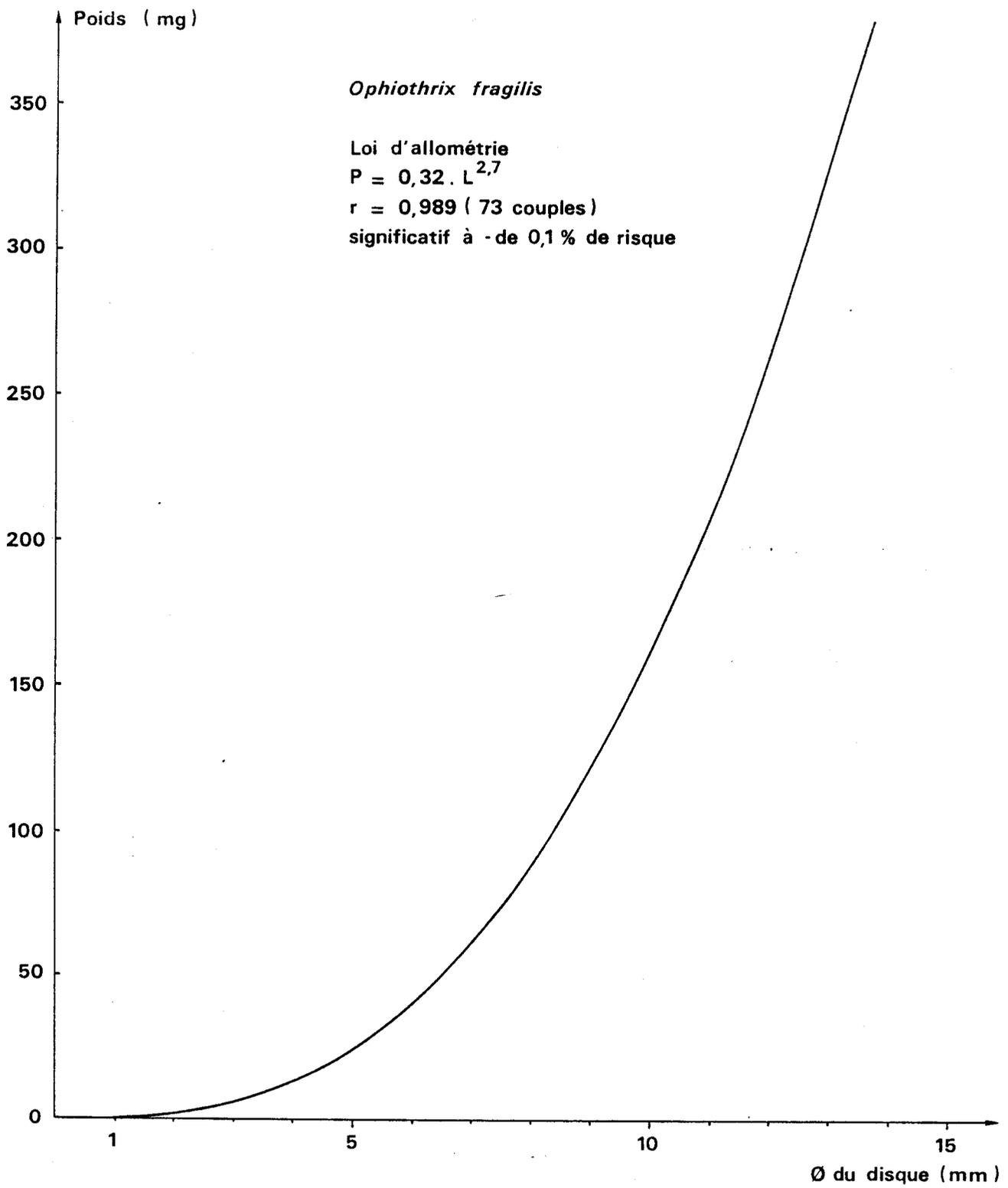


Fig. 60 : Relation Diamètre du disque (mm) – Poids sec sans cendre (mg)

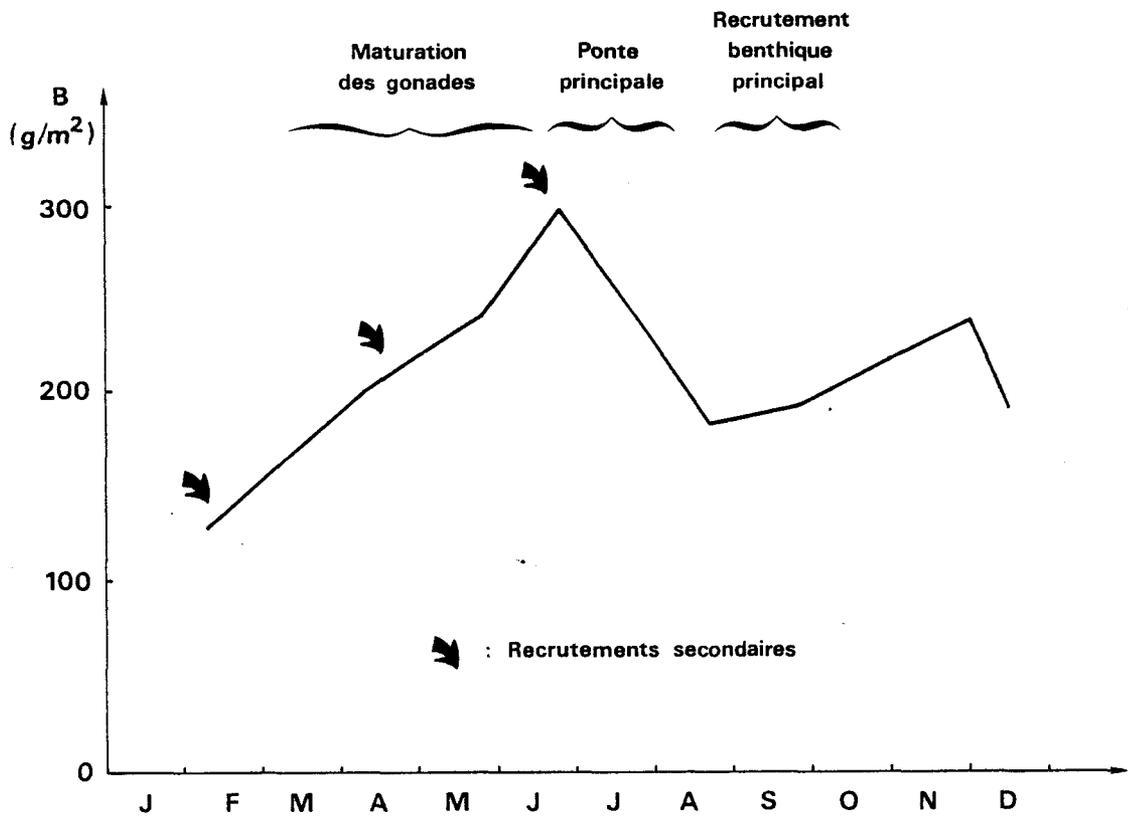


Fig. 61 : Estimation de la variation de la biomasse d'*Ophiothrix fragilis* au cours de l'année 1987, en relation avec les phases majeures du cycle de reproduction

Nous avons utilisé tous nos prélèvements de février 1987 à février 1988 pour effectuer le calcul. L'estimation de la production annuelle de la population d'*Ophiothrix fragilis* au large du Cap Gris-Nez est de $P = 269 \text{ g/m}^2/\text{an}$, ce qui est très important. GEORGE et WARWICK (1985) estiment la production d'*Ophiothrix fragilis* dans le Bristol Channel à $31,4 \text{ g/m}^2/\text{an}$, pour une densité moyenne de 404 ind./m^2 .

Nous avons estimé la biomasse moyenne de la population à $\bar{B} = 210 \text{ g/m}^2$.

Il faut noter que cette biomasse très forte de l'espèce principale du peuplement des cailloutis n'est comparable qu'aux biomasses globales estimées dans le New-York Bight par STEIMLE (1985), qui atteignent en moyenne 238 g/m^2 ou à celles estimées par NESIS (in STEIMLE, 1985) à 461 g/m^2 en Atlantique nord-ouest sur Grand Banks.

La production et la biomasse moyenne estimées ici restent largement supérieures aux valeurs globales estimées pour la macrofaune benthique des différentes communautés nord-européennes : les estimations les plus importantes sont données par WOLFF et DEWOLF (1977) au niveau de l'estuaire de Grevelingen (Pays-Bas) ($\bar{B} = 25,7 \text{ g/m}^2$, $P = 41,3 \text{ g/m}^2/\text{an}$).

L'estimation de la biomasse moyenne nous a permis d'évaluer la productivité P/\bar{B} de la population d'*Ophiothrix fragilis* : $P/\bar{B} = 1,28$.

Ce rapport dépend évidemment beaucoup de l'estimation de la biomasse moyenne, en raison de ses variations temporelles et du manque de mesures dont nous disposons, en particulier en période hivernale.

GEORGE et WARWICK (1985) estiment le rapport P/\bar{B} à 1,8 pour *Ophiothrix fragilis*, alors que STEIMLE (1985) considère un rapport P/\bar{B} de 1,2 pour les Echinodermes en général.

Notre estimation se situe entre ces deux valeurs. Elle paraît faible en regard de la durée de vie d'*Ophiothrix fragilis*, difficile à évaluer du fait de la fusion des cohortes les plus âgées, mais qui semble de l'ordre de 15 à 18 mois. En effet, ROBERTSON (1979) remarque que la plupart des études de production d'espèces macrobenthiques montre une corrélation significative entre le rapport P/\bar{B} et la durée de vie de l'espèce. Ainsi des rapports P/\bar{B} inférieurs à 2 correspondent généralement à une durée de vie de l'ordre de 3 à 5 ans. C'est la durée de vie considérée par plusieurs auteurs (ALLAIN, 1974 ; GEORGE et WARWICK, 1985) qui décrivent un seul recrutement annuel, ce qui apparaît en totale contradiction avec nos observations. Cependant, quelques études

ont montré des durées de vie courtes (entre 1 et 2 ans) associées à un rapport P/\bar{B} relativement faible, par exemple pour *Hydrobia ulvae* (WOLFF et DEWOLF, 1977).

V.7. CONCLUSION

L'étude de la population d'*Ophiothrix fragilis* située au large du Cap Gris-Nez a permis de confirmer et de préciser le comportement de l'espèce vis-à-vis des courants de marée. L'espèce est abondante dans la zone des plus forts courants (supérieurs à 2,5 noeuds en vive-eau moyenne).

L'impact des bancs d'Ophiures sur la macrofaune benthique n'a pas pu être clairement établi. Il semble faible de toute façon, et nous pensons que les différences constatées sont surtout dues à des variations granulométriques telles qu'un léger ensablement ou envasement du sédiment.

Les densités mesurées situent la population étudiée parmi les plus denses observées.

La biomasse moyenne est importante, de l'ordre de 210 g/m², et montre que ce peuplement est beaucoup plus riche que les autres peuplements de la région.

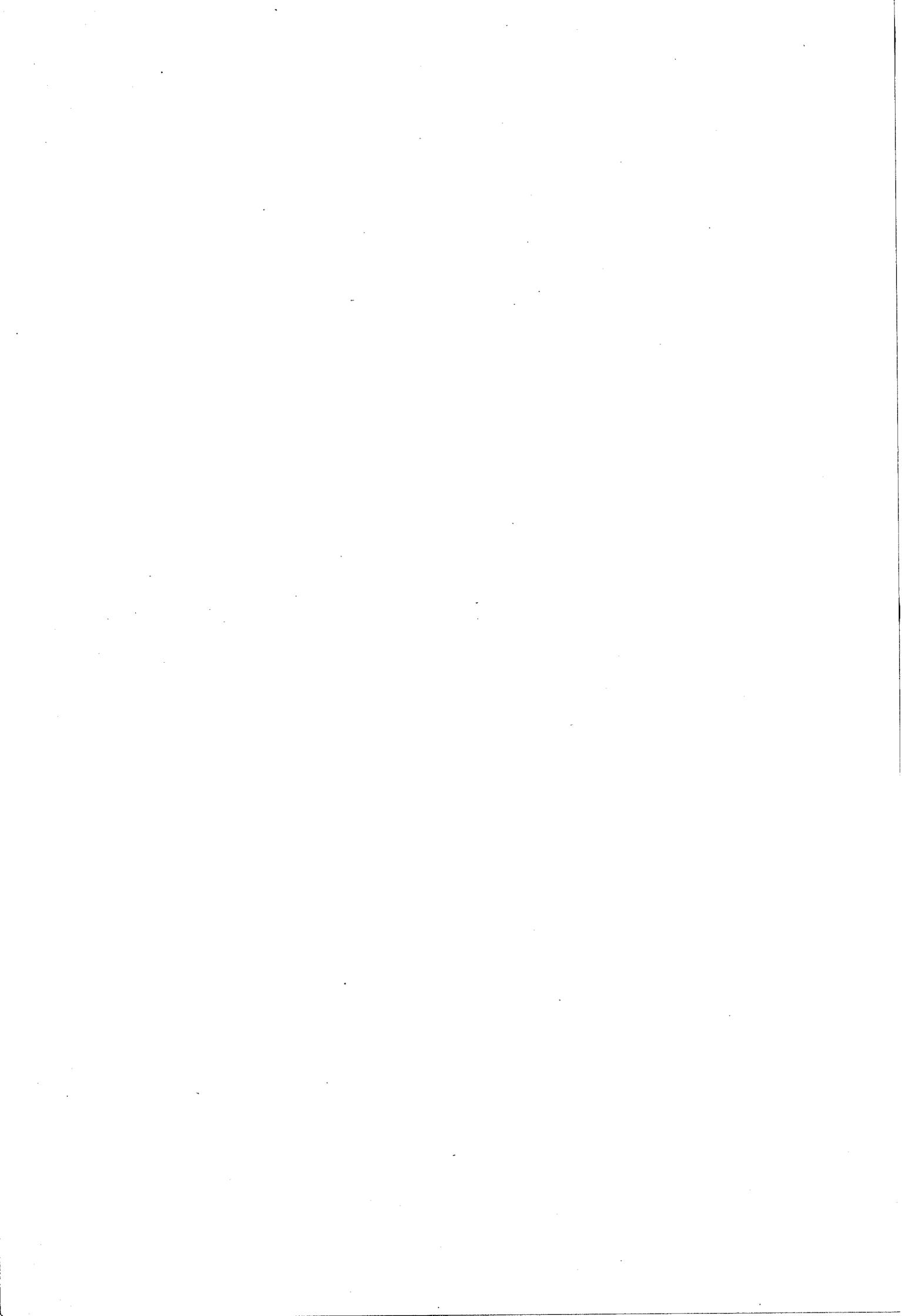
Le suivi annuel de la population a mis en évidence plusieurs recrutements au cours de l'année 1987, alors que seul le recrutement principal de septembre est décrit dans la littérature. L'espèce n'en est pas moins monotélique, les différents recrutements semblant issus de différentes classes d'âge d'Ophiures.

Contrairement à de nombreuses espèces pour lesquelles plusieurs générations se succèdent et pondent une fois chacune, ou exceptionnellement deux fois, comme c'est le cas pour certains Cumacés (COREY, 1981 ; DAVOULT, 1988), tout se passe ici comme si les différentes classes d'âge à l'origine des différents recrutements formaient des populations différentes, vivant au même endroit, dont le destin n'est pas directement lié à celui des autres. Nous pouvons estimer que les recrutements du début de l'année sont dus à des populations subtidales, compte-tenu des conditions hivernales très dures et des variations thermiques beaucoup plus importantes sur l'estran qu'en profondeur.

La production est élevée, $P = 269$ g/m², mais le rapport P/\bar{B} estimé est assez faible ($P/\bar{B} = 1,28$) pour une espèce semblant vivre de 15 à

18 mois.

Cette biomasse d'*Ophiothrix fragilis* fait du peuplement des cailloutis à épibiose sessile le peuplement le plus riche de la Manche orientale et de la partie française de la Mer du Nord.



CONCLUSION GENERALE

CONCLUSION GENERALE

Les recherches entreprises ici avaient pour but de décrire en détail le peuplement des cailloutis à épibiose sessile, peuplement relativement mal connu bien que riche et bien représenté en Manche et dans la partie française de la Mer du Nord.

Les caractéristiques du détroit du Pas-de-Calais nous offrent à une échelle spatiale réduite une variation importante de l'hydrodynamisme, facteur du milieu influant fortement sur la répartition des peuplements benthiques.

Au-delà des descriptions générales de ce peuplement, cette étude a permis de montrer les fortes influences de quelques facteurs :

- L'hydrodynamisme est le facteur le plus déterminant pour l'installation de ce peuplement. Le gradient d'atténuation du courant de marée, du Sud-Ouest vers le Nord-Est, est très marqué et peut être nettement mis en évidence grâce à la distribution de certaines espèces. Les variations d'abondance mesurées en employant la drague Rallier du Baty sont suffisamment précises et fiables pourvu que l'on contrôle le mieux possible les opérations de prélèvement.

- A ce gradient se superpose une différenciation côte-large due à l'envasement des zones côtières, dès que le courant s'affaiblit. Là encore, quelques espèces semblent de très bons marqueurs de cet envasement.

- La différenciation côte-large apparaît également, indépendamment de l'envasement, au niveau de la distribution des espèces suspensivores (épifaune sessile et *Ophiothrix fragilis*, principalement). Elle semble coïncider avec les caractéristiques hydrologiques des eaux côtières, plus riches en matière organique particulaire (phytoplancton, zooplancton, matière inerte) et des eaux du large, beaucoup plus pauvres. La disponibilité en nourriture serait la cause la plus probable de la répartition observée. L'étude de la structure trophique des faciès confirme leurs caractéristiques et permet de lier cette description aux conditions du milieu.

L'emploi de techniques classiques de traitement de données a donné d'excellents résultats pour déterminer et caractériser les différents faciès.

L'utilisation d'un indice qualitatif de similarité semble bien

adapté pour répondre à ce type de problème, d'autant plus qu'il permet de traiter globalement des données, considérées dans un premier temps comme qualitatives du fait de l'engin de prélèvement utilisé, sans employer les variations d'abondance observées. Les groupements de stations se sont effectués à des niveaux parfois très faibles, du fait de l'hétérogénéité observée sur ce type de sédiment, mais également en raison du nombre élevé d'espèces récoltées, notamment d'espèces rares. L'analyse ultérieure (analyse granulométrique, étude de la constance et de la fidélité des espèces de chaque faciès) a montré la cohérence des groupements formés par l'algorithme de LANCE et WILLIAMS.

L'analyse factorielle des correspondances a permis de nuancer les résultats et de mettre en évidence la structure de chaque faciès : structure homogène dans le cas du faciès côtier de fort hydrodynamisme, ou distribution des espèces selon un gradient pour les autres faciès.

L'utilisation de la plongée sous-marine en scaphandre autonome a permis de quantifier nos observations et de connaître la séquence de mise en place de l'épifaune sessile dans ce peuplement. La fixation des espèces principales de l'épifaune sessile semble relativement tardive dans la séquence de succession observée et survient alors que le peuplement est déjà en partie structuré.

La population d'*Ophiothrix fragilis* a une répartition stable et marquée, apparemment liée à l'hydrodynamisme et à la disponibilité en nourriture dans la masse d'eau. Sa densité très forte, 1000 à 2000 ind./m² en moyenne, fait du faciès côtier de fort hydrodynamisme la zone la plus riche du détroit du Pas-de-Calais. La biomasse moyenne de l'espèce atteint 210 g/m² et sa production 269 g/m²/an ($P/\bar{B} = 1,28$).

Nous avons pu mieux décrire le comportement de l'espèce et le lier aux variations mesurées du courant de marée. La structure démographique de l'espèce a pu être précisée et nous avons montré que des recrutements benthiques secondaires existent en février, avril et juin, en plus du recrutement principal de septembre-octobre, seul cité dans la littérature.

L'ensemble de l'étude a montré la richesse du peuplement des cailloutis à épibiose sessile et l'intérêt d'une étude quantitative de celui-ci, malgré les difficultés d'échantillonnage rencontrées. Il serait souhaitable de quantifier les données concernant ce peuplement dans l'ensemble de la Manche et de lier les résultats aux caractéristiques

hydrologiques, à la circulation des masses d'eau, et aux recrutements des principales espèces.

Alors que le peuplement des sables envasés à *Abra alba* est très étudié parce qu'il est riche, proche de la côte donc fortement influencé par l'action de l'homme et relativement facile à étudier quantitativement, il semble justifié de s'intéresser au peuplement des cailloutis, même si son étude s'avère plus difficile à entreprendre. Celui-ci apparaît également très riche et présente des zones côtières, fortement marquées par les apports continentaux, très différentes des zones du large, mieux préservées de ces influences, tant du point de vue qualitatif (diversité de l'épifaune sessile) que quantitatif (nombre d'espèces, nombre d'individus, hiérarchie des principales espèces).

BIBLIOGRAPHIE

BIBLIOGRAPHIE

ALLAIN J.Y., 1974. Ecologie des bancs d'*Ophiothrix fragilis* (ABILDGAARD) (Echinodermata, Ophiuroidea) dans le golfe normanno-breton. *Cah. Biol. mar.*, XV, pp. 255-273.

ALLEN P.L. et J.J. MOORE, 1987. Invertebrate Macrofauna as potential indicators of sandy beach instability. *Estuar. Coast. Shelf Sci.*, 24, pp. 109-125.

ANON., 1968. Courants de marée dans la Manche et sur les côtes françaises de l'Atlantique. *Service hydrographique de la marine*, 287 p.

ANON., 1981. Atlas of the seas around the british isles. LEE and RAMSTER Ed., *Ministry of Agriculture*.

ANON., 1986. Fifth report of the Benthos Ecology working group, ICES, Ostende, 12-15 May, CM, L : 27, 33 p.

AUGRIS C., CLABAUT P., DEWEZ S. et J.P. AUFFRET, 1987. Carte des sédiments superficiels au large de Boulogne-sur-mer. Ed. IFREMER et Région Nord/Pas-de-Calais.

BACHELET G., 1982. Quelques problèmes liés à l'estimation de la production secondaire. Cas des bivalves *Macoma balthica* et *Scrobicularia plana*. *Oceanol. Acta*, 5 (4), pp. 421-431.

BELLAN-SANTINI D., 1970. Salissures biologiques de substrats vierges artificiels immergés en eau pure durant 26 mois dans la région de Marseille I. Etude qualitative. *Tethys*, 2 (2), pp. 335-356.

BLANC F., CHARDY P., LAUREC A. et J.P. REYS, 1976. Choix des métriques qualitatives en analyse d'inertie. Implications en écologie marine benthique. *Mar. Biol.*, 35, pp. 49-67.

BOURGAIN J.L., 1985. Effets des rejets de boues portuaires sur les peuplements benthiques au large de Boulogne-sur-mer. D.E.A., U.S.T.Lille, Station marine de Wimereux, multigr. 59 p.

BROOM D., 1975. Aggregation Behaviour of the brittle-star *Ophiothrix fragilis*. *J. mar. Biol. Ass. U.K.*, 55, pp. 191-197.

BRUN E., 1969. Aggregation of *Ophiothrix fragilis* (ABILDGAARD) (Echinodermata : Ophiuroidea). *Nytt. Mag. Zool.*, Copenhague, 17, pp. 153-160.

BRYLINSKI J.M., 1975. Etude du zooplancton marin de la région de Boulogne-sur-mer. D.E.A., U.S.T.Lille, Station Marine de Wimereux, 90 p.

BRYLINSKI J.M., DUPOND J. et D. BENTLEY, 1984. Conditions hydrologiques au large du cap Gris-Nez (FRANCE) : premiers résultats. *Oceanol. Acta*, 7 (3), pp. 315-322.

BRYLINSKI J.M., 1986. Méthode de détection des gradients faunistiques : les courbes FCT. Répartition du zooplancton au large du cap Gris-Nez. *Oceanol. Acta*, 9 (4), 457-467.

BUCHANAN J.B. ET R.M. WARWICK, 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., 1967. Résultats obtenus par l'emploi de la photographie sous-marine sur les fonds du large de Roscoff. *Helg. wiss. Meeresunters.*, 15, pp. 361-370.

CABIOCH L., 1968. Contribution à la connaissance des peuplements benthiques de la Manche Occidentale. *Cah. Biol. mar.*, IX, 5 (suppl.), pp. 493-720.

CABIOCH L. et R. GLACON, 1975b. Distribution des peuplements benthiques en Manche Orientale, de la baie de Somme au Pas-de-Calais. *C.R. Acad. Sc. Paris*, t. 280, série D, pp. 491-494.

CABIOCH L. ET R. GLACON, 1977. Distribution des peuplements benthiques en Manche Orientale, du cap d'Antifer à la baie de Somme. *C.R. Acad. Sc. Paris*, t. 285, série D, pp. 209-212.

CABIOCH L., GENTIL F., GLACON R. et C. RETIERE, 1977. Le macrobenthos des fonds meubles de la Manche : distribution générale et écologie, in : *Biology of benthic organisms*, 11th European Symposium on Marine Biology, Galway, October 1976, Pergamon Press, pp 115-128.

CABIOCH L., 1979. Caractères de la dissemblance entre peuplements en écologie marine benthique. Présentation d'une nouvelle métrique qualitative : la distance polaire. *C.R. Acad. Sc. Paris*, t. 289, série D, pp. 583-586.

CASTRIC-FEY, A., 1974. Les peuplements sessiles du benthos rocheux de l'archipel de Glénan (Sud Bretagne). Ecologie descriptive et expérimentale. *Thèse d'Etat, Univ. Bretagne Occidentale*, 333 p.

CASTRIC A., 1977. Recrutement et succession du benthos rocheux sublittoral, in : *Biology of benthic organisms*. KEEGAN, O'CEIDIGH, BOADEN Ed., London, Pergamon Press, pp. 147-154.

CASTRIC-FEY A., 1984. Revue des méthodes actuelles d'étude des substrats durs infralittoraux. *Oceanis*, 10 (3), pp. 207-235.

CHASSE C. et M. GLEMAREC, 1976 - Principes généraux de la classification des fonds pour la cartographie biosédimentaire. *J. Rech. océanogr.*, 1 (3), pp. 1-18.

CHERBONNIER G., 1951. Inventaire de la faune marine de Roscoff : Echinodermes. *Edit. Stat. biol. Roscoff*, pp. 1-15.

CHRISTIE H., 1980. Methods for ecological monitoring : biological interactions in a rocky subtidal community. *Helgol. Meeresunter.*, 33, pp. 473-483.

CLABAUT P., 1988. Dynamique sédimentaire dans le détroit du Pas-de-Calais (large des côtes françaises). *Thèse de doct. d'Univ. en Océanologie. U.S.T.Lille Flandres Artois*, Avril 1988, multigr., 250 p.

CLABAUT P. et D. DAVOULT, 1988. Intéractions biocoenoses benthiques - sédiment en contexte infratidal à haute énergie. *C.R. Acad. Sc. Paris* (sous presse).

CODDE L. et L. DE KEYSER, 1967. Mer du Nord. Littoral/Estuaire de l'Escaut-Escaut Maritime, Comité National de Géographie. *Commission de l'Atlas de Belgique*, 62 p.

COREY S., 1981. Comparative fecundity and Reproductive strategies in seventeen species of the Cumacea. *Mar. Biol.*, 62, pp. 65-72.

COSTELLOE J., KEEGAN B.F. et G.F. KONNECKER, 1986. Rocky subtidal assemblages on the west coast of Ireland. *Hydrobiologia*, 142, pp. 97-111.

CRISP D.J., 1984. Energy flow measurements, in: *Methods for the study of marine benthos*. N.A. HOLME and A.D. Mc INTYRE Ed., *IBP handbook* 16, 2nd edition, 387 p.

CUISINET H., DAVOULT D., DEWARUMEZ J.M., ETIENNE M., FRONTIER S. et P. MOGUEDET, 1986. Echantillonnage en milieu benthique littoral et sublittoral : réalisation de plans d'échantillonnage à différentes échelles et implications sur les résultats des analyses numériques, in : *Evaluation et optimisation des plans d'échantillonnage en écologie littorale*. *PIREN : ATP 9.82.65*, S. FRONTIER Ed., pp. 101-154.

DAGET J., 1976. Les modèles mathématiques en écologie. *Coll. Ecologie*, Ed. Masson Paris, 172 p.

DAUVIN J.C., 1984. Dynamique d'écosystèmes macrobenthiques des fonds sédimentaires de la Baie de Morlaix et leur perturbation par les hydrocarbures de l'Amoco Cadiz, *Thèse doc. d'Etat, Univ. Paris VI*, 468 p + 193 p d'Annexes.

DAVOULT D., 1983. Etude du benthos intertidal entre Calais et l'Aa, *D.E.A., U.S.T.Lille, Station marine de Wimereux*, multigr., 36 p.

DAVOULT D., 1986. Le domaine benthique subtidal in : *Surveillance écologique et halieutique du site de Paluel, novembre 1984-octobre 1985*. *IFREMER DERO-86.40 - EL*, pp. 91-121.

DAVOULT D. et A. RICHARD, 1986. Analyse du benthos au large du Site des Caps. Convention Région Nord/Pas-de-Calais, contrat U.S.T.L.F.A. n° 1641 Ro 9004, *Station marine de Wimereux*, 40 p.

DAVOULT D., 1988. Note sur la reproduction et l'écologie du Cumacé *Cumopsis goodsiri* (Van Benedén, 1861). *Bull. Soc. zool. de France*, 113 (3) (sous presse).

DAVOULT D. et A. RICHARD, 1988. Les Ridens, haut-fond rocheux isolé du Pas-de-Calais : un peuplement remarquable. *Cah. Biol. mar.*, 29, pp. 93-107.

DAVOULT D. et P. CLABAUT, 1988. Le passage des fonds sableux de la Baie de Wissant aux fonds caillouteux du large et les peuplements associés. *J. Rech. océanogr.*, vol. 13 (1-2), 32-35.

DAVOULT D., DEWARUMEZ J.M., PRYGIEL J. et A. RICHARD, 1988. Carte des peuplements benthiques de la partie française de la Mer du Nord. Ed. Station Marine de Wimereux - Ifremer - Région Nord/Pas-de-Calais, 1 carte couleur 50 x 40 cm

DEWARUMEZ J.M., 1979. Etude biologique d'*Abra alba* (WOOD), Mollusque Lamellibranche du littoral de la Mer du Nord. *Thèse 3ème Cycle, Univ. Sci. tech. Lille*, 139 p.

DEWARUMEZ J.M., DAVOULT D., PRYGIEL J., GLACON R. et A. RICHARD, 1988. Macrozoobenthic communities assemblages in the southern part of the North Sea (French Coast). *Cost 647 Newsletter*, 4 pages + 1 chart (sous presse).

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 3ème cycle. U.S.T. Lille Flandres Artois*, 130 p.

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

FRONTIER S., 1976. Utilisation des diagrammes rang-fréquence dans l'analyse des écosystèmes. *J. Rech. océanogr.*, 1 (3), pp. 35-48.

FRONTIER S., 1980. Méthode statistique. Masson Ed., 246 p.

FRONTIER S., 1983. Stratégies d'échantillonnage en écologie. *Coll. d'écologie*, 17, Ed. Masson, 494 p.

FRONTIER S., 1985. Diversity and structure in aquatic ecosystems. *Oceanogr. mar. Biol. Ann. Rev.*, 23, pp. 253-312.

GALLEGO F.J., 1982. Codage flou en analyse des données. *C.A.D.*, 7, pp. 413-430.

GASTON G.R., 1987. Benthic Polychaeta of the Middle Atlantic Bight : feeding and distribution. *Mar Ecol. Progr. Ser.*, 36, pp. 251-262.

GENTIL F., 1976. Distribution des peuplements benthiques en baie de Seine. *Thèse 3ème cycle, Univ. Paris VI*, 70 p.

GEORGE C.L. et R.M. WARWICK, 1985. Annual macrofauna production in a hard-bottom reef community. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, 65, pp. 713-735.

GIRIN M. et J.P. FLASSCH, 1972. Relations entre les peuplements et la surface des collecteurs dans une étude expérimentale. *C.R. Acad. Sc. Paris*, 275, série D, pp. 659-662.

GLACON R., 1977a. Flore et faune du littoral du Pas-de-Calais et de la Manche Orientale. *Doc. Station Marine de Wimereux*, 51 p.

GLACON R., 1977b. Etude de la pollution marine dans la frange côtière s'étendant du Cap Blanc-Nez à la frontière belge. I : Etude granulométrique et cartographie des sédiments. *Rapport SECADU-U.S.T.Lille*, 52 p.

GLEMAREC M., 1969. Les peuplements benthiques du plateau continental Nord-Gascogne. *Thèse Fac. Sci. Paris*, 167 p.

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

GOASDOUE G., 1982. Bionomie benthique des Ridens, haut-fond du Pas-de-Calais, approche qualitative par dragage et observation en scaphandre autonome. *D.E.A., Univ. Paris VI, Station Marine de Wimereux*, 36 p.

GRAHAM A., 1971. British Prosobranchs. *Synopses of the british fauna*, 2, 112 p.

GRANT A. et P. WILLIAMSON, 1985. Settlement-timing hypothesis : a critique. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 23, pp. 193-196.

GREENE C.H., SCHOENER A. et E. CORETS, 1983. Succession on marine hard substrata : the adaptive significance of solitary and colonial strategies in temperate fouling communities. *Mar. Ecol. Progr. Ser.*, 13, pp. 121-129.

GUERIN J.P., 1981. Etude expérimentale de la colonisation des substrats inorganiques marins. *Oceanis*, 7 (1), pp. 1-22.

GUERIN J.P., 1982. Rôle des facteurs biotiques dans le déterminisme de la fixation et de la métamorphose des larves méroplanctoniques. *Oceanis*, 8 (5), pp. 389-404.

GUILLE A., 1964. Contribution à l'étude de la systématique et de l'écologie d'*Ophiothrix quinquemaculata*. Delle chiaje. *Vie et Milieu*, 15 (2), pp. 243-308.

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

HALLEZ P., 1899. Le laboratoire maritime de zoologie du Portel et les campagnes de dragages du Béroé, 28 p.

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.

HILY C., 1984. Variabilité de la macrofaune benthique dans les milieux hyper-trophiques de la rade de Brest. *Thèse d'Etat, Univ. Bret. Occid.*, 359 p + 337 p. d'annexes.

HOLME N.A., 1966. The bottom fauna of the English Channel, Part. II. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.*, 46, pp. 401-493.

HOLME N.A., 1983. Fluctuations in the benthos of the western English Channel. *Oceanol. Acta*, Actes 17^e Symposium Européen de Biologie Marine, Brest, 27 sept. - 1er oct. 1982, pp. 121-124.

HOLME N.A., 1984. Fluctuations of *Ophiothrix fragilis* in the western English channel. *J. mar. Biol. Ass. U.K.*, 64, pp. 351-378.

INGLE R.W., 1983. Shallow-water crabs. *Synopses of the british fauna*, 25, 206 p.

JACKSON J.B.C., 1977. Competition on marine hard substrata : the adaptive significance of solitary and colonial strategies. *Am. Nat.*, 111 (980), pp. 743-767.

KEEGAN B.F., O'CONNOR B.D.S. and G.F. KONNECKER, 1985. Littoral and benthic investigations on the west coast of Ireland. XX : Echinoderm aggregations. *Proc. R. Ir. Acad.*, Vol. 85B, pp. 91-99.

KIRKEGAARD J.B., 1978. Settling, growth and life span of some common Polychaetes from Danish waters. *Medd. Danm. Fisk. Havundersog*, 7, pp. 447-496.

KOEHLER R., 1921. *Faune de France. I. Echinodermes*, 210 p.

LAGADEC Y. et J.M. BRYLINSKI, 1988. Transport larvaire et recrutement de *Polydora ciliata* (Annélide Polychète) sur le littoral boulonnais. *Cah. Biol. mar.*, 28, pp. 537-550.

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

LEFRANC G., 1970. Biologie de la morue du sud de la Mer du Nord et de la Manche orientale. *Rec. Trav. Inst. Pêches marit.*, 34 (3), pp. 277-296.

LEGENDE L. et P. LEGENDRE, 1984. Ecologie numérique. 2. La structure des données écologiques. *Collection d'Ecologie. Ed. Masson*, 335 p.

LE LOEUFF P. et A. INTES, 1979. Principes d'une méthode d'étude simple des peuplements benthiques : analyse par des valeurs centrales. Première application à la faune des Polychètes du plateau continental de Côte d'Ivoire, *Comm. Coll. U.O.F.*, Nantes, 2 p.

LEPRETRE A. et C. LEPRETRE, 1986. ECONUM : ensemble de programmes interactifs d'analyses statistiques multidimensionnelles, monographie, 83 p.

LEVINTON J.S., 1972. Stability and trophic structure in deposit feeding and suspension feeding communities, *Am. Nat.*, 106, pp. 472-486.

LINCOLN R.J., 1979. British marine Amphipoda : Gammaridea. *British Museum Ed.*, 658 p.

LUNDALV T., 1985. Rocky Subtidal programme. In : COST 47, Coastal Benthic Ecology, report on the period 1979-1984, 15 p. + Annexes.

MAILLARD-QUISTHOUDT C., 1988. Environnement physique et chimique. Productivité primaire phytoplanctonique et bactérienne dans le détroit du Pas-de-Calais. Thèse doct. d'Univ. Lille Flandres Artois, Station Marine de Wimereux, 206 p.

MARGALEF R., 1968. Perspectives in ecological theory. *Chicago series in Biology*, Univ. Chicago press, 111 p.

MASSE H., 1968. Sur la productivité des peuplements marins benthiques. *Cah. Biol. mar.*, IX, pp. 363-372.

NAGABUSHANAM A.K. et J.S. COLMAN, 1959. Carrion-eating by ophiuroids. *Nature*, 184, 285 p.

NEWELL G.E. et R.C. NEWELL, 1963. Marine plankton. *A practical guide*. Ed. Hutchinson Educational Ltd, 221 p.

NILSSON-CANTELL C.A., 1978. *Cirripedia thoracica and Acrothoracica. Marine Invertebrates of Scandinavia*, 5, Universitetsforlaget Ed., 133 p.

PEARSON T.H., 1971. Studies on the ecology of the macrobenthic fauna of Lochs Linnhe and Eil, west coast of Scotland. II. Analysis of the macrobenthic fauna by comparison of feeding groups. *Vie et Milieu*, suppl. 22, pp. 53-91.

PETERSEN C.J.G., 1913. Valuation of the sea, II. The animal communities of the sea bottom and their importance for marine zoogeography. *Rep. Danish Biol. Stat.*, 23, pp. 3-28.

PINGREE R.D. et L. MADDOCK, 1977. Tide residuals in the English Channel. *J. mar. Biol. Ass. U.K.*, 57, pp. 339-354.

PRENANT M. et G. ROBBIN, 1966. Bryozoaires, 2ème partie : chilostomes Anasca. *Faune de France*, 647 p.

PRYGIEL J., 1983. Benthos de la Bassure de Baas. Etude comparative de la communauté à *Ophelia borealis*, D.E.A., U.S.T.Lille, Station marine de Wimereux, multigr. 30 p.

PRYGIEL J., 1987. Etude du peuplement à *Ophelia borealis* et de l'Annélide *Nephtys cirrosa* (Ehlers, 1868) en Manche orientale et en Mer du Nord occidentale. Thèse 3ème Cycle, U.S.T.Lille Flandres Artois, Station marine de Wimereux, multigr., 128 p.

PRYGIEL J., DAVOULT D., DEWARUMEZ J.M., GLACON R. et A. RICHARD, 1988. Description et richesse des peuplements benthiques de la partie française de la Mer du Nord. *C.R. Acad. Sc. Paris*, t. 306, série III, pp. 5-10.

QUISTHOUDT C., 1987. Production primaire phytoplanctonique dans le détroit du Pas-de-Calais (France) : variations spatiales et annuelles au large du Cap Gris-Nez. *C.R. Acad. Sc. Paris*, t. 304, série III (10), pp. 245-250.

QUISTHOUDT C., BENTLEY D. et J.M. BRYLINSKI, 1987. Discontinuité hydrologique dans le détroit du Pas-de-Calais. *J. Plankt. Res.*, 9 (5), pp. 995-1002.

RETIERE C., 1979. Contribution à la connaissance des peuplements benthiques du golfe normanno-breton. *Thèse d'Etat, Univ. Rennes*, 421 p.

RICHARD A., 1987. Etude de l'impact écologique (Biologie marine) de l'installation des câbles E.D.F. trans-Manche (chantier IFA 2000). *Rapport A.M.B.E./E.D.F. CERT*, 99 p.

ROBERTS C.D., 1979. The colonial behaviour of *Modiolus modiolus* (L) (Bivalvia) and its ecological significance. *Biology and Systematics of colonial organisms*, G. LARWOOD et B.R. ROSEN Ed., Academic Press, pp. 255-256.

ROBERTSON A.I., 1979. The relationship between Annual production : biomass ratios and lifespans for marine macrobenthos. *Oecologia (Berl.)*, 38, pp. 193-202.

SANDERS H.L., 1958. Benthic studies in Buzzards Bay. I. Animals, Sediment relationships. *Limnol. Oceanogr.*, 3, pp. 245-258.

SANDERS H.L., 1968. Marine benthic diversity : a comparative study. *Am. Nat.*, 925, pp. 243-282.

SHACKLEY S.E., 1981. The intertidal soft sediments and their macrofauna in the Greater Swansea Bay Area (Worm's head to Nash Point), South Wales, *Estuar. coast. Shelf Sci.*, 12, pp. 535-548.

SHANNON C.E., 1948. A mathematical theory of communications. *Bell. System technical Journal*, 27, pp. 379-423.

SIMON-PAPYN L., 1965. Installation expérimentale du benthos sessile des petits substrats durs de l'étage circalittoral en Méditerranée. *Rec. Trav. St. Mar. End.*, 55, pp. 53-94.

SMALDON G., 1979. British Coastal Shrimps and Prawns. *Synopses of the british fauna*, 15, 126 p.

SOUPLET A., GLACON R., DEWARUMEZ J.M. et F. SMIGIELSKI, 1980. Distribution des peuplements benthiques littoraux en Mer du Nord, du Cap Blanc-Nez à la frontière belge. *C.R. Acad. Sc. Paris*, 290, série D, pp. 627-630.

STEIMLE F.W., 1985. Biomass and estimated productivity of the benthic macrofauna in the New York Bight : a stressed coastal area. *Estuar. coast Shelf Sci.*, pp. 539-554.

SUTHERLAND J.P., 1974. Multiple stable points in natural communities. *Am. Nat.*, 108 (964), pp. 859-873.

TEBBLE N., 1966. British bivalve seashells. *British Museum Ed.* 212 p.

THOMPSON T.E. et G.H. BROWN, 1976. British Opisthobranch Molluscs. *Synopses of the british fauna*, 8, 203 pp.

TODD C.D., 1979. The population ecology of *Onchidoris bilamellata* (L.) (Gastropoda : Nudibranchia). *J. exp. mar. Biol. Ecol.*, 41 (3), pp. 213-255.

TODD C.D. et R.W. DOYLE, 1981. Reproductive strategies of marine benthic invertebrates : a settlement-timing hypothesis. *Mar. Ecol. Progr. Ser.*, 4, pp. 75-83.

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

VEVERS H.G., 1952. A photographic survey of certain areas of sea-floor near Plymouth. *J. mar. Biol. Ass. U.K.*, 31, pp. 215-221.

VOLLE M., 1985. Analyse des données, *Ed. Economica*, 324 p.

WARNER G.F., 1971. On the ecology of a dense bed of the brittle-star *Ophiothrix fragilis*. *J. mar. Biol. Ass. U.K.*, 51, pp. 267-282.

WARNER G.F. et J.D. WOODLEY, 1975. Suspension-feeding in the brittle-star *Ophiothrix fragilis*. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.*, 55, pp. 199-210.

WARNER G.F., 1979. Aggregation in Echinoderms, in : *Biology and Systematics of Colonial Organisms*, G. LARWOOD and B.R. ROSEN Ed., Academic Press, pp. 375-396.

WARNER G.F., 1985. Dynamic stability in two contrasting epibenthic communities. *Proceedings of the 19th E.M.B.S.*, Plymouth, Cambridge Univ. Press, pp. 401-410.

WHITTHAKER R.H., 1967. Gradient analysis of vegetation, *Biol. Rev.*, 49, pp. 207-264.

WITHERS R.G., 1977. Soft-shore macrobenthos along the south-west coast of Wales. *Estuar. Coast. Shelf Sci.*, 5, pp. 467-484.

WOLFF W.J. et L. DE WOLF, 1977. Biomass and production of zoobenthos in the Grevelingen Estuary, the Netherlands. *Estuar. coast. Mar. Sci.*, 5, pp. 1-24.

WOODIN S.A. et J.B.C JACKSON, 1979. Interphyletic competition among marine benthos. *Am. Zool.*, 19, pp. 1029-1043.

ANNEXES

TABLEAU I : LOCALISATION DES PRELEVEMENTS COTIERS

Stations	Sonde corrigée (m)	Coordonnées géographiques			
1	42	50° 56'	3 N	1° 32'	9 E
2	33	50° 55'	3 N	1° 33'	7 E
3	21	50° 54'	2 N	1° 34'	5 E
4	3 à 6	50° 53'	N	1° 35'	3 E
5	44	50° 56'	6 N	1° 33'	9 E
6	30	50° 55'	5 N	1° 34'	7 E
7	24	50° 54'	5 N	1° 35'	4 E
8	1 à 4	50° 53'	4 N	1° 36'	3 E
9	40	50° 57'	N	1° 34'	9 E
10	30	50° 55'	9 N	1° 35'	6 E
11	23	50° 54'	9 N	1° 36'	4 E
12	4 à 7	50° 53'	8 N	1° 37'	2 E
13	31	50° 57'	4 N	1° 35'	7 E
14	26	50° 56'	2 N	1° 36'	6 E
15	20	50° 55'	1 N	1° 37'	5 E
16	5 à 8	50° 54'	2 N	1° 38'	E
17	31	50° 57'	7 N	1° 36'	8 E
18	25	50° 56'	6 N	1° 37'	6 E
19	13	50° 55'	6 N	1° 38'	4 E
20	7 à 9	50° 54'	4 N	1° 39'	3 E
21	30	50° 57'	9 N	1° 37'	8 E
22	25	50° 57'	N	1° 38'	6 E
23	16	50° 55'	9 N	1° 39'	4 E
24	7 à 9	50° 54'	9 N	1° 40'	2 E
25	31	50° 58'	3 N	1° 38'	7 E
26	24	50° 57'	2 N	1° 39'	6 E
27	9	50° 56'	1 N	1° 40'	4 E
28	27	50° 58'	7 N	1° 39'	6 E
29	25	50° 57'	5 N	1° 40'	6 E
30	26	50° 59'	N	1° 40'	7 E
31	23	50° 57'	8 N	1° 41'	6 E
32	28	50° 54'	8 N	1° 34'	6 E
33	25	50° 55'	2 N	1° 35'	6 E

TABLEAU II : LOCALISATION DES PRELEVEMENTS DU LARGE

Stations	Sonde corrigée (m)	Coordonnées géographiques			
1	40	50° 58'	N	1° 34'	8 E
2	42	50° 59'	N	1° 31'	5 E
3	43	51° 1'	2 N	1° 31'	3 E
4	52	51° 2'	4 N	1° 30'	7 E
5	46	51° 2'	N	1° 33'	4 E
6	50	51° 3'	8 N	1° 32'	E
7	42	51° 4'	3 N	1° 34'	7 E
9	51	51° 5'	1 N	1° 33'	3 E
10	31	51° 4'	6 N	1° 35'	9 E
11	37	51° 4'	1 N	1° 38'	7 E
12	32	51° 6'	N	1° 37'	1 E
13	33	51° 5'	5 N	1° 39'	8 E
15	31	51° 6'	9 N	1° 40'	9 E
19	32	51° 7'	6 N	1° 47'	4 E
25	36	51° 10'	3 N	1° 51'	9 E
26	32	51° 10'	N	1° 54'	8 E
27	33	51° 9'	7 N	1° 57'	7 E
31	20	51° 11'	7 N	1° 55'	4 E
33	34	51° 11'	N	2° 1'	4 E
34	32	51° 10'	6 N	2° 4'	5 E
47	32	51° 14'	4 N	2° 2'	3 E
56	31	51° 15'	9 N	2° 5'	7 E

TABLEAU III : LISTE DES ESPECES RECOLTEES OU OBSERVEES
(Etablie d'après l'inventaire faunistique de GLACON, 1977)

C : espèces récoltées ou observées dans le quadrillage côtier

L : espèces récoltées dans les prélèvements du large

P : espèces trouvées sur plaques expérimentales

	C	L	P
SPONGIAIRES			
<i>Grantia compressa</i>	+		
<i>Clathrina coriacea</i>			+
<i>Leucosolenia variabilis</i>			+
<i>Sycon ciliatum</i>	+	+	+
<i>Tethya aurantium</i>	+		
<i>Polymastia mammilaris</i>	+		
<i>Polymastia robusta</i>	+		
<i>Ficulina ficus</i>	+		
<i>Raspailia pumila</i>	+		
<i>Halichondria panicea</i>	+		
<i>Ciocalypta penicillus</i>	+		
<i>Haliclona oculata</i>	+	+	
<i>Dysidea fragilis</i>	+		
CNIDAIRES			
<i>Coryne pusilla</i>	+		
<i>Tubularia sp.</i>	+		
<i>Tubularia larynx</i>			+
<i>Hydractinia echinata</i>	+		
<i>Phialidium hemisphaericum</i>	+		+
<i>Laomedea sp. 1</i>	+	+	+
<i>Laomedea sp. 2</i>			+
<i>Halécium halecinum</i>	+	+	+
<i>Dynamena pumila</i>	+		+
<i>Diphasia rosacea</i>	+		
<i>Diphasia attenuata</i>	+		
<i>Sertularella sp.</i>	+		
<i>Abietinaria abietina</i>	+	+	+
<i>Hydrallmania falcata</i>	+	+	+
<i>Sertularia argentea</i>	+	+	+
<i>Kirchenpaueria pinnata</i>	+		+
<i>Nemertesia antennina</i>	+	+	
<i>Alcyonium digitatum</i>	+	+	
<i>Cerianthus lloydi</i>	+	+	
<i>Urticina felina</i>	+	+	
<i>Metridium senile</i>	+		
<i>Sagartia elegans var. nivea</i>	+		
<i>Sagartia troglodytes</i>	+	+	
ANNELIDES			
<i>Orbinia cuvieri</i>	+		
<i>Laonice cirrata</i>	+	+	
<i>Spio filicornis</i>		+	
<i>Spiophanes bombyx</i>	+		
<i>Aonides oxycephala</i>	+	+	
<i>Polydora ciliata</i>	+	+	
<i>Magelona mirabilis</i>	+		
<i>Chaetopterus variopedatus</i>	+	+	
<i>Cirratulus cirratus</i>	+	+	
<i>Chaetozone setosa</i>	+	+	
<i>Caulierieilla alatus</i>	+	+	
<i>Notomastus latericeus</i>	+	+	
<i>Euclymene oerstedii</i>		+	
<i>Nicomache lumbricalis</i>		+	
<i>Ophelia borealis</i>	+	+	
<i>Scalibregma inflatum</i>		+	

	C	L	P
<i>Phyllodoce laminosa</i>	+		+
<i>Analtides mucosa</i>	+		
<i>Analtides groenlandica</i>	+	+	
<i>Analtides maculata</i>		+	
<i>Eulalia bilineata</i>	+	+	
<i>Eulalia pusilla</i>	+	+	
<i>Eumida sanguinea</i>	+	+	
<i>Eteone longa</i>		+	
<i>Mystides limbata</i>	+	+	
<i>Lepidonotus squamatus</i>	+	+	+
<i>Harmothoe impar</i>	+		+
<i>Harmothoe longisetis</i>	+	+	+
<i>Harmothoe lunulata</i>	+	+	
<i>Lagisca extenuata</i>	+		
<i>Polynoe scolopendrina</i>	+		
<i>Sthenelais boa</i>	+	+	
<i>Pholoe minuta</i>	+	+	+
<i>Scalissetosus pellucidus</i>	+		
<i>Pisione remota</i>	+		
<i>Kefersteinia cirrata</i>	+	+	
<i>Syllidiens sp.</i>	+	+	+
<i>Leptonereis glauca</i>	+		
<i>Nereis zonata</i>	+	+	
<i>Glycera lapidum</i>	+	+	
<i>Glycinde nordmanni</i>		+	
<i>Nephtys longosetosa</i>	+		
<i>Nephtys caeca</i>	+	+	
<i>Nephtys cirrosa</i>	+	+	
<i>Nephtys hombergii</i>	+		
<i>Sphaerodorum gracilis</i>	+		
<i>Spinther arcticus</i>	+		
<i>Lumbrineris fragilis</i>	+	+	
<i>Lumbrineris gracilis</i>	+	+	
<i>Lumbrineris impatiens</i>	+	+	
<i>Dorvillea neglectus</i>	+	+	
<i>Owenia fusiformis</i>	+	+	
<i>Flabelligera affinis</i>		+	
<i>Pherusa plumosa</i>	+	+	
<i>Sabellaria spinulosa</i>	+	+	+
<i>Pectinaria koreni</i>	+	+	
<i>Ampharete acutifrons</i>		+	
<i>Lanice conchilega</i>	+		+
<i>Eupolymnia nebulosa</i>		+	
<i>Thelepus setosus</i>	+	+	
<i>Polycirrus medusa</i>	+	+	
<i>Terebellides stroemi</i>		+	
<i>Sabella penicillus</i>	+		
<i>Branchiomma vesiculosum</i>	+		
<i>Potamilla reniformis</i>	+	+	
<i>Jasmineira elegans</i>	+	+	
<i>Pomatoceros triqueter</i>	+	+	+
<i>Salmacina dysteri</i>	+		
<i>Spirorbidae sp.</i>	+	+	+
<i>Sacocirrus papillocercus</i>	+		
SIPUNCULIENS			
<i>Golfingia elongata</i>	+		
<i>Golfingia sp.</i>	+	+	
<i>Phascolion strombi</i>		+	

	C	L	P
MOLLUSQUES			
<i>Lepidopieurus asellus</i>	+	+	
<i>Diodora apertura</i>	+	+	
<i>Emarginula rosea</i>	+		
<i>Calliostoma zizyphinum</i>	+	+	
<i>Gibbula magus</i>	+	+	
<i>Crepidula fornicata</i>	+		
<i>Trivia monacha</i>	+		
<i>Natica alderi</i>	+		+
<i>Nucella lapillus</i>		+	
<i>Ocenebra erinacea</i>	+	+	
<i>Buccinum undatum</i>	+	+	
<i>Goniodoris nodosa</i>	+		
<i>Onchidoris bilamellata</i>	+		+
<i>Acanthodoris pilosa</i>	+		
<i>Limacia clavigera</i>	+		
<i>Archidoris pseudoargus</i>	+		
<i>Tritonia hombergii</i>	+		
<i>Dendronotus frondosus</i>			+
<i>Doto fragilis</i>	+	+	+
<i>Doto pinnatifida</i>	+		
<i>Doto cuspidata</i>	+		
<i>Coryphella verrucosa</i>			+
<i>Facelina auriculata</i>			+
<i>Eubranchus exigus</i>			+
<i>Eubranchus cingulatus</i>			+
<i>Eubranchus farrani</i>			+
<i>Trinchesia viridis</i>			+
<i>Tergipes tergipes</i>			+
<i>Aeolidia papillosa</i>			+
<i>Nucula nucleus</i>	+		
<i>Nucula hanleyi</i>		+	
<i>Modiolus barbatus</i>	+		
<i>Modiolus modiolus</i>	+	+	+
<i>Musculus discors</i>	+	+	
<i>Chlamys varia</i>	+		
<i>Chlamys opercularis</i>	+	+	+
<i>Anomia ephippium</i>			+
<i>Montacuta substriata</i>		+	
<i>Mysella bidentata</i>	+		
<i>Dosinia exoleta</i>	+		
<i>Venerupis rhomboïdes</i>	+	+	
<i>Venerupis pullastra</i>	+	+	
<i>Spisula ovalis</i>	+		
<i>Tellina fabula</i>	+		
<i>Abra alba</i>	+		
<i>Gari tellinella</i>	+		
<i>Donax vittatus</i>	+		
<i>Ensis sp.</i>	+		
<i>Hiatella arctica</i>	+	+	+
<i>Sphenia binghami</i>	+	+	+
<i>Mya truncata</i>	+	+	
<i>Thracia phaseolina</i>		+	
BRYOZOAIRES			
<i>Crisia eburnea</i>	+		+
<i>Crisia aculeata</i>	+		
<i>Disporella hispida</i>	+	+	+
<i>Tubulipora phalangea</i>			+
<i>Tubulipora liliacea</i>	+		
<i>Alcyonidium gelatinosum</i>	+	+	+
<i>Alcyonidium mytili</i>	+		+
<i>Conopeum reticulum</i>			+
<i>Electra pilosa</i>	+	+	+
<i>Flustra foliacea</i>	+	+	+
<i>Callopora dumerilii</i>	+		+

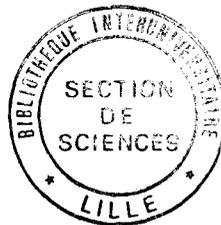
	C	L	P
<i>Bicellariella ciliata</i>	+	+	+
<i>Bugula flabellata</i>	+		
<i>Scrupocellaria scruposa</i>	+		+
<i>Reptadeonella violacea</i>	+		+
<i>Pentapora foliacea</i>	+		
<i>Escharella variolosa</i>			+
<i>Escharella immersa</i>	+		
<i>Schizoporella unicornis</i>	+		+
<i>Schizomavella auriculata</i>	+		
<i>Schizomavella linearis</i>			+
<i>Cellepora pumicosa</i>	+	+	
CIRRIPEDES			
<i>Verruca stroemia</i>	+		+
<i>Balanus crenatus</i>	+		+
<i>Acasta spongites</i>	+		
AMPHIPODES			
<i>Lysianassa ceratina</i>	+		
<i>Orchomene nana</i>	+	+	
<i>Perrierella audouiniana</i>	+	+	
<i>Tryphosella sarsi</i>	+		
<i>Ampelisca spinipes</i>	+	+	
<i>Panoploea ebiana</i>		+	
<i>Panoploea minuta</i>	+	+	
<i>Amphilocheus manudens</i>		+	
<i>Leucothoe spinicarpa</i>	+		
<i>Metopa alderi</i>	+	+	
<i>Sthenothoe marina</i>	+	+	+
<i>Maera othonis</i>	+	+	
<i>Melita gladiosa</i>	+	+	
<i>Melita obtusata</i>	+	+	
<i>Bathyporeia elegans</i>	+		
<i>Bathyporeia pelagica</i>	+		
<i>Haustorius arenarius</i>	+		
<i>Urothoe brevicornis</i>	+		
<i>Urothoe elegans</i>	+		
<i>Perioculodes longimanus</i>	+		
<i>Pontocrates altamarinus</i>	+		
<i>Synchelidium maculatum</i>	+		
<i>Apherusa bispinosa</i>	+		
<i>Gammarellus homari</i>	+	+	
<i>Parapleustes bicuspis</i>		+	
<i>Atylus swammerdami</i>	+		
<i>Guernea coalita</i>	+		
<i>Tritaeta gibbosa</i>	+		
<i>Ampithoe rubricata</i>	+		
<i>Aora typica</i>	+		
<i>Leptocheirus hirsutimanus</i>		+	
<i>Gammaropsis maculata</i>	+	+	
<i>Photis reinhardi</i>		+	
<i>Corophium sextonae</i>	+	+	+
<i>Jassa falcata</i>	+		+
<i>Phtisica marina</i>	+	+	
<i>Pseudoprotella phasma</i>	+		
<i>Caprella linearis</i>	+	+	+
<i>Pariambus typicus</i>	+		
ISOPODES			
<i>Anthura gracilis</i>	+	+	
<i>Astacilla longicornis</i>	+		
<i>Janira maculosa</i>	+	+	

	C	L	P
<u>CUMACES</u>			
<i>Cumopsis goodsiri</i>	+		
<i>Bodotria scorpioïdes</i>	+	+	
<i>Lamprops fasciata</i>	+		
<u>MYSIDACES</u>			
<i>Siriella armata</i>	+		
<i>Gastrosaccus spinifer</i>	+	+	
<i>Schistomysis spiritus</i>	+		
<i>Schistomysis ornata</i>	+		
<u>DECAPODES</u>			
<i>Eualus pusiolus</i>	+	+	+
<i>Hippolyte varians</i>	+	+	
<i>Processa edulis</i>	+		
<i>Pandalina brevisrostris</i>	+	+	
<i>Pandalus montagui</i>	+		
<i>Crangon crangon</i>	+		
<i>Upogebia deltaura</i>	+		
<i>Galathea intermedia</i>	+	+	+
<i>Pisidia longicornis</i>	+	+	+
<i>Pagurus bernhardus</i>	+	+	
<i>Pagurus cuanensis</i>	+	+	
<i>Pagurus pubescens</i>	+	+	
<i>Anapagurus hyndmanni</i>	+	+	
<i>Ebalia tumefacta</i>	+		
<i>Ebalia tuberosa</i>	+	+	
<i>Atelecyclus rotundatus</i>	+	+	
<i>Thia scutellata</i>		+	
<i>Cancer pagurus</i>	+		
<i>Liocarcinus pusillus</i>	+	+	
<i>Liocarcinus holsatus</i>	+		
<i>Pilumnus hirtellus</i>	+	+	
<i>Pinnotheres pisum</i>	+	+	
<i>Pinnotheres pinnotheres</i>	+		
<i>Maja squinado</i>	+		
<i>Pisa armata</i>	+	+	
<i>Eurynome aspera</i>	+		+
<i>Hyas coarctatus</i>	+	+	
<i>Inachus phalangium</i>	+		
<i>Macropodia rostrata</i>	+	+	
<u>PYCNOGONIDES</u>			
<i>Nymphon gracile</i>	+	+	+
<i>Nymphon rubrum</i>		+	
<i>Nymphon brevisrostre</i>	+	+	+
<i>Achelia longipes</i>	+		
<i>Achelia echinata</i>	+		
<i>Endeis spinosa</i>			+
<i>Pycnogonum littorale</i>	+	+	
<u>ECHINODERMES</u>			
<i>Solaster papposus</i>	+	+	
<i>Asterias rubens</i>	+	+	+
<i>Ophiothrix fragilis</i>	+	+	+
<i>Amphiura securigera</i>		+	
<i>Ophiura texturata</i>	+		
<i>Ophiura albida</i>	+		
<i>Psammechinus miliaris</i>	+	+	
<i>Echinocyamus pusillus</i>	+	+	
<i>Spatangus purpureus</i>	+		

	C	L	P
TUNICIERS			
<i>Polyclinidae sp.</i>	+		
<i>Asciella sp.</i>	+	+	
<i>Ascidia virginea</i>	+		
<i>Ascidia mentula</i>	+		
<i>Styela coriacea</i>	+	+	
<i>Dendrodoa grossularia</i>	+	+	+
<i>Botryllus schlosseri</i>	+		
<i>Botrylloides leachi</i>	+		
<i>Molgula complanata</i>	+		+
CEPHALOCORDE			
<i>Amphioxus lanceolatus</i>		+	
Nombre d'espèces récoltées	244	144	72
Nombre total d'espèces récoltées : 290			

TABLEAU IV : CALENDRIER DES OPERATIONS EFFECTUEES EN PLONGEE

Date	Station de plongée	Opération effectuée
9.7.85	32 et 33	Prélèvements quantitatifs au quadrat de 0,25 m ²
19.3.86	Bouée Abbeville	Essai de mise en place de plaques expérimentales
17.4.86	"	"
29.4.86	"	"
30.4.86	"	"
2.5.86	"	Mise en place réussie des plaques expérimentales
26.6.86	"	Pose de 2 plaques temporaires, remontée de 2 plaques
10.7.86	"	Pose de 2 plaques temporaires, remontée de 4 plaques
11.9.86	"	Pose de 2 plaques temporaires
26.9.86	"	Remontée de 2 plaques
27.9.86	32	Photographies de quadrats (épifaune sessile)
9.10.86	Cailloutis devant Boulogne	Observation des cailloutis ensablés au pied de la Bassure de Baas, côté terre + récoltes
13.4.87	Bouée Abbeville	Pose de 2 plaques, 1 plaque remontée
26.5.87	"	Pose de 2 plaques, 2 plaques remontées
25.6.87	"	Pose de 2 plaques, 2 plaques remontées
3.7.87	6	Récoltes d'Ophiures au quadrat de 0,25 m ² (10 prélèvements)
4.7.87	33	Photographies de quadrats (Epifaune sessile)
6.7.87	Devant le cap Gris-Nez	Observation de la faune fixée + récoltes
23.7.87	Bouée Abbeville	Remontée de 3 plaques
20.8.87	6	Récolte d'Ophiures au quadrat (10 prélèvements)
1.9.87	Bouée Abbeville	Remontée de 2 plaques
2.10.87	6	Récoltes d'Ophiures au quadrat (5 prélèvements)
3.10.87	Bouée Abbeville	Remontée de 1 plaque
5.10.87	5	Vérification de la position du courantomètre



Pommatoceros triqueter

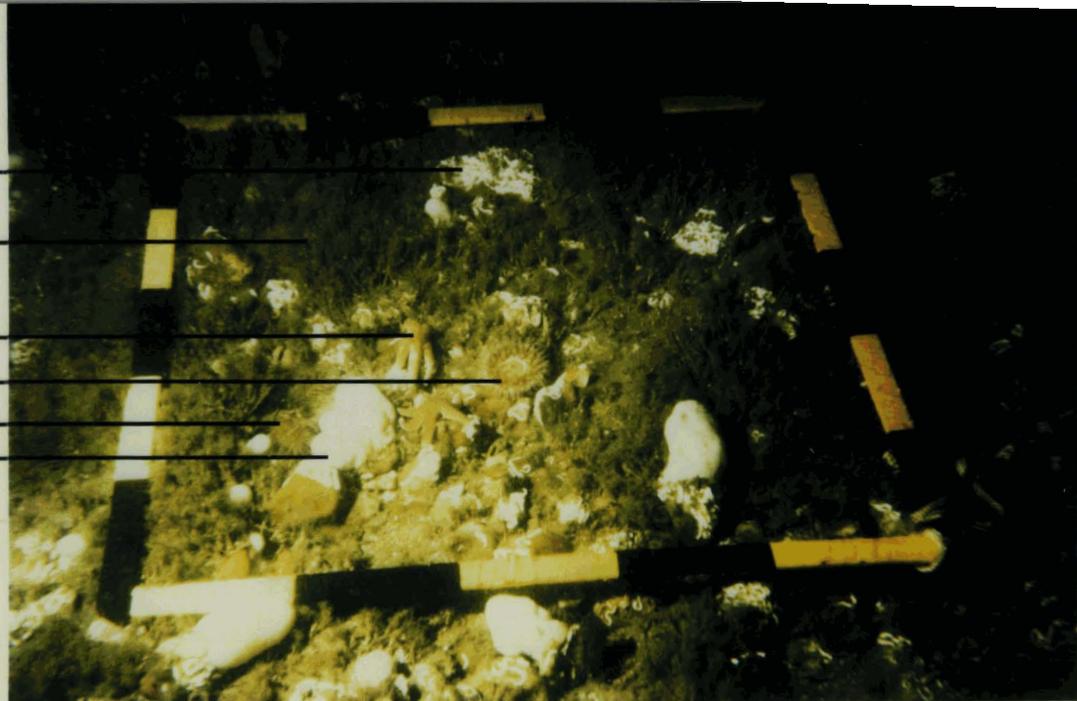
Lanice conchilega

Asterias rubens

Urticina felina

Psammechinus miliaris

Alcyonium digitatum

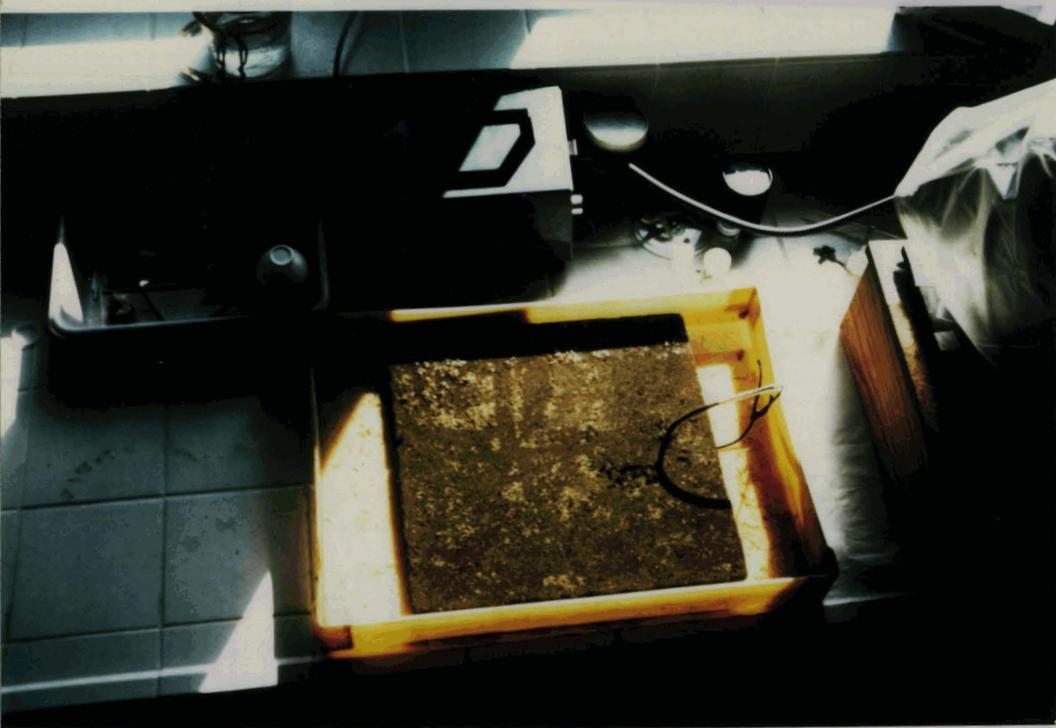


Recrutement important de *Lanice conchilega*
dans le facies d'envasement des cailloutis (Station 34, 4 juillet 1987)

Quadrat de 0,25 m² - 1 bande colorée = 10 cm

Cliché A. RICHARD

Nikonos V, obj. 35 mm, flash Sunpack Marine 32



Plaque de béton (0,1 m²) utilisée pour
l'étude de la fixation de l'épifaune sessile au large de
la Baie de Wissant (plaque immergée du 2.5.86 au 10.7.86)

Cliché D. DAVOULT

CANON AE1, obj. 35-105 mm



Recouvrement du sédiment par *Ophiothrix fragilis*,
de l'ordre de 1000 individus/m² (Station 32).

Cliché D. DAVOULT

Nikonos II, obj. 35 mm + lentille Nikon, Flash Sunpack Marine 32.



Asterias rubens

*Pomatoceros
triqueter*

*Alcyonium
digitatum*

*Abietinaria
abietina*



Principales espèces de l'épifaune (Station 32, 24 septembre 86)
quadrat de 0,25 m² - 1 bande colorée = 10 cm.

Cliché A. RICHARD

Nikonos V, obj. 35 mm, Flash Sunpack Marine 32.



Ophiothrix fragilis, bras dressés en attitude de capture microphage + anémones de mer *Urticina felina* en premier plan (station 32, juillet 85).

Cliché A. RICHARD

Nikonos II, obj. 35 mm, Flash Sunpack Marine 32.



Gros cailloutis colonisés par l'anémone de mer *Urticina felina* et l'alcyon *Alcyonium digitatum* (Station 32, juillet 85).

Cliché A. RICHARD

Nikonos II, obj. 35 mm, Flash Sunpack Marine 32.

Etude du peuplement des cailloutis à épibiose sessile et de la population d'*Ophiothrix fragilis* (Abildgaard) du détroit du Pas-de-Calais (France).

RESUME - Ce travail concerne le peuplement des cailloutis à épibiose sessile des zones de fort hydrodynamisme du détroit du Pas-de-Calais.

Les faciès se différencient du Sud-Ouest vers le Nord-Est, dans le sens d'atténuation des courants de marée, et du large vers la côte, en fonction de l'envasement et des caractéristiques hydrologiques. Ils sont nettement caractérisés par leur richesse spécifique et leur diversité. Une analyse factorielle des correspondances réalisée sur chaque faciès met en évidence le rôle prépondérant du gradient hydrodynamique, à l'exception du faciès situé devant le Cap Gris-Nez, très homogène. Ces faciès sont également caractérisés par leur structure trophique : l'importance des suspensivores montre l'enrichissement du peuplement aux dépens de la masse d'eau. La pauvreté en matière organique des eaux du large semble un facteur limitant le développement des suspensivores. Les dépositivores prennent une place importante au Nord-Est de la zone et vers la côte, en relation avec l'affinement du sédiment. La répartition de quelques espèces et les phénomènes de transition entre fonds sableux et caillouteux sont discutés.

Les périodes de fixation et le processus de mise en place de l'épifaune sessile, part importante de la macrofaune benthique, sont abordés par l'étude de la colonisation de plaques expérimentales. Les espèces principales du peuplement naturel apparaissent tardivement, généralement après 12 à 15 mois d'immersion des plaques.

Enfin, la population d'*Ophiothrix fragilis* (1500 à 2000 ind/m²) a été étudiée. L'impact d'une telle densité d'Ophiures sur la macrofaune benthique semble faible. L'étude démographique montre quatre recrutements annuels, trois secondaires en février, avril et juin, et un principal en septembre-octobre, ce dernier étant le seul cité dans la littérature. La biomasse moyenne ($\bar{B} = 210$ g/m²) et la production ($P = 269$ g/m²/an), montrent que le peuplement des cailloutis est le plus riche de la région.

Mots-clés : Pas-de-Calais, analyses factorielles, biofaciès, structure trophique, épifaune sessile, colonisation, *Ophiothrix fragilis*, production

Study of the "pebbles with sessile epifauna" community and the *Ophiothrix fragilis* population in the Dover Strait (France)

ABSTRACT - This study has been performed on the "pebbles with sessile epifauna" community located in the Dover Strait, area highly controlled by tidal currents. Biofacies are determined by these currents, from SW to NE, and by silting and hydrologic conditions, from offshore to coastal waters. Correspondence factor analyses show the importance of the hydrodynamic gradient in each facies. Suspension-feeders are numerous in the coastal part of the community because of the organic matter richness of water, which appears to be a limiting factor. Deposit-feeders are more numerous in the NE of the community, where the sediment is dominated by sands. Species distribution and transition between sandy and hard bottoms are discussed.

Experimental colonization by sessile epifauna shows that main species appear 12 to 15 months after the beginning of the experience.

Dense *Ophiothrix fragilis* beds (1500 to 2000 ind.m⁻²) have been studied. The effect of these ophiurids beds on benthic macrofauna seems to be low. The study of the demographic structure shows four benthic recruitments : secondary ones in february, april and june, and a main one in september-october, the only one cited in the litterature. Mean biomass (210 g.m⁻²) and production (269 g.m⁻².year⁻¹) show that this community is the richest of the area.

Keys-words : Dover Strait, factor analyses, biofacies, trophic structure, sessile epifauna, colonization, *Ophiothrix fragilis*, production