

50376
1989
311

50376
1989
311

THESE

N° d'ordre 783

Présentée

A L'UNIVERSITE DES SCIENCES ET TECHNIQUES
DE LILLE FLANDRES ARTOIS

pour obtenir

LE GRADE DE DOCTEUR ES SCIENCES

PAR

Victoria DIAZ-CASTANEDA

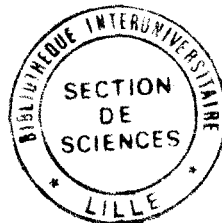
ETUDE EXPERIMENTALE *IN SITU* DE LA SUCCESSION ECOLOGIQUE

LORS DE LA RECOLONISATION D'UN SEDIMENT DEFAUNE PAR

POLLUTION EN MEDITERRANEE ET EN MER DU NORD

SOUTENUE LE 17 NOVEMBRE 1989

Devant le Jury composé de :
Président FRONTIER S.
Rapporteurs : BELLAN G.
 ELKAIM, B.
Examineurs : FISCHER J.C.
 LASSERRE P.
 LEPRETRE A.



MA YE YA NICAN

Yn tlaca ye nelli ?
Yn ayac ye centlamitehuaz
monecuiltonol, moxochiuh,
Moyocoyatzin !

Zan toconcauhtehua,
Ye ica nichoca,
nicnotlamati.

Xochitica ye nican momamalina
yn tecpillotl, yn icniuhyotl.
Ma xonahuiyacan !

Yn cenchan: yn tlatlcpac.
Quenonamican, ica,
No ye yuhcan ?
Aya oc no yuchan.

Yn tlaltlcpac: xochitl, cuicatl.
Ma ye ya nican !

EXISTAMOS AQUI

Tienen raiz, son verdaderos los hombres ?
Nadie acabara de entender
lo que es tu riqueza, lo que son tus flores,
Inventor de ti mismo!

Sin terminar dejamos las cosas.
Por esto lloro,
me aflijo.

Aquí entrelazo con flores,
a la nobleza, a los amigos.
Alegraos !

Nuestra casa comun es la tierra.
En el lugar del misterio, allá,
También es así ?
En verdad no es igual.

Sobre la tierra: flor y canto
Existamos aquí !

Poema náhuatl
México-Tenochtitlan

A mis padres,

A Mama Mita,

A Christian,

A mis amigos del viejo y el
nuevo continente.

AVANT-PROPOS

Bien que ce travail soit signé d'un seul nom, il n'est pas dans mon intention d'en revendiquer la totale paternité. Je tiens à remercier sincèrement toutes celles et tous ceux qui ont participé de près ou de loin à l'aboutissement de ce travail, qu'ils sachent que je ne les ai pas oubliés.

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

Tout d'abord, Monsieur Serge FRONTIER, Professeur à l'Université de Lille et Directeur de la Station Marine, qui m'a fait profiter de sa grande expérience ; ses conseils et son soutien m'ont été précieux tout au long de ce travail.

Monsieur G. BELLAN, Directeur de Recherche au CNRS qui m'a accueillie dans son équipe en 1982 à la Station Marine d'Endoume et m'a guidée dans mes recherches sur la colonisation benthique.

Monsieur B. ELKAIM, Professeur à l'Université de Paris VI, qui a accepté de relire ce travail malgré ses nombreuses responsabilités.

Monsieur le Professeur LASSERRE, Professeur à l'Université de Paris VI, Directeur de la Station Biologique de Roscoff, que je remercie d'avoir accepté de venir juger ce travail à Wimereux en dépit de ses nombreuses occupations.

Monsieur A. LEPRETRE, Maître de Conférences à l'Université de Lille, dont les conseils en matière de traitement de données m'ont été très utiles. Je lui suis reconnaissante.

Monsieur J.C. FISHER, Professeur à l'Université de Lille, qui a accepté de faire partie de ce jury.

J'adresse aussi mes remerciements à Monsieur le Professeur WARTEL pour ses conseils et pour m'avoir permis d'utiliser les installations de son Laboratoire de Chimie Marine à l'Université de Lille.

J'exprime ma reconnaissance à Monsieur le Professeur A. RICHARD pour ses judicieuses suggestions, la prise de photos sous-marines et l'organisation des plongées réalisées dans le cadre de ce travail.

Ont également participé aux plongées, mes collègues et amis de la Station Marine, et notamment Mesdames C. MAILLARD-QUISTHOUDT, I. RICHARD, Messieurs P. SAFRAN, D. DAVOULT. Je les remercie tous.

Je remercie Messieurs R. GLACON et J.M. DEWARUMEZ pour leurs conseils éclairés en taxonomie.

Je voudrais exprimer aussi ma reconnaissance à tout le personnel technique qui a collaboré à ce travail :

Mesdames C. PLACE et H. PETIT du Centre Interuniversitaire de traitement de l'Information, de l'Université de Lille.

Madame M.A. JANQUIN et Monsieur D. HILDE, à qui je témoigne toute ma gratitude pour leur aide.

Monsieur D. MENU qui avec tant d'amabilité et de disponibilité a construit le matériel dont j'avais besoin et a réalisé l'iconographie, Madame M. PANNIER qui, avec patience et gentillesse, a effectué la dactylographie de ce mémoire.

Je remercie également l'équipage du bateau SEPIA II dont l'aide et la compétence me furent si utiles.

Je n'oublierai pas de remercier vivement le Gouvernement Mexicain (CONACYT) et l'Université Nationale Autonome de Mexico (UNAM) qui m'ont accordé une bourse d'étude, ainsi que l'UNESCO (Div. des Sciences de la Mer, Paris) qui m'a alloué une aide afin d'achever mes recherches.

Etude expérimentale *in situ* de la succession écologique lors de la recolonisation d'un sédiment défauné par pollution en Méditerranée et en Mer du Nord

RESUME

Ce travail concerne les séquences de recolonisation benthique après défaunation par pollution. Les modules expérimentaux étaient placés dans deux zones côtières : Toulon et Dunkerque. Après une phase de latence pendant laquelle une partie de la charge polluante a été relargée (ammonium, ortho-phosphates, métaux lourds) et le potentiel redox augmenté, le développement des peuplements expérimentaux s'est caractérisé par une augmentation progressive du nombre d'espèces, des effectifs et de la biomasse. Les peuplements expérimentaux ont montré une évolution plus rapide en Mer du Nord, probablement à cause de l'adaptation de cette faune aux perturbations. La recolonisation s'opère globalement à partir d'espèces présentes *in situ*, dont l'abondance est conditionnée par les facteurs du milieu. Cette recolonisation s'effectue en premier lieu par des polychètes et des crustacés opportunistes, les derniers à coloniser étant les mollusques. Les post-larves et juvéniles constituent environ 70% des colonisateurs à Dunkerque. Les modules ont permis, après 19 à 53 semaines d'immersion, le développement de peuplements similaires à ceux du milieu naturel environnant. Cependant leur organisation semble être différente en ce qui concerne le classement des espèces. Les analyses factorielles nous ont permis de caractériser différents scénarios de colonisation dépendant des saisons d'immersion et différant par les peuplements pionniers. Ces scénarios peuvent être tous décrits en termes de recrutements successifs d'importance différente.

MOTS-CLES : Colonisation, Zoobenthos, Succession écologique, Polychètes, Pollution, Analyses d'inertie

Experimental study of the re-establishment and succession of a zoobenthic community following defaunation by pollution, in the Mediterranean and the North Sea.

SUMMARY

This work examined the importance of disturbances which result in local mortality of resident populations, and the following recolonization sequences. *In situ* community development was studied using containers of defaunated sediment placed in two coastal areas : Toulon and Dunkerque. After a lag phase during which the pollution load was partially release (ammonia, ortho-phosphates, heavy metals) and Eh values augmented, development was characterized by a progressive increase in numbers of taxa, density and biomass. The experimental community showed a faster development in the North Sea probably due to adaptation of this fauna to disturbance. Recovery of the infauna occurred from species of the surrounding environment : SVMC population or *A.alba* community. First was observed the arrival of opportunistic species, specially polychaetes and crustaceans, finally molluscs in proportions varying according to the season. Post-larval recruitment accounted for approximately 70% of colonists in Dunkerque. Experimental containers allowed after 19 to 53 weeks of immersion the development of a community, qualitatively but not quantitatively similar to the one observed in the natural surrounding area. Multivariate analysis permit to distinguish different colonization scenarios which differ firstly by the composition of the early opportunistic population. All can be described in terms of successive recruitments of different importance.

KEY WORDS : Colonization, Zoobenthos, Succession, Polychaetes, Pollution, Multivariate technics

SOMMAIRE

| | Page |
|---|------|
| INTRODUCTION | 1 |
| <u>PREMIERE PARTIE</u> : ETAT ACTUEL DES CONNAISSANCES SUR LES EFFETS DES PERTURBATIONS ET LA RECOLONISATION APRES ARRET DE LA PERTURBATION, EN MILIEU MARIN (SYNTHESE BIBLIOGRAPHIQUE). | |
| 1. Introduction | 4 |
| . La notion de perturbation | 4 |
| . La notion d'espèces indicatrices | 4 |
| . La notion de recolonisation | 4 |
| 2. Perturbations | 5 |
| 2.1. Définition d'une perturbation | 5 |
| 2.2. Facteurs qui régissent les communautés | 5 |
| 2.3. Types de perturbations : naturelles et artificielles | 6 |
| 2.4. Impacts divers des perturbations dans les communautés marines benthiques | 7 |
| A) Influence de l'étendue et de l'intensité de la perturbation | 7 |
| B) Influence de la profondeur | 8 |
| C) Influence des différents types de perturbation | 9 |
| 2.4.1. Perturbations anthropiques | 9 |
| a) Enrichissement en matière organique | 9 |
| b) Hydrocarbures | 11 |
| c) Métaux lourds | 15 |
| d) Rejets d'eaux douces | 18 |
| e) Travaux de Génie Civil | 19 |
| f) Pollution thermique | 22 |
| g) Pollution radioactive | 24 |
| 2.4.2. Perturbations d'origine naturelle | 26 |
| a) Bioturbation | 26 |
| b) Prédation | 28 |
| c) Tempêtes | 31 |

| | |
|--|----|
| d) Glissements de terrain | 32 |
| e) Hypoxie du milieu succédant à un "bloom phytoplanctonique" | 32 |
| f) Marées rouges | 33 |
| g) Action du froid et de la glace de mer | 33 |
| 3. Espèces et communautés indicatrices d'une perturbation | 34 |
| 3.1. La macrofaune benthique comme intégrateur et bioindicateur de perturbations | 34 |
| 3.2. Modification de la composition du peuplement benthique ... | 35 |
| 3.3. Cas d'un gradient de pollution. Zonation des peuplements. | 36 |
| 3.3.1. Substrats meubles | 36 |
| 3.3.2. Substrats durs | 38 |
| 3.3.3. Conclusion sur les gradients de pollution | 39 |
| 4. Recolonisation après perturbation | 40 |
| 4.1. Définitions de recolonisation, recrutement et succession .. | 40 |
| 4.2. Conditions de la fixation des larves | 42 |
| 4.3. Historique des études sur la recolonisation benthique de sédiments immergés | 45 |
| 4.3.1. Historique général des expériences en milieu littoral et néritique | 46 |
| 4.3.2. Expériences menées sur des points particuliers | 49 |
| 4.3.3. Expériences en milieu abyssal : effet de la profondeur | 50 |
| 4.3.4. Expériences <i>in vitro</i> | 52 |
| 5. Descriptions récentes de recolonisation benthique en milieu naturel | 52 |
| 5.1. Colonisation des substrats durs par les organismes benthiques ("fouling") | 52 |
| 5.2. Colonisation des substrats meubles | 55 |
| 6. Théorie et modélisation de la succession écologique : approche de Zajac & Whitlatch (1985) | 57 |
| Conclusion | 58 |

**DEUXIEME PARTIE : SITES ETUDIÉS ET LE PROBLEME DE LA POLLUTION -
MATERIEL ET METHODES**

| | |
|---|----|
| 1. Sites étudiés | 59 |
| 1.1. Méditerranée | |
| 1.1.1. Description des sites étudiés | 59 |
| 1.1.1.1. Le milieu d'origine des sédiments azoïques : | |
| l'Etang de Berre | 59 |
| 1.1.1.2. Le milieu d'accueil des modules expérimentaux : | |
| la Baie du Lazaret (Rade de Toulon) | 62 |
| a) Situation géographique | 62 |
| b) Climatologie | 64 |
| c) Courants et marées | 64 |
| d) Hydrologie | 66 |
| 1.1.2. Pollution | 67 |
| 1.1.2.1. La pollution en Méditerranée | 67 |
| 1.1.2.2. Pollution dans l'Etang de Berre | 69 |
| 1.1.2.3. Etat actuel de la Baie du Lazaret | 73 |
| 1.2. Mer du Nord | |
| 1.2.1. Description du site d'étude | 77 |
| a) Situation géographique | 77 |
| b) Climatologie | 79 |
| c) Marées et courants | 79 |
| d) Hydrologie | 84 |
| 1.2.2. Pollution | 84 |
| 1.2.2.1. La pollution en Mer du Nord | 84 |
| 1.2.2.2. Les apports polluants dans la région de Dunkerque | 87 |
| 1.2.2.3. Polluants métalliques dans l'écosystème marin du | |
| Nord/Pas-de-Calais | 89 |
| A) Métaux lourds dans les sédiments | 89 |
| B) Métaux lourds dans la matière vivante | 91 |
| C) Métaux lourds dans la colonne d'eau | 92 |
| Conclusion | 94 |
| 2. Sédiments étudiés | 94 |
| 2.1. Pollution organique et anoxie dans l'écosystème marin | 94 |
| 2.2. Echantillons sédimentologiques | 95 |

| | |
|---|-----|
| 2.2.1. Sédimentologie de l'Etang de Berre | 95 |
| 2.2.2. Sédimentologie de la Baie du Lazaret | 97 |
| 2.2.3. Sédimentologie de l'Avant-Port Ouest de Dunkerque .. | 99 |
| a) Le sédiment utilisé pour remplir les modules expérimentaux | 99 |
| b) Le sédiment du milieu d'accueil (Avant-Port ouest) ... | 99 |
| 3. Peuplements étudiés | 103 |
| 3.1. Peuplement étudié en Méditerranée : Communauté des sables vaseux en mode calme ("S.V.M.C.") | 103 |
| 3.2. Peuplement étudié en Mer du Nord : Communauté à <i>Abra alba</i> | 103 |
| 3.2.1. Historique des descriptions du peuplement à <i>Abra alba</i> | 104 |
| 3.2.2. Distribution géographique | 104 |
| 4. Principes de l'approche expérimentale | 106 |
| 4.1. Grands traits de l'expérimentation | 106 |
| 4.2. Modes de défaunation | 107 |
| a) Stérilisation à l'autoclave | 109 |
| b) Lavage à l'eau douce | 109 |
| c) Congélation | 109 |
| d) Séchage | 110 |
| e) Irradiation par rayons gamma | 110 |
| Conclusion | 110 |
| 4.3. Etude de la variabilité aléatoire | 111 |
| 4.4. Problèmes méthodologiques liés à l'échantillonnage et au tamisage | 111 |
| 5. Protocole opératoire en mer | 112 |
| 5.1. Description des "modules expérimentaux" | 112 |
| 5.2. Pose des modules expérimentaux en mer. Nombre des modules | 112 |
| 5.3. Relevé des modules | 113 |
| 5.4. Plans d'expériences | 113 |
| 5.4.1. Modules posés en Rade de Toulon | 113 |
| 5.4.2. Modules posés dans l'Avant-port de Dunkerque | 115 |
| 5.4.3. Prélèvements du benthos naturel | 116 |
| 5.4.4. Replicats - Etude de variabilité aléatoire | 116 |
| 5.5. Constitution des échantillons destinés aux analyses | |

| | |
|--|-----|
| chimiques | 118 |
| a) Sédiments | 118 |
| b) Organismes | 119 |
| 6. Analyses Physico-chimiques | 120 |
| 6.1. pH et potentiel d'oxydo-réduction | 120 |
| 6.2. Analyses granulométriques | 121 |
| 6.3. Dérivés azotés et phosphorés (seulement en Méditerranée) | 122 |
| 6.4. Dosage de matière organique (seulement en Mer du Nord) .. | 122 |
| 6.5. Dosage des métaux lourds | 123 |
| 6.5.1. Méditerranée | 123 |
| 6.5.2. Mer du Nord | 123 |
| 6.6. Mesures hydrologiques dans la masse d'eau entourant les modules (seulement en Mer du Nord) | 124 |
| 7. Analyses faunistiques | 125 |
| 7.1. Taille d'organismes définissant la "Macrofaune" | 125 |
| 7.2. Tamisage, fixation et tri | 126 |
| 7.3. Evaluation de la biomasse (seulement en Mer du Nord) ... | 126 |
| 8. Traitement numérique des données | 126 |
| 8.1. Paramètres de richesse d'un peuplement | 126 |
| 8.2. Paramètres de la diversité, de la structure et de l'organisation d'un peuplement | 127 |
| a) Richesse spécifique | 127 |
| b) Indice de diversité spécifique | 127 |
| c) Régularité ou "Evenness" | 129 |
| d) Diagrammes Rangs-fréquences | 129 |
| . Principe de la méthode | 129 |
| . Effet de la pollution sur les DRF | 135 |
| 8.3. Analyses multivariées | 135 |
| 8.3.1. Tableaux traités | 135 |
| 8.3.2. Classifications hiérarchiques des échantillons et de variables | 136 |
| 8.3.2.1. Coefficients de similarité | 136 |
| a) Sanders (1960) | 136 |
| b) Sorensen (1948) | 137 |

| | |
|--|-----|
| c) Ochiai (1957) | 137 |
| 8.3.2.2. Classification hiérarchique | 138 |
| 8.3.3. Méthodes d'Analyse Factorielle | 138 |
| a) Analyses Factorielles des Correspondances (AFC) | 139 |
| b) Analyses en Composantes Principales (ACP) | 140 |
| 9. Diverses critiques de cette méthodologie | 141 |
| 9.1. Stratégie d'échantillonnage | 141 |
| 9.2. Choix des descripteurs écologiques | 141 |
| 9.3. Maille de tamisage | 141 |
| 9.4. Artéfacts produits par les modules expérimentaux | 142 |
| 9.5. Validité de comparaison : Milieu naturel et Milieu expérimental | 142 |
| 9.6. Expérience mettant en évidence le rôle des gros prédateurs : comparaison des séries D et E | 143 |
| 9.7. Variabilité aléatoire | 147 |
| a) Expérience faite en Méditerranée : homogénéité d'un échantillon | 147 |
| b) Expérience faite en Mer du Nord : homogénéité des séries expérimentales | 147 |

**TROISIEME PARTIE : RESULTATS DE L'EXPERIMENTATION EN
MEDITERRANNEE (MARS 1982 A MARS 1983)**

| | |
|--|-----|
| Introduction | 148 |
| 1. Evolution des paramètres physico-chimiques (Milieu naturel et expérimental | 151 |
| 1.1. pH et rH | 151 |
| 1.2. Dérivés azotés (eau interstitielle) | 155 |
| 1.3. Dérivés phosphorés (eau interstitielle) | 157 |
| 1.4. Métaux lourds (eau interstitielle) | 157 |
| 1.5. Conclusion concernant l'évolution des paramètres physico-chimiques | 161 |
| 2. Evolution des Peuplements | 161 |
| 2.1. Généralités | 161 |
| 2.1.1. Espèces et groupes inventoriés | 161 |

| | |
|--|-----|
| 2.1.2. Espèces caractéristiques et indicatrices | 168 |
| 2.1.3. Espèces dominantes et sub-dominantes des deux types de milieux | 171 |
| 2.1.4. Evolution des paramètres faunistiques globaux | 174 |
| a) Abondance | 174 |
| b) Richesse spécifique | 178 |
| c) Diversité et Régularité | 180 |
| 2.2. Variation des abondances des espèces principales | 184 |
| 2.3. Processus de colonisation du milieu expérimental | 190 |
| 2.3.1. Description de la succession écologique | 190 |
| 2.3.2. Régimes alimentaires de quelques Annélides Polychètes rencontrées au long du processus de recolonisation | 193 |
| 2.3.3. Quelques interprétations possibles des caractéristiques de nos successions | 197 |
| a) Déterminisme de l'installation des premières espèces | 197 |
| b) Modifications du sédiment au cours de la succession écologique | 199 |
| c) La bioturbation et la succession écologique | 200 |
| d) La compétition et la succession écologique | 201 |
| 2.4. Recherche des structures globales des deux biocoenoses par Analyses Multivariées | 202 |
| 2.4.1. Mesures de ressemblance entre peuplements du Milieu Naturel et Expérimental : Coefficients de Sanders, Sorensen et Ochiai | 202 |
| 2.4.1.1. Evolution dans le temps de la ressemblance entre les deux peuplements | 202 |
| 2.4.1.2. Ressemblance globale entre les deux peuplements : espèce par espèce | 209 |
| 2.4.2. Classification hiérarchique des échantillons des deux milieux | 211 |
| 2.4.2.1. Classification sur les deux ensembles traités globalement | 211 |
| 2.4.2.2. Classification sur chaque ensemble pris séparément | 216 |
| 2.4.3. Analyse Factorielle des Correspondances | 216 |
| a) Analyse Factorielle du tableau complet des données ... | 216 |
| b) Analyse Factorielle des échantillons du Milieu Naturel | 220 |

| | |
|--|--------------------|
| c) Analyse Factorielle des Modules Expérimentaux | 222 |
| d) Conclusion des Analyses Factorielles | 227 |
| 2.5. Evolution temporelle de la structure des peuplements par les Diagrammes Rangs-fréquences | 228 |
| a) DRF dans le milieu naturel | 228 |
| b) Evolution des DRF dans le milieu expérimental | 231 |
| c) Conclusion | 235 |
| 3. Discussion | 236 |
| 3.1. Récapitulation : principaux évènements observés et leur interprétation | 236 |
| 3.2. Conclusions de l'expérience en Méditerranée : insuffisances de la méthode ; améliorations pour l'expérimentation en Mer du Nord | 239 |
| <u>QUATRIEME PARTIE : RESULTATS DE L'EXPERIMENTATION EN MER DU NORD</u> (AVRIL 1985 A JUILLET 1986) | 241 |
| 1. Le Milieu : Evolution des paramètres physico-chimiques (métaux exclus) | 241 |
| 1.1. La masse d'eau environnant les modules | 241 |
| 1.2. Les sédiments | 244 |
| 1.2.1. Granulométrie | 244 |
| 1.2.2. Eh, pH et matière organique | 247 |
| a) Sédiments du milieu d'accueil (MNIP) et de la station extérieure (MNEP) | 247 |
| b) Sédiments du milieu expérimental | 247 |
| 2. Polluants métalliques dans les sédiments et les organismes . | 250 |
| 2.1. Généralités | 250 |
| 2.2. Teneurs dans le sédiment du milieu naturel | 253 |
| 2.3. Teneurs dans le sédiment des modules expérimentaux | 258 |
| 2.4. Concentrations de métaux lourds dans les organismes | 271 |
| 3. Grands traits des peuplements du milieu naturel et des modules | 278 |
| 3.1. Généralités | 278 |

| | |
|---|-----|
| 3.1.1. Variations d'abondance des grands groupes zoologiques | 282 |
| 3.2. Espèces dominantes et caractéristiques des deux milieux | 282 |
| 3.2.1. Liste des espèces dominantes et caractéristiques ... | 282 |
| a) Milieu d'accueil (Avant-Port) | 282 |
| b) Milieu Expérimental | 292 |
| 3.2.2. Variations d'abondance des principales espèces | 298 |
| 3.2.3. Données complémentaires sur la biologie des principales espèces opportunistes rencontrées au cours de notre expérience | 314 |
| . Annelides Polychètes | 314 |
| . Crustacés | 317 |
| . Mollusques | 317 |
| 3.3. Evolution des paramètres faunistiques | 318 |
| . Généralités | 318 |
| 3.3.1. Evolution des paramètres faunistiques dans les deux milieux | 319 |
| 3.3.1.1. Communauté naturelle d'accueil (MNIP) | 319 |
| 3.3.1.2. Communauté de référence situées à l'extérieur de l'avant-port (MNEP) | 324 |
| 3.3.1.3. Evolution des paramètres faunistiques dans les 5 séries expérimentales | 324 |
| 4. Succession écologique dans le Milieu Expérimental. Analyse détaillée des séquences de recolonisation benthique observées | 335 |
| 4.1. Généralités | 335 |
| 1. Phase de latence | 337 |
| 2. Communauté pionnière | 337 |
| 3. Communauté intermédiaire | 339 |
| 4. Communauté finale | 339 |
| 4.2. Différences saisonnières | 340 |
| 4.3. Description détaillée par série expérimentale | 340 |
| 4.4. Interprétation des variations saisonnières de la séquence de recolonisation | 347 |
| 5. Renseignements complémentaires sur la structure trophique et le rôle des jeunes stades benthiques | 350 |
| 5.1. Régimes alimentaires et groupes trophiques prédominants | 350 |

| | |
|--|-----|
| 5.2. Rôle des jeunes stades dans la recolonisation | 356 |
| 6. Analyses Multivariés | 363 |
| 6.1. Analyses Factorielles des Correspondances (AFC) | 363 |
| 6.1.1. Milieu naturel | 364 |
| 6.1.1.1. Analyse Factorielle du tableau des espèces structurantes du MNIP (95 espèces x 34 échantillons) | 368 |
| 6.1.1.2. Comparaisons avec le MNEP | 372 |
| 6.1.2. Milieu expérimental | 375 |
| . Recrutements principaux β , γ , δ | 380 |
| . Evolution des 5 scénarios de recolonisation | 384 |
| 6.1.3. Comparaison entre le Milieu Naturel et le Milieu Expérimental | 387 |
| 6.1.3.1. Positionnement des séries dans la structure du milieu naturel | 387 |
| 6.1.3.2. Analyses conjointes de chaque série expérimentale avec le milieu naturel aux mêmes dates | 395 |
| . Conclusions sur les 5 paires d'analyses conjointes ... | 423 |
| 1°) Séries expérimentales en actif, milieu naturel en supplémentaire | 423 |
| 2°) Milieu naturel en actif, séries expérimentales en supplémentaire | 427 |
| 3°) Comparaison des deux types d'analyses | 427 |
| 6.2. Diagrammes Rangs-fréquences (DRF) | 431 |
| Généralités | 431 |
| 6.2.1. Milieu naturel | 436 |
| 6.3.2. Milieu expérimental | 443 |
| Conclusion | 453 |
| 6.3. Analyses en Composantes Principales (ACP) : cinétique des métaux lourds dans les sédiments | 455 |
| 6.3.1. Milieu naturel | 461 |
| 6.3.2. Séries expérimentales | 462 |
| Conclusion | 464 |
| 7. Conclusion et récapitulation des principaux évènements observés lors du processus de recolonisation | 467 |

| | |
|--|------------|
| <u>CONCLUSION</u> : COMPARAISON DE L'EXPERIENCE EN | |
| MEDITERRANEE ET EN MER DU NORD | 471 |
| REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES | 486 |
| <u>ANNEXES</u> | |
| ANNEXE I : Expérimentations <i>in situ</i> de recolonisation en | |
| substrat meuble | 528 |
| ANNEXE II : Tableaux des données et résultats mathématiques des | |
| AFC et table des abréviations valable également | |
| pour les DRF (Méditerranée) | 535 |
| ANNEXE III : Liste des espèces par ordre alphabétique, groupes | |
| systématiques et significations écologiques | |
| (Méditerranée) | 550 |

ETUDE EXPERIMENTALE *IN SITU* DE LA SUCCESSION ECOLOGIQUE

LORS DE LA RECOLONISATION D'UN SEDIMENT DEFAUNE PAR

POLLUTION EN MEDITERRANEE ET EN MER DU NORD

INTRODUCTION

Les contraintes imposées au milieu marin par l'homme perturbent plus ou moins gravement la structure et le fonctionnement des écosystèmes, notamment côtiers. Un indicateur commode du degré de perturbation est la composition des communautés vivantes, dont la composition varie de façon reconnaissable en fonction de l'intensité et de la durée de l'agression. Cet indicateur a déjà été largement utilisé dans la description des effets de pollutions variées affectant notre littoral, spécialement dans le domaine benthique. En effet le benthos européen est assez bien connu et ses modifications sont aisément mises en évidence. D'autre part, étant sessile ou du moins sédentaire, il caractérise un endroit précis mieux que ne le font les autres compartiments de l'écosystème (plancton, pelagos, etc.). De plus, il intègre sur une durée pouvant être longue, une pollution "moyenne" pouvant affecter de façon non permanente (périodique, sporadique...) la zone considérée. Un dernier trait en faveur du choix du benthos comme indicateur écologique est son contact direct avec le substrat et, dans le cas d'un sédiment, avec les particules fines qui souvent accumulent les polluants transitant dans la masse d'eau, donc non seulement intègrent mais intensifient la pollution du milieu au contact direct des organismes - rendant ses effets visibles.

L'étude de la pollution a été désigné sous le terme de molysmologie ou sciences des polluants par Fontaine (1976) qui résume ainsi la méthodologie à suivre pour l'étude d'un écosystème marin perturbé : "Quand on se trouve en présence de l'altération d'une biocoenose, il faut établir la constitution qualitative et quantitative de cette biocoenose, voir si elle ne porte pas en elle-même un déséquilibre qui impose sa dégradation et chercher dans les données du passé et du présent comment a pu s'établir ce déséquilibre. Dans les données du passé par les renseignements que nous pouvons recueillir sur les étapes successives de cette biocoenose, dans les données du présent par les conditions du milieu qui existent et qui ont pu entraîner cette altération".

Evidemment tout cela doit être vérifié par des manipulations expérimentales.

Les effets de la pollution sur le benthos peuvent être analysés à plusieurs niveaux :

- celui de l'individu, qui va répondre à une pollution par des altérations physiologiques et biologiques ;

- celui de la population monospécifique, dont les caractères dynamiques (reproduction, croissance....) seront affectés ;

- celui enfin du peuplement plurispécifique, puisque les variations enregistrées par les différentes espèces en présence se traduisent par des modifications de leurs rapports mutuels de compétition, d'où des modifications souvent caractéristiques de la composition qualitative et/ou quantitative des communautés.

La plus grande partie des travaux parus sur le domaine marine concernent les effets de la pollution sur les peuplements. En effet les variations de la communauté sont plus rapidement accessibles, par le moyen d'inventaires qualitatifs et quantitatifs, que les altérations au niveau de l'organisme individuel (qui exigent des suivis de population détaillés et longs). La communauté va donc refléter rapidement, parfois "à chaud", l'état de santé de l'écosystème.

La plupart des études en ce domaine se rapportent aux modifications caractéristiques d'une communauté suite à une agression subie par l'environnement. Des travaux moins nombreux (dont nous ferons l'inventaire) étudient le processus inverse, à savoir la restitution de la communauté d'origine (ou d'une communauté différente !) lorsque l'agression a cessé. Notre travail se rapporte à cette dernière problématique.

Dernière modalité de l'analyse des effets d'une pollution sur les communautés : l'observation ou la méthode expérimentale. La plupart des travaux consistent en des suivis *in situ* de la communauté pendant que varient les conditions de milieu. D'autres travaux constatent des modifications biologiques dans des milieux contrôlés en laboratoire (cette méthode est, à vrai dire, rarement employée tant la communauté naturelle est difficile à reconstituer au laboratoire). Une troisième méthode est mixte : elle consiste à immerger des échantillons de substrats dans des conditions de milieu variables, et à constater l'évolution des caractères biologiques de ces "éprouvettes". Ce sera notre méthode : nous prélevons des échantillons de sédiment défauné (soit artificiellement, soit *in situ* par des conditions de pollution extrême) et, en les transplantant dans un milieu voisin mais moins perturbé, nous analysons le repeuplement progressif de ces échantillons.

Les communautés benthiques étudiées dans le présent travail sont des communautés de sable vaseux riches en matières organiques. L'expérience a été menée successivement en deux sites :

- l'un en Méditerranée : communauté "SVMC" (PERES et PICARD, 1965) ; sable vaseux en mode calme, complètement défauné par la pollution et l'anoxie dans l'étang de Berre, et transplantés dans la baie du Lazaret (Toulon) où prédomine la même communauté, mais dans des conditions de pollution beaucoup plus faible.

- l'autre en mer du Nord : communauté à *Abra alba* (PETERSEN, 1918) ; sable vaseux totalement défauné prélevé au fond de l'avant-port de Dunkerque, et replacé 5 km plus loin vers l'extérieur, près de la sortie de cet avant-port.

La première partie de ce mémoire sera une synthèse bibliographique des résultats obtenus à ce jour sur les effets des perturbations du milieu sur les communautés macrobenthiques. Cette synthèse définira le cadre dans lequel notre série d'expériences a été pensée et réalisée.

Dans une seconde partie nous justifierons et préciserons les différents points de notre méthodologie expérimentale, et décrirons les deux sites choisis, les divers paramètres étudiés et la méthode de traitement des données.

La troisième partie traitera de l'expérience menée en Méditerranée en 1981-1983 ; la quatrième, de l'expérience menée en Mer du Nord en 1984-1986.

La dernière partie conclura par une comparaison entre les deux expériences et entre les deux sites, et par des considérations générales sur les processus de recolonisation de sédiments en région tempérée.

PREMIERE PARTIE :

ETAT ACTUEL DES CONNAISSANCES SUR
LES EFFETS DES PERTURBATIONS ET LA
RECOLONISATION APRES ARRET DE LA
PERTURBATION, EN MILIEU MARIN
(SYNTHESE BIBLIOGRAPHIQUE)

PREMIERE PARTIE

ETAT ACTUEL DES CONNAISSANCES SUR LES EFFETS DES PERTURBATIONS ET LA RECOLONISATION APRES ARRET DE LA PERTURBATION, EN MILIEU MARIN (SYNTHESE BIBLIOGRAPHIQUE)

1. INTRODUCTION

Les océans couvrent 70% de la surface terrestre et représentent 97% de l'eau libre sur la planète, l'eau douce en représentant 0,03% (BISHOP, 1983). Ils jouent donc un rôle prédominant dans les cycles hydrologiques mais aussi dans la vie sur terre, et l'étude de leurs perturbations naturelles ou anthropiques sont depuis une quarantaine d'années l'objet de recherches approfondies. Il n'est pas inutile de tenter une synthèse avant d'aborder l'exposé de l'étude expérimentale faisant l'objet de cette thèse.

Nous allons envisager successivement, dans la revue bibliographique ci-après, les problèmes se rattachant à :

- la notion de perturbation. Il existe différentes causes de perturbation des écosystèmes marins et différentes réponses des peuplements vivants à ces agressions. Nous les envisagerons ainsi que les techniques et mesures pour les mettre en évidence, y compris l'analyse faunistique,

- la notion d'espèces indicatrices de pollution et plus généralement de perturbation de l'écosystème. Ces espèces varient ou non, selon les cas, avec la cause de perturbation. Aujourd'hui cette notion paraît utile mais insuffisante : on la complète par une analyse de la composition quantitative (proportions d'espèces, caractérisées par le moyen d'analyses multivariées) des communautés altérées.

- la notion de recolonisation d'un milieu après cessation ou diminution de l'intensité de la perturbation. Les phases de la recolonisation correspondent à la réoccupation des niches vacantes. La communauté peut se reconstituer suivant une succession écologique qui n'est pas une simple inversion du sens de l'évolution ayant suivi la perturbation ; elle régénère, selon les cas, soit la communauté d'origine, soit une communauté différente.

2. PERTURBATIONS

2.1. Définition d'une "perturbation"

On appelle ainsi toute modification de l'environnement marin liée aux activités humaines (anthropisation) ou aux phénomènes naturels pouvant entraîner un déséquilibre de la communauté préexistante, se traduisant par un changement dans la structure ou sa composition.

Une perturbation peut être initiée par n'importe quel événement, aléatoire ou non, déclenchant le changement de composition d'un peuplement, soit par une mortalité (indépendante de la densité) de certaines espèces, soit par un changement des ressources de la communauté (RHOADS et al., 1978 ; PAINE et LEVIN, 1981). Le terme "perturbation" est assez général pour inclure toute modification de l'état physico-chimique du milieu, les changements dans l'apport des nutrilites, l'apparition de nouveaux consommateurs ou compétiteurs etc. Dans tous les cas il y a modification des paramètres abiotiques du milieu. Par exemple, dans les fonds meubles, le sédiment sera altéré chimiquement (pourcentage de matières organiques, Eh, pH, teneur en polluants etc) et physiquement (granulométrie, etc.). Souvent le milieu est plus homogène qu'avant la perturbation, ce qui diminue le nombre de niches écologiques disponibles et réduit donc la diversité spécifique.

Les perturbations, de quelle que nature qu'elles soient, peuvent aboutir à une défaunation complète (par exemple en cas d'anoxie). Les zones défaunées vont être recolonisées après la fin de la perturbation, par des espèces qui ont développé des caractéristiques particulières leur permettant de s'installer lors des premières étapes (espèces dites opportunistes ou pionnières). Les détails d'installation peuvent être très variables d'une espèce à l'autre. En outre, l'époque de l'année où la perturbation a lieu est déterminante dans la succession d'espèces et le développement de la communauté finale. Il s'ensuit une grande variabilité du processus global de recolonisation, la littérature faisant état de scénarios très divers.

2.2. Facteurs qui régissent les communautés

Comme le rappelle PERES (1971), la dynamique des communautés est le résultat des actions cumulatives antagonistes ou interférentes de deux

catégories des facteurs :

2.2.1. Facteurs extrinsèques à la communauté, liés aux conditions ambiantes et dont l'action sur les espèces constitutives de la communauté peut être différente suivant les étapes du cycle biologique de celles-ci.

2.2.2. Facteurs intrinsèques à la communauté (analysés par l'AFC), les uns d'ordre autoécologique, les autres d'ordre synécologique.

Le présent travail nous permet d'apporter des éléments de réflexion sur la dynamique de recolonisation après perturbation des peuplements benthiques dans une mer microtidale : la Méditerranée (Toulon) et une mer macrotidale : la Mer du Nord (Dunkerque)

2.3. Types de perturbations

Les causes de perturbations sont extrêmement variées.

Parmi les perturbations naturelles, citons :

- l'apparition de conditions climatiques sévères ;
- des tempêtes de force exceptionnelle ;
- la sédimentation ou, au contraire, l'érosion ;
- les inondations dans les zones d'estuaires ;
- les dessalures dues aux crues ;
- les "marées rouges" ;
- la bioturbation et l'action des prédateurs ; etc.

Les perturbations artificielles.

BISHOP (1983) les classe en huit catégories selon qu'elles sont causées par :

- les composés organiques ;
- les composés inorganiques solubles ;
- les solides en suspension ;
- les nutrilités ;
- les hydrocarbures halogénés ;
- le pétrole ;
- les substances radioactives ;
- les déchets thermiques.

2.4. Impacts divers des perturbations dans les communautés marines benthiques

Ces impacts et les successions écologiques qui les suivent, ont été amplement étudiées dans de nombreuses circonstances, citons : LEPPAKOSKI, 1969, 1975 ; GRASSLE et GRASSLE, 1974, GUERIN et MASSE, 1976 ; Mc CALL, 1977 ; RICHTER et SARNTHEIN, 1977 ; SIMON et DAUER, 1977 ; ARNTZ et RUMOHR, 1978 ; PEARSON et ROSENBERG, 1978 ; RHOADS et al., 1978 ; SANDERS et al., 1980 ; SANTOS et SIMON, 1980a, b ; WOODIN, 1981 ; ZAJAC et WHITLATCH, 1982 a, b ; DIAZ-CASTANEDA, 1984, 1987, 1988.

Les perturbations qui viennent d'être citées modifient les communautés à des degrés divers allant d'une altération légère de la composition faunistique à la modification complète de la biocoenose originale, ou même à l'élimination complète des organismes à l'exception des bactéries anaérobies.

Elles ont un impact différent selon l'étendue de la zone perturbée, la profondeur où elles s'exercent, et le type de perturbation.

A) Influence de l'étendue et de l'intensité de la perturbation

L'impact est soit très localisé mais fréquent, soit étendu sur une grande surface du milieu. Les effets seront différents dans les deux cas.

Dans le premier cas, le fond marin et son peuplement prennent l'aspect d'une mosaïque car les différents points se trouvent dans des états différents de régénération après perturbation (THIESTLE, 1981). Par exemple (VAN BLARICOM, 1982), la raie *Myliobatis californica* perturbe continuellement les fonds en creusant des fosses dans les sédiments ; on observe alors une altération de la faune des endroits remués, suivie par une séquence d'espèces recolonisant ces fosses. L'auteur calcule qu'en moyenne 23% du fond marin est en phase de rétablissement après les perturbations effectuées par les raies, d'où une "patchiness".

Les perturbations locales altèrent les relations de compétition inter et intraspécifiques à petite échelle, et empêchent l'exclusion compétitive à grande échelle. Elles aident donc à maintenir à l'échelle de la communauté les assemblages multispécifiques.

Un tout autre type d'altération est en rapport avec des perturbations importantes et étendues telles qu'une pollution

accidentelle par des hydrocarbures ou des pesticides, une tempête de force exceptionnelle, une marée rouge, etc. Les conséquences écologiques sont importantes et peuvent affecter une ou plusieurs biocoenoses. Elles ne provoquent pas le remplacement d'une biocoenose équilibrée par une autre, comme dans le cas précédent, mais se manifestent soit par la destruction d'une partie de la faune au profit de la prolifération des espèces résistantes ou adaptées, soit par la disparition complète de la macrofaune si la pollution devient trop intense.

De plus, ces perturbations étendues dans l'espace peuvent l'être aussi dans le temps. Par exemple, les hydrocarbures sont pour la plupart remarquablement stables, n'étant attaqués que lentement par un petit nombre de microorganismes ; ils ont donc une longue durée d'existence dans le milieu, ce qui rend leurs effets plus pernicioeux.

A plus grande échelle de perturbation, par exemple en cas de forte accumulation de matières organiques (dont l'oxydation provoque une anoxie), la communauté, mis à part les peuplements bactériens, est réduite à quelques Annélides opportunistes, particulièrement des Polychètes appartenant aux genres *Capitella*, *Heteromastus*, *Polydora* et plusieurs genres d'Oligochètes : *Clitellio* etc., capables d'habiter des sédiments pratiquement anoxiques.

B) Influence de la profondeur

L'appréciation de l'impact des diverses perturbations sur un écosystème côtier, donc peu profond, a fait l'objet d'un grand nombre de publications concernant les domaines pélagiques et benthique : KOCH, 1960 ; BELLAN, 1967 ; ROMANO, 1973 ; BENON et al., 1977 ; BELLAN-SANTINI et DESROSIERS, 1977a, b ; ARFI, 1978 ; PEARSON et ROSENBERG, 1978 ; PICARD, 1979 ; BELLAN et al., 1980 ; STORA, 1982 ; HILY, 1983 ; DIAZ-CASTANEDA, 1988.

La zone néritique proche (au plus quelques dizaines de mètres de profondeur) et la bande littorale reçoivent l'immense majorité des effluents urbains et industriels, qui altèrent à plus ou moins long terme les peuplements vivants. Les lagunes côtières et les estuaires sont des zones particulièrement affectées par les perturbations anthropiques liées à l'augmentation de la démographie et de l'industrialisation des zones côtières et des bords des fleuves.

En outre, pour des raisons océanographiques et sédimentologiques qui ne peuvent être explicitées ici, de nombreux polluants, en particulier des métaux lourds, sont préférentiellement fixés et stockés dans la zone maritime proche de la côte, principalement au niveau des particules fines (FORSTNER et WITTMANN, 1979 ; RAINBOW, 1985 ; WALDICHUK, 1985 ; DESSAINT, 1987).

En mer ouverte au delà du plateau continental, les perturbations anthropiques ont un impact plus faible. Cependant dans certains cas (plateformes pétrolières, sites riches en nodules métalliques etc.), des zones limitées peuvent être fortement perturbées. Leur éloignement des zones à forte densité humaine les protège surtout d'une pollution à dominante organique et industrielle (LACAZE, 1980 ; BELLAN, 1985).

Les nutrilités peuvent être bénéfiques en mer ouverte car ils favorisent le développement phytoplanctonique dans des eaux océaniques généralement déficientes en nitrates et phosphates. Au contraire dans les zones côtières, dans les cas où les échanges d'eau sont restreints, ces nutrilités peuvent être à l'origine de surdéveloppements phytoplanctoniques conduisant à l'eutrophisation (BISHOP, 1983 ; VALIELA, 1984).

C) Influence des différents types de perturbation

2.4.1. PERTURBATIONS ANTHROPIQUES

a) Enrichissement en matières organiques

LEPPAKOSKI (1975) et PEARSON et ROSENBERG (1978) ont présenté une revue exhaustive à l'échelle mondiale, des travaux concernant ce type de pollutions.

Aux Etats-Unis (Los Angeles-Long Beach Harbors), REISH (1959) et CRIPPEN et REISH (1969) étudient la faune benthique et les paramètres physico-chimiques du milieu. Ils constatent que dans la zone intérieure du port, la plus polluée, la température de l'eau, la turbidité et la teneur en phosphates sont plus élevés. Entre 0,3 et 1,0 mg/l d'oxygène, la diversité diminue de façon importante et *Capitella capitata* devient l'espèce dominante dans la plupart de stations analysées ; au-dessus de 0,3 mg/l, on ne trouve plus aucun polychète.

FOYN (1965) analyse l'impact des déchets organiques d'origine domestique et industrielle. Ces composés organiques peuvent fonctionner comme un engrais et favoriser le développement de certaines algues (phytoplancton), déclenchant un processus d'eutrophisation.

En effet, les déchets organiques rejetés avec mesure peuvent avoir un effet bénéfique à court terme, car ils constituent un apport supplémentaire de nutrilités dans l'écosystème (PENDELLOW, 1961). Cependant les perturbations chroniques vont avoir pour conséquence une réduction de la concentration en oxygène et une eutrophisation qui réduisent les effectifs et la diversité des peuplements benthiques (REISH et BARNARD, 1960 ; PEARSON et ROSENBERG, 1978 ; OFICER et al., 1982).

ANGER (1975, 1978) étudie dans la baie de Kiel les invertébrés benthiques pouvant servir d'indicateurs de l'abondance des matières organiques. Il définit trois groupes d'espèces, appelées espèces favorisées de premier et de second ordre, et espèces régressives.

ROMANO (1979) et BOURCIER (1982) étudient l'évolution des biocénoses benthiques de substrat meuble soumises à l'action d'un émissaire urbain. Leur résultats confirment la dégradation des fonds infralittoraux et circalittoraux et l'apparition d'espèces indicatrices de matière organique, qui sont très souvent les mêmes que celles de pollution générale.

PEARSON et STANLEY (1979) analysent les processus chimiques et biologiques liés à la dégradation de matière organique dans le sédiment marin. Leur étude est basée sur le suivi du potentiel d'oxydo-réduction (Eh) dans les substrats meubles d'une zone côtière recevant les déchets d'une papeterie. Ils constatent qu'une augmentation en matière organique (M.O.) dans les sédiments a comme résultat une diminution du Eh, parallèlement à une augmentation des solides en suspension. L'ensemble provoque une diminution de la biomasse. Par la suite la richesse spécifique décline. La proportion d'Annélides polychètes augmente, à mesure que le Eh devient négatif (jusqu'à - 150 mV).

PERES (1980) présente une étude intégrée de l'impact des effluents urbains sur les écosystèmes côtiers marins, étude centrée sur l'aire d'influence de l'émissaire principal d'eaux usées de l'agglomération marseillaise (émissaire de Cortiou). Il constate la formation des "lentilles" d'eaux à faible salinité, qui stimulent la multiplication de nombreuses espèces du phytoplancton. D'autre part, la sédimentation du

matériel en suspension conduit à des teneurs élevées des sédiments en polluants divers, qui par synergie avec d'autres paramètres (élévation de la température, abaissement du taux d'oxygène dissous, etc.) provoquent les cas de mortalité massives estivales dans la zone polluée des substrats meubles.

BELLAN et al. (1980) mettent en évidence quatre modalités liées à la localisation :

- au voisinage immédiat d'une forte source de pollution, la grande abondance et la permanence des apports polluants sont telles que les actions hydrodynamiques locales ne peuvent disperser la totalité des apports. La matière organique est soit stockée dans le sédiment, soit dissoute dans l'eau d'imbibition

- dans une seconde modalité, les apports en M.O. sont entraînés par l'hydrodynamisme local ; les peuplements les plus pollués correspondent alors à des "fonds de décantation", situés plus ou moins loin de la source de pollution

- dans la troisième modalité, les apports organiques provenant de sources faibles, mais multiples, peuvent voir leur dispersion entravée par l'existence d'obstacles artificiels tels que moles et digues de protection des ensembles portuaires. Les peuplements les plus pollués se disposent alors en "mosaïques" selon que des obstacles font écran ou non à la circulation des eaux.

- la quatrième modalité apparaît comme un mélange de la première et la seconde.

HILY (1983) examine les modifications des peuplements soumis aux effluents urbains et industriels dans la zone portuaire de Brest. Il constate des changements dans la structure d'un peuplement à *Melinna palmata*, concernant l'abondance totale, le nombre d'espèces, la biomasse et la structure trophique. Les bassins du port sont très pollués, dominés par des espèces caractéristiques de pollution : *Capitella capitata*, *Scoletepis fuliginosa*.

b) Hydrocarbures

Ce type de pollution a suscité de nombreux travaux sur ce type de perturbation. On estime, en effet, qu'environ 6.10^6 tonnes d'hydrocarbures pétroliers sont annuellement déversés dans le milieu océanique du fait de l'activité humaine. En fait, ces hydrocarbures

anthropogéniques ne constituent qu'une partie des hydrocarbures présents dans la mer : il s'ajoutent les hydrocarbures "biogéniques" produits par les organismes marins, ainsi que ceux provenant de suintements à partir de fissures du plateau continental (SALIOT, 1980 ; LACAZE, 1980 ; AWAD, 1979).

LEPPAKOSKI (1978) étudie la restauration de la macrofaune après une pollution chronique, au voisinage d'une raffinerie de pétrole, en Finlande. L'analyse a lieu avant et après l'installation d'une nouvelle usine de traitement des eaux usées qui diminua d'environ 90% le volume des effluents de pétrole. Le nombre et la diversité des espèces augmentèrent pendant les deux années qui suivirent l'élimination de la pollution, pour ensuite rediminuer. Cette seconde dégradation ressemble à celle produite par l'abondance de matières organiques à proximité des villes voisines. Les organismes dominants de la communauté sont *Macoma balthica*, *Nereis diversicolor* et quelques oligochètes.

Des études effectuées après un déversement accidentel dans la baie de Buzzard, sur la côte Est des U.S.A., indiquent que les hydrocarbures pétroliers présentent une rémanence considérable dans les sédiments marins (BLUMER et SASS, 1972a). Les eaux côtières non polluées et les sédiments prélevés au large des côtes de ce site contiennent 1 à 4 ppm en poids sec d'hydrocarbures, alors qu'on a jusqu'à 12% dans les sédiments très pollués.

D'autres travaux concernant le phytoplancton effectués en France dès 1970 (LACAZE, 1976, 1978) fournissent des indications détaillées sur la cinétique des effets des pétroles bruts. Après une phase d'inhibition de la production primaire (d'environ 30% le lendemain du déversement) qui suit la pollution, on constate une stimulation passagère une semaine après la perturbation ; finalement l'inhibition de la production primaire est très importante (photosynthèse presque nulle).

Quelques planctontes et larves planctoniques d'invertébrés benthiques sont très sensibles à la pollution pétrolière. Des études sur les effets de produits pétroliers indiquent que le sperme émis dans l'eau est beaucoup plus sensible que les stades larvaires ultérieurs (RENZONI, 1973). Durant la période de fixation, les larves dérivent à proximité du fond, cherchant un substrat adéquat, toute pollution, même minime, empêche la fixation (LACAZE, 1980).

CABIOCH et al. (1980) et ELKAIM (1981) ont étudié les effets de la marée noire de l'Amoco Cadiz, sur le benthos sublittoral au nord de la Bretagne. Une des particularités de cette perturbation a été la pénétration en profondeur d'importantes quantités de mazout dans les sédiments sous-marins. Les peuplements benthiques sublittoraux ont été atteints. L'impact de la perturbation induite par les hydrocarbures dépend d'une part de la qualité, des modifications physico-chimiques et des déplacements du mazout, d'autre part de la composition même des peuplements, liée à la nature des fonds marins.

La pollution a eu un impact sélectif au niveau des espèces et des groupes zoologiques ou écologiques. Certaines espèces ont subi des destructions massives, d'autres ont réduit leurs effectifs ; les crustacés, surtout les amphipodes, sont les plus affectés - constatation qui rejoint des observations analogues effectuées lors de la marée noire de West Falmouth où des espèces du genre *Ampelisca* ont été sévèrement atteintes (SANDERS et al., 1972).

La pollution de l'Amoco Cadiz perturbe sélectivement les communautés benthiques, comme le montrent les modifications des taxocénoses de mollusques : la communauté à *Abra alba* et *Corbula gibba* subit l'impact principal ; le peuplement des fonds hétérogènes, plus ou moins pélagique est également atteint.

KALKE et al., (1982) étudient les effets d'une pollution par hydrocarbures dans le Golfe du Texas. Ils constatent des modifications de densité et composition spécifique de la communauté benthique. Les mesures du Eh des sédiments montrent qu'il y a eu pratiquement une réduction de moitié de l'épaisseur de la couche oxygénée, ce qui affecte la production benthique et peut altérer le processus de recyclage de nutrilites.

GLEMAREC (1986) évalue l'impact écologique de la marée noire de l'Amoco Cadiz sur la communauté benthique, en utilisant des indicateurs biologiques. Il classe les espèces en différents groupes écologiques selon leur sensibilité aux hydrocarbures et à l'excès en matière organique. L'auteur analyse l'évolution de la richesse spécifique, l'abondance et la biomasse ; il constate après 6 ans l'établissement d'un nouvel équilibre qualitative et quantitative de la macrofaune.

MAIR et al. (1987) étudient la restauration du macrobenthos environnant une plateforme pétrolière ("Murchison"), située dans la Mer du Nord, par 150 m de profondeur, après arrêt d'exploitation (1980 à

1984). Ils effectuent des dosages d'hydrocarbures, métaux lourds et matière organique afin de caractériser l'état physico-chimique des sédiments. Leurs résultats montrent trois zones bien distinctes, de 100 à 2000 m de la plateforme :

1) Près de la plateforme, une zone très appauvrie, présentant une faune benthique très modifiée. Les polychètes opportunistes dominants sont *Ophryotrocha puerilis* et *Capitella* sp.

2) Suit une zone de transition en ce qui concerne la diversité benthique et la structure de la communauté. Les espèces qui la caractérisent sont *Exogone verrugera* et *Chaetozone setosa*.

3) Enfin on trouve une zone "normale" où on n'observe aucun effet ; parmi les espèces très sensibles à la pollution et qui apparaissent seulement dans cette zone on a : *Glyphanostomum macroglossum* et *Protodervillea kerfersteini*.

Il semble que les plateformes ayant été exploitées pendant des périodes plus longues ont tendance à présenter des zones de transition plus larges (MATHESON et al., 1986).

Les auteurs constatent après 16 mois d'arrêt d'exploitation, la restauration partielle de la communauté typique de la région ("deep Venus community", KINGSTON et RACHOR, 1982). Il semble que la récupération des zones proches à la plateforme (100-250 m) soit en relation avec une diminution globale d'hydrocarbures ; néanmoins les modifications du benthos sont certainement affectées par un ensemble de facteurs qui comprennent perturbations physiques, un enrichissement en matière organique et des effets toxiques.

Certaines approches expérimentales ont eu lieu. CORNER (1975) et WHITTLE et MACKIE (1976) présentent une synthèse intéressante des diverses expériences effectuées dans le but d'évaluer les perturbations exercées par les hydrocarbures sur le zooplancton et les poissons marins.

BISHOP (1983) enfin présente une revue très complète concernant les effets du pétrole sur les divers compartiments de l'écosystème marin : communautés bactériennes, plancton, benthos, pelagos, oiseaux et mammifères.

c) Métaux lourds

c.1. Effets biologiques à l'échelle des individus

L'influence de la charge métallique du milieu sur les organismes est double : le déficit de métaux perturbe le métabolisme des organismes vivants tandis que leur excès a des effets toxiques.

Les propriétés physico-chimiques des métaux lourds varient selon leur position dans la classification périodique. Dans certains groupes, tels que I B et II B, la toxicité du métal augmente avec son électropositivité ($\text{Hg} > \text{Cd} > \text{Zn} > \text{Au} > \text{Ag} > \text{Cu}$) car elle est due à une affinité importante pour les groupements aminés et sulphydriles, qui sont des sites actifs de nombreux enzymes (RAINBOW, 1985). Le plomb et le cadmium sont deux toxiques cumulatifs reconnus, ce dernier étant étroitement associé au zinc.

Mais certains métaux (Na, K, Mg) jouent un rôle important dans les fonctions métaboliques des organismes, d'autres participent aux réactions biochimiques cellulaires : le transport d'oxygène, par exemple, est effectué par des métalloprotéines contenant du Fe et du Cu (hémoglobine, hémocyanine). Certains métaux entrent dans la constitution des enzymes.

Le cuivre participe aux transferts d'électrons dans la photosynthèse, à la formation des phospholipides, au métabolisme de la purine et au développement du système nerveux.

Le manganèse participe à l'élaboration de mucopolysaccharides du cartilage, à l'activation de plusieurs enzymes et il joue un rôle dans la formation de la mélanine.

Le vanadium agit comme catalyseur dans plusieurs systèmes biologiques (ribonucleases, ATP ases).

Le zinc joue un rôle important dans la synthèse des protéines, participe à l'élaboration des acides nucléiques et à la division cellulaire ; en plus d'être un élément essentiel de plusieurs enzymes.

Les ions cadmium sont bien connus pour leur grande affinité pour les fonctions thiols qui jouent un rôle important dans le métabolisme mitochondrial. Ils se lient fortement aux mitochondries et affectent donc la chaîne respiratoire (JACOBS et al., 1956. *in* : PINTA et GHIDALIA, 1978).

BROWN (1983) analyse la capacité des divers invertébrés benthiques à accumuler des métaux lourds. Les principaux sites de stockage et détoxification étant chez les crustacés et les mollusques, les organes

digestifs et excréteurs (hépatopancreas, glande digestive, intestin, rein, tubes de Malpighi).

Des recherches effectuées sur les Crustacés Décapodes (*Macropipus puber*, *Cancer pagurus*, *Carcinus maenas*) ont permis de préciser les répercussions qu'entraîne, au niveau de l'hémolymphe, un enrichissement du milieu en certains métaux lourds : cuivre, zinc et plomb. PINTA et GHIDALIA (1978) ont étudié le comportement d'une protéine transporteuse de métaux lorsque, par suite de la pollution du milieu environnant, des métaux autres que celui qu'elle véhicule de préférence se trouvent être relativement plus abondants que celui-ci. Ils ont constaté que des Crustacés vivant dans un milieu ainsi pollué ne tardent pas à manifester des troubles physiologiques. On observe une légère fixation du plomb et zinc, mais c'est le cuivre qui est préférentiellement fixé, ce dernier participant à la constitution du pigment respiratoire, l'hémocyanine (on le trouve également dans plusieurs enzymes). La teneur du milieu environnant en métaux lourds peut se traduire par une saturation des sites de fixation des protéines transporteuses par des métaux "parasites" : zinc et plomb, faisant que le cuivre est acheminé plus lentement vers ses lieux d'utilisation.

c.2. Effets écologiques dans les sédiments

Les métaux incorporés aux sédiments marins affectent d'une manière importante les communautés benthiques. Une fois piégés dans le sédiment, ils peuvent être remobilisés par voie biologique ou par des phénomènes physico-chimiques (WARREN, 1981).

Généralement la fraction pélagique et la plus riche en métaux et matière organique (CALVERT, 1976) : les peuplements caractéristiques des fonds vaseux et sablo-vaseux seront donc les plus touchés (WALDICHUK, 1985).

AMIARD et al. (1982, 1984) analysent la distribution de quelques métaux (Cd, Pb, Cu, Zn) chez des espèces de l'estuaire de la Loire et zones adjacentes. Il semble que le Cd, le Pb et le Cu ne donnent lieu à des phénomènes importants de biomagnification dans les chaînes alimentaires. Pour le Zn, les concentrations les plus fortes sont relevées chez les Mollusques Bivalves et les Polychètes. Le Cd et le Pb, qui n'ont pas de fonction physiologique connue et sont d'autant plus accumulés par les organismes vivants qu'ils sont en quantité plus

importante dans le milieu physique. Par contre, l'accumulation du Cu et du Zn indispensables à la vie en tant qu'oligo-éléments, est contrôlée par de nombreux organismes. Pour un même métal, la régulation diffère selon les espèces et dans des limites variables. C'est ainsi que l'accumulation du Cu est bien réglée chez *C. crangon*, mais reste très dépendante des concentrations dans le milieu extérieur pour *Nereis diversicolor*.

EISLER et HENNEKEY (1977) étudient les effets toxiques du Cd, Cr, Hg, Ni et Zn dans la macrofaune estuarienne. Leur résultats montrent que les Crustacés sont un des groupes les plus sensibles au zinc. D'autres groupes marins (tels que les polychètes) apparaissent sensibles à ce métal : *Ophryotrocha* présente une DL 50 de 0,1 ppm de Zn pour 25 heures d'exposition.

La plupart des métaux lourds peuvent créer des perturbations métaboliques, notamment dans les cycles respiratoires et diverses réactions enzymatiques. BRYAN (1976) donne une revue synthétique des différents processus qui déterminent la tolérance des organismes aux métaux lourds. RAINBOW (1985) étudie l'accumulation de Zn et Cu chez les crabes *Carcinus moenas* et les balanes *Elminius modestus*, et trouve des changements physiologiques liés à des variations du contenu enzymatique et du métabolisme hormonal. Ces résultats sont aussi constatés chez d'autres organismes marins par AMIARD et al. (1987).

RAINBOW (1985) montre que les cycles biologiques de plusieurs espèces sont altérés : a des concentrations élevées les métaux lourds peuvent empêcher la reproduction ou l'émission de larves viables.

REISH et al. (1974, 1978) ont étudié les effets des métaux sur la survie, la reproduction, le développement et les cycles biologiques des annélides polychètes. Leurs résultats montrent que *Capitella capitata* soumis à des concentrations sublétales de Cu et Zn, produit dans la première ou seconde génération, des larves anormales, incapables de se développer au-delà du stade metatrocophore. FORET (1972) a trouvé dans une étude similaire sur la même espèce les mêmes malformations : 11,3 et 16,3% de larves anormales dans les deux cas abservés.

PHELPS et al. (1985) observe les effets produits par le cuivre sur l'éthologie de divers organismes macrobenthiques : modifications dans la mobilité et dans la construction de terriers ; l'activité diminue proportionnellement à la contamination de Cu du sédiment.

Au niveau du peuplement l'impact des métaux se traduit par des changements structurels : la biomasse et la densité se modifient, la diversité diminue et quelques espèces opportunistes prolifèrent (PERES et BELLAN, 1972 ; GRAY, 1979 ; DESSAINT, 1987). RYGG (1985) trouve dans une communauté benthique d'un fjord norvégien une relation significative entre diversité spécifique et teneur en cuivre.

KHALANSKI et al. (1982) signalent la toxicité des effluents en provenance des centrales nucléaires, associées à un effet de l'échauffement (cf. chapitre 6).

d) Rejets d'eaux douces en tant que perturbations du milieu marin

STORA et ARNOUX (1983) ont étudié dans l'étang de Berre (la plus grande lagune méditerranéenne), l'effet sur le benthos d'eaux douces rejetées par une usine hydroélectrique. Avant la mise en fonction de l'usine (1966) la lagune présentait des caractéristiques franchement marines : la salinité variait entre 34‰ l'été et 31‰ l'hiver et les espèces euryhalines et eurythermes n'étaient pratiquement pas représentées. La communauté benthique qui occupait la plus grande partie de la lagune était celle des "sables vaseux en mode calme" (SVMC) définie par PERES et PICARD (1964) et PERES (1967). La phanerogame *Zoostera hornemammiana* était abondante ainsi que la moule *M. galloprovincialis*.

Après mars 1966, date du début des déversements d'eaux douces, le benthos subit d'importantes modifications. BELLAN (1972) constate une dégradation de la bioceonose originale en 1970 : presque tout le macrobenthos a disparu à plus de 5 m de profondeur. A la périphérie (moins de 5 m de profondeur), la communauté ressemble à celle des SVMC, mais très appauvrie ; les herbiers de *Zoostera* sont très dégradés. L'indicateur de pollution *Capitella capitata* se développe très bien. En conclusion, il n'y a pas encore en 1970 remplacement de la bioceonose originale par une communauté plus euryhaline, mais seulement dégradation générale de la communauté et diminution du nombre d'espèces. Par contre en 1975, STORA (1976a, b) trouve que la communauté "SVMC" est remplacée par un assemblage euryhalin dont les espèces caractéristiques de la bioceonose euryhaline constituent 88% de la faune. Les zones de plus de 5 ou 6 m de profondeur sont azoïques. En 1977, la communauté euryhaline des fonds subtidaux a aussi disparu (sauf près de Martigues), suite probablement à d'énormes déversements d'eaux douces ($2,9 \times 10^9 \text{ m}^3$ en 1976

et $6,6 \times 10^9$ en 1977) ayant fait chuter la salinité jusqu'à 5‰ dans le sud de l'étang.

Avant le fonctionnement de l'usine hydroélectrique les eaux étaient bien oxygénées (MINAS, 1973) ; après sa mise en route on observe une oxycline coïncidant avec l'halocline et l'oxygène dissous diminue, atteignant 0‰ dans les zones les plus profondes. C'est le paramètre qui détermine la distribution du macrobenthos au-dessous de 5 m.

En conclusion, ce type de perturbation dans des lagunes présentant un échange réduit avec la mer a comme résultat une modification importante du benthos (seules survivent quelques espèces euryhalines opportunistes : FEBVRE, 1968 ; BELLAN et STORA, 1976) et finalement sa dégradation totale.

e) Travaux de Génie Civil (Aménagements portuaires, dragages, etc..)

Les activités de dragage sont devenues une des perturbations capables de modifier l'environnement marin.

RICHARD et al. (1978) analysent les effets produits par les aménagements liés à la construction de l'avant-port de Dunkerque. La construction des digues de Dunkerque-Ouest, qui forment obstacle à la circulation des masses d'eau, a modifié les champs de courants locaux en déterminant l'apparition des turbulences. L'une de celles-ci affecte essentiellement l'ouest du port, où apparaît une zone favorable à la sédimentation des particules fines apportées par la rivière Aa.

Cela se traduit par des modifications des peuplements benthiques entre 1975 et 1976 : des espèces vasicoles voient leur fréquence et leur dominance augmenter au détriment des espèces de sable propre. Ces perturbations entraînent sur la plage de Petit-Fort-Philippe, l'installation d'une écosystème de type estuarien.

DEWARUMEZ (1983) étudie l'évolution des populations de mollusques en relation avec des modifications sédimentologiques dans la région de Dunkerque. Il constate que le devenir des populations animales est très étroitement lié aux conditions physiques du milieu. Par exemple, toute perturbation capable de modifier les axes des courants marins, et par là même d'influer sur les conditions générales du transport de sédiments, aura pour conséquences des changements dans la structure des peuplements.

L'auteur décrit deux types de peuplements sur l'estran :

1) Peuplement caractérisé par *Nerine cirratulus*, *Ophelia rathkei* (sabulicoles), *Macoma balthica* et *Cerastoderma edule*. Ce peuplement est établi sur des fonds à faible teneur en pélites (0,2%).

2) Peuplement typiquement estuarien, est représenté par *Hydrobia ulvae*, *Corophium arenarium*, *C. volutator* et *Bathyporeia pilosa*, espèces vivant dans un sédiment à forte teneur en pélites (> 2%).

Depuis 1973, des changements affectent l'importance relative de l'extension spatiale des deux peuplements. Il s'agit en fait de modifications de la granulométrie et notamment de la teneur en pélites des fonds sur lesquels ils sont établis. Entre 1973 et 1976, on constate un envasement généralisé des niveaux situés entre la dune hydraulique et les hauts des plages (SOUPLET, 1977 ; DEWARUMEZ, 1983) permettant l'extension du peuplement de type estuarien. Cet envasement est accompagné d'un dégraisement des bas niveaux de plage et du domaine subtidal. Cette situation reste stable jusqu'en 1979, date à laquelle le dégraisement gagne les moyens niveaux supérieurs de plage permettant à la population de *C. edule* de s'étendre. Le phénomène s'accroît encore de 1980 à 1982 : le peuplement estuarien n'occupe plus alors qu'une étroite bande de 200 m en haut de la plage (DEWARUMEZ, 1982).

Ces modifications granulométriques correspondent exactement aux phases des travaux de génie civil.

BONSDORFF et al. (1984) étudient les changements écologiques liés à des travaux de génie civil en Finlande. La construction d'aménagements portuaires (digues, quais...) changent l'écosystème marin. De 1968 à 1982, 22 x 10 m³ ont été dragés (30% étaient du sable et graviers, le reste de la vase) en environ 250 sites du littoral finlandais. Aujourd'hui plus de 200 aménagements existent dans l'archipel, totalisant 27 km de construction. L'équipe scientifique a étudié les effets physiques, chimiques et biologiques de plusieurs de ces ouvrages.

Les effets des dragages et leurs rejets ont été étudiés par STORBERG et HELMINEN (1978) et BONSDORFF (1983a). Des travaux sur les effets biologiques des particules en suspension ont été réalisés par KIORBOE et MOHLEUBERG (1981) et KIORBOE et al. (1981). L'augmentation de la

turbidité liée aux dragages a une répercussion écologique limitée d'après BLOMQVIS (1982) : pas plus de 7% de l'azote total et de 1,4% du P total des sédiments sont relargués comme conséquence du brassage du sédiment (KARLSSON, 1983). L'impact physique et topographique des aménagements et dragages sur l'écosystème est cependant plus ou moins permanente, et c'est ce qui finalement conduit à des modifications de l'écosystème.

Bien que la macrofaune soit pratiquement éliminée par un dragage, le potentiel de restauration de la faune des zones régulièrement draguées apparaît élevé (MOLDAN, 1978 ; BONSDORFF, 1980, 1983a ; SANTOS et BLOOM, 1981).

Par ailleurs, à petite échelle, les dragages peuvent être bénéfiques pour les populations de poissons (BLOMQUIST, 1984). En conclusion, les aménagements et constructions diverses n'éliminent pas la faune mais modifient l'environnement à plus ou moins long terme, suscitant des modifications de l'écosystème (WESTERBERG et al., 1980).

Les changements physico-chimiques dues à la réduction de circulation d'eau affectent la quantité de méiofaune et, par répercussion, la macrofaune qui s'en nourrit. Les réseaux trophiques locaux sont altérés ; enfin l'organisation structurale des communautés est modifiée (HILY, 1983).

MORTON (1977) donne une revue synthétique des effets écologiques des activités de dragage et des rejets de sédiment dans les estuaires. L'analyse porte sur 520 articles scientifiques et techniques, analysant séparément les impacts physiques, chimiques et biologiques.

D'autre part, VAN DOLAH et al. (1984) étudient des dragages dans une région estuarienne, en Caroline du sud. Ils constatent une diminution d'abondance de la macrofaune et des changements dans la composition spécifique. Les effets paraissent être à court terme, avec une importante capacité de restauration (trois mois), restauration essentiellement réalisée par immigration des diverses espèces. L'absence d'effets très néfastes peut être attribuée à des courants importants capables de disperser rapidement le panache sédimentaire, au caractère superficiel des rejets permettant une meilleure dispersion, enfin à la réalisation des dragages à la fin de l'automne, période de faible recrutement larvaire.

POINER et KENNEDY (1984) essaient de modéliser les changements après dragages du macrobenthos dans une zone sublittorale d'Australie. Ils

observent une mosaïque de sites présentant différents stades de restauration. La recolonisation dépend des espèces présentes lors de l'arrêt des dragages. La vitesse de recolonisation est probablement favorisée par l'augmentation de la production primaire rendue possible par la libération de nutrilités lors de dragages mêmes et lors du transport des sédiments (JONES et CANDY, 1981).

Enfin LOPEZ-JAMAR et MEJUTO (1988) étudient la recolonisation benthique après dragage dans la baie de la Coruna (Espagne), par 16 m de profondeur. Le sédiment des deux stations étudiées est vaseux avec une fraction péloitique de 10 à 15% et un taux de matière organique de 5 à 15% dans la station draguée et 10 à 15% dans la station témoin. Ils constatent que le nombre d'espèces, la densité et la biomasse augmentent significativement après la fin des dragages. D'autre part, la similitude entre la station draguée et celle non affectée augmente régulièrement avec le temps. Après l'arrêt des dragages, le nombre de juvéniles récemment recrutés est environ 3 fois plus élevé dans la station draguée que dans la station témoin, probablement à cause d'une compétition réduite dans la zone draguée. Les auteurs concluent de la similitude élevée entre les deux stations un an après l'arrêt d'activités de dragage, ainsi que de la tendance de la diversité et de la biomasse à se stabiliser, que la restauration du peuplement dans la partie draguée est pratiquement achevée.

f) Pollution thermique

Les organismes marins sont très sensibles aux changements de la température de l'eau. Les températures élevées réduisent la concentration en oxygène et peuvent induire une ponte prématurée, affecter les migrations, enfin provoquer la mortalité des peuplements. L'utilisation des eaux marines pour le refroidissement des centrales nucléaires et électriques se répand rapidement. L'eau retournée à la mer est généralement à une température 11 à 22°C plus élevée qu'au départ. Une centrale nucléaire peut utiliser jusqu'à 1 milliard de gal. (3,8 millions de m³) d'eau de mer par jour (BISHOP, 1983).

D'autre part, plus de 100 000 tonnes de chlore par an sont utilisées dans une centrale afin de protéger les circuits contre les salissures biologiques (KALMAZ, 1978).

Un des aspects inattendus de ce type de perturbation est qu'elle

peut causer des problèmes graves aux industries polluantes (centrales électriques, nucléaires) elles-mêmes. L'équilibre entre espèces d'un peuplement donné est souvent perturbé par suite des réactions différentielles de ces espèces vis-à-vis du réchauffement de l'eau. C'est ainsi que les prédateurs habituels des moules sont fréquemment éliminés et que celles-ci se développent d'une façon exubérante dans les conduites de refoulement des eaux réchauffées, gênant l'évacuation de ces eaux.

KHALANSKI et al. (1982, 1988) étudient les impacts des équipements thermiques et hydrauliques sur les écosystèmes aquatiques. Les changements du benthos sont, entre autres, dues à :

1) l'échauffement de l'eau, qui retentit sur tous les processus physico-chimiques et biologiques. Les modifications du métabolisme, de la croissance et de la reproduction des organismes ont pour conséquence la modification de la structure du peuplement, notamment par développement d'espèces thermophiles et la diminution de la diversité spécifique. Une température excessive peut entraîner la mort d'organismes benthiques à mobilité réduite ; les organismes mobiles fuient au contraire ces zones et survivent.

2) l'aspiration d'organismes planctoniques, en particulier de larves d'organismes benthiques qui vont être arrêtés par les filtres protégeant le circuit de refroidissement ; la mortalité varie selon les espèces (certaines sont très sensibles au choc thermique et au choc mécanique contre les filtres, d'autres très résistantes).

COLE et KELLY (1978) analysent l'impact des eaux réchauffées sur le zoobenthos aux Etats-Unis. Ils constatent un changement drastique de la composition et l'abondance du macrobenthos, apparemment en relation avec les conditions hypoxyques du milieu.

Plusieurs auteurs anglais se sont également penchés sur la problématique liée aux rejets d'eaux réchauffées et ont étudié leurs effets sur la faune marine. Une revue importante en est donnée par NAYLOR (1965 a, b), qui constate que dans un bassin à Swansea les espèces typiques de la zone sont remplacées par des espèces subtropicales peut-être introduites par les bateaux. D'autre part un grand nombre d'espèces prolongent dans ces conditions leurs périodes de reproduction (PANNELL et al., 1962 ; COUGHAN, 1969). BARNETT (1971) étudie ces effets dans l'estuaire de Clyde, près de la centrale nucléaire de Hunterston : il constate des modifications du cycle biologique de certaines espèces.

Ainsi, l'amphipode *Urothoe brevicornis* commence à se reproduire deux mois plus tôt qu'en conditions normales, de sorte que les adultes dépassent la taille habituelle. Le bivalve *Tellina tenuis* présente une vitesse de croissance plus rapide que la normale. Enfin l'auteur observe des modifications dans la structure des peuplements.

Le même auteur, en 1972, observe que la reproduction de *Nassarius reticulatus* avant l'époque normale a comme conséquence l'éclosion de larves planctotrophiques à un moment de l'année où les eaux sont pauvres en phytoplancton, d'où une mortalité importante. A l'inverse, des espèces euryhalines typiques des estuaires s'adaptent relativement bien à ce type de perturbations (KINNE, 1963).

g) Pollution radioactive

AMIARD (1978) fait une revue générale des aspects écologiques des pollutions radioactives dues aux mêmes installations nucléaires littorales. FOLSON et HODGE (1974) observent autour de la centrale américaine de San Onofre, sur la côte californienne, des organismes contaminés par ^{110}Ag , $^{58,60}\text{Co}$ et ^{134}Cs . KAHN (1971) rapporte que la centrale indienne de Tarapur contamine en ^{131}I l'eau (1 à 160 pCi/l), les algues (100 à 29.000 pCi/kg) et les poissons (50 à 260 pCi/kg) ; que la centrale de San Onofre contamine l'eau en tritium (500 pCi/l) et que celle d'Indian Point 1, située dans l'estuaire de l'Hudson, rejette dans le milieu 10 à 10.000 m Ci/mois de ^{54}Mn , ce dont il résulte une contamination du sédiment de 1000 pCi/kg de sédiment sec. Ce dernier estuaire est également contaminé par le ^{137}Cs , notamment son sédiment, les animaux dépositores et les herbivores.

Autour de l'usine de retraitement de la Hague, divers auteurs (GUEGUENIAT et LUCAS, 1969 ; SCHEIDHAUER et al., 1974), on pu détecter une contamination relativement importante de l'eau de mer, de divers sédiments et des organismes marins. Par ailleurs, GUEGUENIAT (1977) constate que la contamination des sédiments vaseux se fait sentir de l'extrémité de la Bretagne jusqu'à Dunkerque.

Un grand nombre d'estuaires (Gironde, Loire...) ont la particularité de posséder, à la limite du mélange eau douce-eau de mer, une masse considérable de particules fines en suspension appelée "bouchon vaseux", qui retient un grand nombre de métaux et de radionucléides, qui contamineront ensuite les organismes, particulièrement les filtreurs et

les mangeurs de sédiment (AMIARD, 1978).

Les organismes peuvent subir deux types d'irradiation : externe à partir de l'eau de mer et du sédiment, et interne par contamination à partir de l'eau absorbée et des particules ingérées, puis transmission à travers les chaînes trophiques.

BISHOP (1983) mentionne la tendance des organismes marins à accumuler et concentrer les radionucléides. Certaines études montrent que les dépositores sont capables de concentrer les éléments radioactifs dans un rapport de 100 à 1000 par rapport à l'eau environnante. Cela a pour conséquence des perturbations génétiques et physiologiques le long des chaînes trophiques.

On note parmi les effets de l'irradiation la mortalité, surtout des larves et juvéniles, une diminution du pourcentage d'éclosion des oeufs, la malformation de certains individus, des mutations suite à une exposition chronique (de faibles doses d'irradiation peuvent avoir un impact génétique si elles sont prolongées). L'ensemble aboutit à des modifications de l'équilibre biocoenotique, pouvant inclure la disparition de certaines espèces (SHINN, 1974).

Les stades embryonnaires et larvaires sont les plus radiosensibles. Ainsi POLIKARPOV et IVANOV (1972) constatent des anomalies sur les oeufs de certaines espèces de poissons en présence d'une eau contaminée par ^{90}Sr et ^{131}I à raison de 1 pCi/l, ce qui représente une dose d'irradiation de 0,1 m rad/j, soit seulement le double de la radioactivité naturelle (FONTAINE et al., 1964). L'irradiation des frayères, éclosiers et nurseries doit donc être particulièrement considérée. Or elle est fréquente puisque ces dernières sont côtières ou estuariennes et parfois proches d'une centrale nucléaire. En outre, l'accumulation des radionucléides par les organismes aquatiques est plus forte en eau dessalée (AMIARD, 1978).

2.4.2. PERTURBATIONS D'ORIGINE NATURELLE

a) Bioturbation

Les organismes benthiques modifient la structure physique et chimique des sédiments, en remaniant le sédiment et en laissant des traces (pistes, terriers...) à l'interface. L'ensemble de ces actions est désigné sous le nom de "bioturbation". Certains auteurs ont effectué des classifications des traces laissées par les organismes à la surface des sédiments (EWING et DAVIS, 1967 ; DRACH, 1968 ; MAUVIEL et SIBUET, 1985).

MAUVIEL et SIBUET (1985) analysent la répartition des traces animales (1900 à 4700 m de profondeur) et l'importance de la bioturbation dans le golfe de Gascogne. Ils constatent que ce site se caractérise par une grande diversité de traces animales : la bioturbation est intense et liée aux variations des conditions trophiques.

Par ailleurs, certaines espèces de raies perturbent le fond marin en creusant des sillons et en déplaçant des organismes benthiques (REIDENAUER et THIESTLE, 1981 ; VAN BLARICOM, 1982 ; SHERMAN et al., 1983). Une variété de crustacés amphipodés et autres peracaridés, colonisant ces zones défaunées (VAN BLARICOM, 1982).

OLIVER et al. (1985) étudient les perturbations produites par les activités de nutrition des morses dans une baie de l'Alaska. Ces mammifères se nourrissent essentiellement de mollusques bivalves, qu'ils extraient en fouillant les sédiments, produisant des fosses et des sillons. La perturbation créée est importante car ce sont les mammifères marins benthophages les plus abondants : plus de 200 000 individus dans les mers de Béring et Chukchi (FAY, 1982). Les auteurs observent également une augmentation d'Astéries (*Asterias amurensis* et *Amphiodia craterodmeta*) qui se nourrissent des restes de coquillages rejetés par ces Mammifères. D'autre part, les valves rejetées sont colonisées par l'épifaune. Une grande quantité d'amphipodes colonisent aussi les excavations produites par les baleines grises pendant qu'elles se nourrissent par succion du sédiment et des crustacés les plus abondantes (NERINI et OLIVIER, 1983 ; OLIVIER et al., 1984).

Curieusement, les réponses des communautés benthiques à la bioturbation effectuée par les morses et les baleines grises sont différentes. Les zones défaunées par les baleines sont colonisées beaucoup plus rapidement que celles perturbées par les morses, par des

importantes arrivées de crustacés, qui en viennent à être plus abondants dans les zones défaunées par les cétacés que dans le milieu environnant non perturbé. Au contraire, les zones défaunées par les morses ne sont pas colonisées par des arrivées massives, probablement à cause de la faible abondance d'amphipodes et autres crustacés mobiles dans les zones d'alimentation des pinnipèdes ; des larves d'espèces opportunistes (polychètes et mollusques) sont présentes mais apparemment ne sont pas de bons colonisateurs des sillons creusés.

WOODIN (1974) décrit des interactions des Polychètes tubicoles et ceux qui construisent des terriers temporaires, dans ce cas les premiers monopolisent l'espace disponible et interagissent avec les activités de ceux qui construisent des galeries. Néanmoins, dans beaucoup des cas, les dépositives et les suspensives, les tubicoles et ceux qui retravaillent constamment les sédiments peuvent cohabiter ou alors se stratifient le long d'un gradient quelconque.

GRAY (1981), GALLAGHER et al. (1983) mentionnent aussi les annélides polychètes surtout dépositives, comme responsables d'une bioturbation importante en divers fonds meubles. Ils peuvent affecter d'autres espèces (*interference competition*) en rendant le milieu inapproprié, par exemple par la production de pelotes fécales ou par toute autre altération du sédiment.

Les organismes benthiques participent au mixage de la matière organique dans la couche de surface du sédiment, où a lieu la minéralisation (VALIELA, 1984) ; ils modifient ainsi les conditions physico-chimiques jusqu'à des profondeurs de l'ordre de 20 cm (ALLER, 1980 ; RHOADS et al., 1978a ; JUMARS et al., 1981).

Enfin, se basant sur la notion de bioturbation, YOUNG et RHOADS (1970) développent une théorie appelée : "Trophic-group Amensalism Hypothesis" pour expliquer l'absence de suspensives dans des zones vaseuses essentiellement peuplées par des dépositives.

DE WITT et LEVINTON (1985) étudient les effets de la bioturbation réalisée par le mollusque *Ilyanassa obsoleta*, sur l'amphipode *Microdeutopus gryllotalpa*. Ils constatent que les activités de *Ilyanassa* perturbent *Microdeutopus*, qui habite dans des tubes situés à environ 2 cm de profondeur ; ce dernier finit par émigrer vers des zones moins perturbées. MILLS (1967) observe dans un port du Massachusetts également des changements rapides dans les densités d'amphipodes et de polychètes

tubicoles, surtout de Spionidae, quand *Ilyanassa* perturbe les sédiments.

Enfin REICHARDT (1988) montre dans la Mer du Nord, l'impact de la bioturbation effectuée par le polychète *Arenicola marina* sur la microflore des sédiments intertidaux. Il constate que les parois des terriers de *Arenicola* présentent une production bactérienne, une activité microhétérotrophique maximales, et des taux très élevés de certains enzymes hydrolytiques (alcaline phosphatase et sulfatase) qui favorisent le développement d'espèces utilisant les bactéries comme alimentation principale.

b) Prédation

La prédation a été considérée comme une des forces majeures organisant les communautés benthiques (PAINE, 1980). Elle provoque la distribution irrégulière de certaines espèces benthiques (NELSON, 1981). Des études récentes ont confirmé l'influence des prédateurs sur l'abondance et distribution des proies (CONNELL, 1961 ; PAINE, 1966).

L'effet des prédateurs sur l'abondance et la composition de la faune benthique est variable.

FAIRWEATHER (1985), dans la baie de Botany, à Sydney (Australie), montre que la disparition des prédateurs modifie la structure et l'organisation d'une communauté. L'élimination des prédateurs-clés a comme résultat local, la dominance d'une ou d'un petit nombre d'espèces (PAINE, 1974) ; mais à grande échelle, la "mosaïque" due au phénomène de prédation occasionne une augmentation de diversité.

L'effet des prédateurs a été étudié expérimentalement par plusieurs chercheurs (WOODIN, 1974 ; VIRNSTEIN, 1978 ; PETERSON, 1979 ; HOLLAND et al., 1980 ; ARNTZ, 1981) à l'aide des cages protégeant une surface de sédiment. Leurs résultats montrent que :

(1) les densités des individus à l'intérieur des cages sont supérieurs à ceux du milieu environnant, non protégé ;

(2) la richesse spécifique est plus grande en l'absence de prédateurs. REISE (1985) analyse de manière approfondie la méthodologie et résultats de ce type d'expériences, soulignant les artéfacts produits et la nécessité de les prendre en compte (ECKMAN, 1979).

KNEIB (1985) étudie la prédation et la perturbation effectuées par *Palaemonetes pugio* dans les assemblages benthiques de substrat meuble, en Georgie (U.S.A.). Ses résultats montrent que la prédation par cette

TABLEAU 1 : Expérience d'exclusion de prédateurs épibenthiques à l'aide d'une maille de 1 mm de côté. Abondances de la macrofaune (tamisage avec 0,25 mm de diamètre) dans le milieu naturel environnant et le dernier échantillonnage des enceintes protégées (d'après Reise, 1985).

| Treatments and sampling | Individuals 400 cm ⁻² | Species 400cm ⁻² |
|---|-------------------------------------|--------------------------------|
| 1. Unprotected mud flat in April | 705 | 15 |
| 2. Unprotected mud flat in June | 828 | 21 |
| 3. Cage set up from April to June ; very few epibenthic predators inside | 3,332 | 25 |
| 4. Unprotected mud flat in October | 477 | 9 |
| 5. Cages (3) set up from April to October since August with lateral holes and predators sneaked inside | 795 | 20 |
| 6. Cage set up from April to October, crab larvae got inside in early July and the juveniles remained abundant until October | 1,600 | 14 |
| 7. Cage set up from April to October ; crab larvae in early July ; at the end of July I removed almost all small crabs from the cage | 2,436 | 26 |
| 8. Cage set up from July to October ; no epibenthic predators inside | 4,937 | 28 |

TABLEAU 2 : Abondances de la macrofaune (tamise avec maille 0,25 mm) en dessus de 400 cm² du sédiment du milieu naturel et du sédiment des enceintes, dans l'île de Sylt. Une maille de protection de 1 mm de diamètre a été placée en juillet et l'échantillonnage est réalisé en octobre 1975 (d'après Reise, 1985)

| Macrofauna | Ambient mud | Caged mud |
|--------------------------------|-------------|-----------|
| <i>Littorina littorea</i> | 0 | 1 |
| <i>Hydrobia ulvae</i> | 1 | 4 |
| <i>Mya arenaria</i> | 0 | 35 |
| <i>Cerastoderma edule</i> | 3 | 513 |
| <i>Abra alba</i> | 0 | 9 |
| <i>Macoma balthica</i> | 0 | 2 |
| <i>Scrobicularia plana</i> | 0 | 1 |
| <i>Spisula subtruncata</i> | 0 | 74 |
| <i>Mytilus edulis</i> | 0 | 5 |
| <i>Tudificoides benedeni</i> | 328 | 1,222 |
| <i>Pygospio elegans</i> | 7 | 140 |
| <i>Spio filicornis</i> | 1 | 20 |
| <i>Polydora ligni</i> | 0 | 213 |
| <i>Malacoceros fuliginosus</i> | 0 | 162 |
| <i>Ampharete acutifrons</i> | 0 | 2 |
| <i>Lanice conchilega</i> | 0 | 2 |
| <i>Tharyx marioni</i> | 3 | 2,129 |
| <i>Microphthalmus</i> sp. | 0 | 3 |
| <i>Scoloplos armiger</i> | 0 | 1 |
| <i>Capitella capitata</i> | 37 | 56 |
| <i>Heteromastus filiformis</i> | 96 | 89 |
| <i>Pholoe minuta</i> | 0 | 1 |
| <i>Harmothoe sarsi</i> (juv.) | 0 | 1 |
| <i>Nereis diversicolor</i> | 0 | 3 |
| <i>Nephtys hombergi</i> | 1 | 2 |
| <i>Anaitides mucosa</i> | 0 | 3 |
| <i>Eteone longa</i> | 0 | 47 |
| <i>Tetrastemma</i> sp. | 0 | 1 |
| <i>Corophium volutator</i> | 0 | 196 |
| All individuals | 477 | 4,937 |
| Number of species | 9 | 28 |

crevette réduit les densités de nématodes, anémones, ostracodes et polychètes (*Manayunkia aestuarina*, *Capitella capitata*) d'une manière importante. Cela est confirmé par d'autres études (BELL et COULL, 1978 ; KNEIB et STIVEN, 1982).

Enfin l'importance de la prédation dans la structuration des communautés est démontrée par les expériences de REISE (1985). Cet auteur place sur des surfaces de vase, en zone intertidale sur l'île de Sylt, des filets de protection de 400 cm², de maille 1 mm, à différentes époques de l'année. Les résultats, observés après tamisage sur maille de 0,25 mm, sont très significatifs, comme le montrent les tableaux reproduits ci-après (Tableaux 1 et 2). Après une période de deux mois on observe des variations importantes entre le peuplement des surfaces protégées et des surfaces témoins non protégées : 828 individus et 21 espèces en zone non protégée tandis qu'aux mêmes périodes on a 3322 individus et 25 espèces dans le site protégé. En octobre on constate 477 individus (9 espèces) en surface non protégée alors que sous le filet de protection on trouve 4937 individus (28 espèces), on peut constater que les différences sont très importantes.

Plus particulièrement, le tableau 2 indique pour *Mya arenaria* 0 individu en milieu non protégé et 35 sous le maillage ; pour *Abra alba* 0 individu en milieu non protégé et 9 sous le maillage ; en milieu non protégé 7 *Pygospio elegans*, 1 *Spio filicornis*, 0 *Polydora ligni*, 3 *Tharyx marioni* et 0 *Eteone longa* tandis qu'en milieu protégé on a respectivement 140, 20, 213, 2129 et 47 individus.

c) Tempêtes

GLEMAREC (1979) étudie la restauration d'un peuplement dominé et défini par *Amphiura filiformis*. Une violente tempête à la mi-février 1970, a détruit jusqu'à 28 m de profondeur, la couche de surface sur une dizaine de centimètres, dispersant l'ensemble du benthos. Une phase de recolonisation y succède.

Les tempêtes exceptionnelles et de mauvaises conditions climatiques n'ont pas de périodicité prévisible et frappent les peuplements des côtes de Bretagne à des états de maturité différents selon les années et selon les régions. L'auteur vérifie qu'après la tempête, en dehors des adultes qui recolonisent le sédiment par immigration, les premières espèces qui s'installent sont celles dont les larves sont disponibles dans le

plancton à la saison du phénomène. La phase de recolonisation observée après la tempête de 1970 a été caractérisée par deux périodes de recrutement. Le peuplement se reconstitue très rapidement. L'auteur conclut en disant que l'on peut supposer que le même "scenario" se déroule chaque fois. Cependant le peuplement n'a pratiquement aucune chance d'atteindre un état avancé de la succession écologique, les périodes de calme suffisamment longues étant rares.

d) Glissements de terrain

DESROSIERS et al. (1984) étudient l'effet d'un glissement de terrain sur une communauté benthique médiolittorale du golfe du Saint-Laurent (Canada), en milieu sablo-vaseux. Un glissement de $4,5 \times 10^6 \text{ m}^3$ survenu au printemps 1980 a provoqué un changement majeur de ce type d'environnement en introduisant une quantité énorme de matériel pélitique et organique d'origine continentale. Ces apports ont modifié profondément la structure de la communauté autochtone à *Macoma balthica* et *Mya arenaria*, l'apport important de matière organique favorisant une recolonisation rapide du milieu par *Hydrobia minuta*. Ce type de dégradation se rapproche de celle provoquée par un ouragan sur une communauté identique de la baie de Fundy (YEO et RISK, 1979).

e) Hypoxie du milieu succédant à un "bloom phytoplanctonique"

HARPER et al. (1981) analysent l'effet sur la faune benthique des eaux hypoxyques succédant à un bloom phytoplanctonique du printemps 1979 sur la côte texane. Les assemblages benthiques étudiés dans deux sites différents voient leurs densités printanières diminuer de 3000 à 4000 à 300-600 ind./m² en juillet. La diversité spécifique diminue elle aussi, et des perturbations apparaissent dans l'indice de Shannon-Wiener.

Cette perturbation modifie la structure de la communauté. Les polychètes sont les moins affectés ; les amphipodes et les échinodermes sont les plus touchés. Les espèces dominantes ne sont pas les mêmes avant et après la phase d'anoxie : avant la perturbation, le polychète *Paraprionospio pinnata* domine la communauté ; après la perturbation on observe une succession de diverses espèces (*Nereis micromma*, *Magelona phyllisae*, *Abra aequalis*, *Ampelisca abdita*).

f) Marées rouges

DAUER et SIMON (1976) étudient l'effet sur le benthos d'une marée rouge qui a eu lieu de mi-juillet à mi-août 1971, dans la baie de Tampa, Floride. Le premier impact est une mortalité massive qui défaune une zone côtière. Les résultats montrent que la recolonisation a eu lieu d'abord par immigration d'adultes. *Polydora ligni* et *Nereis succinea* sont des espèces dominantes pendant les premiers mois de la colonisation. *Capitella capitata* n'est retrouvé en abondance que quatre mois après la défaunation. Parmi les espèces opportunistes on note *Eteone heteropoda*, *Gyptis vittata*, *Nereis succinea*, *Paraprionospio pinnata*. La deuxième année les espèces dominantes sont *Capitella ambiseta*, *Minuspio cirrifera*, *Travisia* sp. Après deux années d'étude les auteurs ne retrouvent pas encore la communauté originale.

PERES et al. (1986) étudient les eaux rouges à *Nocticula* sur la côte de Provence, en France.

g) Action du froid et de la glace de mer

Les travaux liés au rôle des glaces sur les assemblages d'organismes sont peu nombreux et les observations sur la mortalité hivernale des organismes benthiques sont surtout de nature qualitative.

Selon les conditions climatiques et les caractéristiques de la couche de glace, les espèces intertidales peuvent être exposées à des températures inférieures au point de congélation et subir des modifications physiologiques importantes.

Dans la zone littorale, les glaces immobiles et flottantes polissent le fond et arrachent tous les organismes. La mortalité des organismes dans l'étage supérieur du littoral est donc seulement due au froid tandis qu'il y a de plus érosion des surfaces exposées de l'étage inférieur.

D'autre part, les vents et les courants de marée agissent sur la glace de mer dans un mouvement de va-et-vient provoquant ainsi une destruction importante de bancs de mollusques. Certaines organismes sont transportés par les glaces qui se détachent à marée haute. (BERGERON et BOURGET, 1984)

Une autre source de mortalité est le manque d'oxygène sous la glace dans la partie supérieure du sédiment. Ainsi, les hivers rigoureux peuvent être désastreux, la prise en glace provoquant une réduction importante ou même une disparition complète de plusieurs espèces, en

raison des diverses sources de mortalité mentionnées.

Un autre effet négatif de la présence de glace est la réduction de la saison de croissance (PETERSEN, 1977). Enfin la persistance de la glace au printemps inhibe la colonisation des substrats par les larves et retarde la croissance de juvéniles, perturbant finalement l'organisation et dynamique des populations, donc de la biocoenose.

3. ESPECES ET COMMUNAUTES INDICATRICES D'UNE PERTURBATION

3.1. La macrofaune benthique comme intégrateur et bioindicateur de perturbations

La macrofaune benthique est peu mobile, et doit tolérer la pollution ou disparaître. Si elle survit, le cycle biologique des espèces qui la constituent étant relativement long, elle accumule les effets à long terme de la pollution, ainsi que d'éventuels effets cumulatifs. La macrofaune est par excellence le composant biotique permettant de suivre les conséquences des perturbations : la composition des communautés reflète globalement les conditions du milieu non seulement lors du prélèvement, mais depuis le moment où elles se sont établies, sorte d'intégration à plus ou moins long terme des divers facteurs ambiants (BELLAN et PERES, 1974)

Une première analyse des peuplements particulièrement liés à certaines pollutions et de leur répartition, aboutit à la notion d'espèces indicatrices, permettant de juger des probabilités de voir s'installer en un lieu déterminé tel ou tel type de peuplement. Les nombreux travaux réalisés en de nombreux points du monde permettent aujourd'hui de prévoir *grosso modo*, l'évolution probable des peuplements benthiques en fonction de l'accroissement prévisible des perturbations liées à l'expansion urbaine et industrielle.

Les exigences écologiques des espèces et leur potentialité de résistance plus ou moins importante en font de véritables indicateurs biologiques de pollution, leur abondance ou leur dominance étant fonction de l'importance de la perturbation (REISH, 1973 ; LEPPAKOSKI, 1975 ; STORA, 1982). L'appellation de ces espèces diffère selon les auteurs : espèces favorisées, défavorisées ou indifférentes à la pollution

(JARVEKULS, 1970 *in* LEPPAKOSKI, 1975) ; espèces indicatrices de pollution, de semi-pollution, d'aire non altérée (REISH, 1973) ; espèces progressives, régressives ou indifférentes (LEPPAKOSKI, 1975) ; espèces à large répartition écologique (PICARD, 1965) ; espèces indicatrices soit de richesse en matière organique, soit de pollution (BELLAN, 1967). L'étude de ces espèces permet de mettre en évidence et suivre les processus globaux de dégradation ou de récupération d'un biotope, les cas extrêmes comprenant la disparition ou réapparition de certaines espèces.

SIMKISS et TAYLOR (1981) définissent les espèces indicatrices comme "des bioaccumulateurs, reflétant la charge de l'environnement en certains matériaux entrant dans le métabolisme de ces organismes et pouvant y devenir toxiques". Ils analysent en particulier le phénomène de bioaccumulation chez un gastéropode (*Helix aspersa*).

PEARSON et ROSENBERG (1978) ont étudié de manière approfondie les espèces indicatrices liées à un enrichissement en matière organique dans le milieu marin. Ces auteurs indiquent que ces espèces ou groupes d'espèces varient selon les différentes régions géographiques.

GRAY et PEARSON (1982) proposent une méthode de sélection d'espèces indicatrices de pollution, à savoir les modifications de la distribution log-normale des individus entre espèces. L'exemple d'une communauté norvégienne de substrat meuble est donné.

PEARSON et al. (1983) étudient une technique afin d'identifier des espèces sensibles à la pollution (espèces indicatrices). Ils ne prennent pas en compte des espèces cosmopolites et opportunistes (ex. *Capitella capitata*). Leur technique se basant dans la distribution d'individus en espèces.

Finalement, REISH (1986b) récapitule l'utilité des invertébrés benthiques dans les études de pollution. Certaines espèces de la macrofaune indiquent différents degrés de contamination d'une zone marine. Leur présence ou leur absence nous renseignant sur les conditions existantes précédant l'échantillonnage. Une analyse des groupes trophiques de la communauté apporte une information supplémentaire sur les conditions du milieu (ex. dans des zones très polluées on trouvera uniquement des détritivores/dépositivores).

3.2. Modification de la composition du peuplement benthique

L'action globale des perturbations sur les peuplements a été surtout

étudiée dans des substrats meubles.

De nombreux travaux apportent des informations sur la dynamique de ces communautés macrobenthiques perturbées. Ils en étudient les modifications en fonction de diverses variables du milieu ambiant. Quelques travaux traitent de variations dans l'espace (O'CONNOR, 1972 ; ANGER, 1975b ; SEYMOUR, 1977). D'autres étudient les changements temporels : soit des variations saisonnières (BAGGE, 1969 ; GUILLE, 1971 ; ANKAR et JANSSON, 1973 ; BOESCH, 1973 ; WATLING, 1975 ; BOURCIER, 1976) soit des variations sur plusieurs années (REISH, 1959 ; DEAN et HASKIN, 1964 ; Mc NULTY, 1970 ; PEARSON, 1971b, 1975 ; REISH, 1971 ; ROSENBERG, 1972, 1973, 1976 ; LIE et EVANS, 1973 ; GRASSLE et GRASSLE, 1974 ; ARNTZ et RUMHOR, 1982 ; Mc CALL, 1975, 1977.

En plus de la disparition ou réapparition d'espèces indicatrices, la diversité des peuplements benthiques tend à décroître quand augmente la perturbation (BOESCH, 1973 ; GRAY, 1974 ; ROSENBERG, 1975 ; STORA, 1982). Les changements d'ordre qualitatif et la prédominance d'une ou d'un petit nombre d'espèces dans les peuplements soumis à un certain niveau de perturbation sont liés au fait que l'ensemble des facteurs ambiants n'est toléré que par un nombre de plus en plus restreint d'espèces à mesure que croît la pollution. La diminution de la diversité spécifique est parfois due à l'accroissement des populations des espèces qui ont réussi à subsister et qui supplantent les espèces moins résistantes. Parfois c'est une espèce nouvelle qui prolifère. Ces espèces à tolérance maximale, demeurent éventuellement seules en fin d'évolution de la communauté et, si la pollution augmente encore, finissent elles-mêmes par disparaître (VALIELA, 1984).

3.3. Cas d'un gradient de pollution. Zonation des peuplements

Dans les cas où la pollution n'évolue pas mais est chronique, en se faisant sentir plus ou moins loin de la source, on constate l'existence d'une zonation de peuplements, d'autant plus modifiés qu'ils sont près de la source. De nombreux exemples ont été décrits.

3.3.1. Substrats meubles

Que la pollution soit domestique, industrielle, chimique, on observe typiquement, à partir du point de rejet et en s'éloignant de celui-ci, une succession de zones (BELLAN, 1967) :

A - Zone "azoïque", où le macrobenthos et généralement le meio et microbenthos (à l'exception des microorganismes hétérotrophes), ont disparu. C'est la zone de pollution maximale.

B - Zone "polluée" dont le peuplement est très appauvri qualitativement. On y trouve presque toujours *Capitella capitata*, ainsi que d'autres espèces à ample distribution géographique telles que *Scoelepis fuliginosa*, *Streblospio sp.*, *Polydora sp.* etc ou tolérantes à la pollution mais à un moindre degré que *Capitella* : *Heteromastus filliformis*, *Nereis caudata*, *Audouinia tentaculata*, *Staurocephalus rudolphii*, *Cardium exigum*, *Abra alba*, *Abra ovata*, *Venerupis decussata*, etc. Ces espèces sont les seules bien représentées quantitativement et montrent même parfois des zones de densité importante (dizaines de milliers d'individus par m²) à côté, il est vrai, de zones où la population est très dispersée.

C - Zone "subnormale". Quand on s'éloigne de l'émissaire, le nombre d'espèces augmente. La composition du peuplement varie en fonction de la situation biogéographique et des conditions climatiques et édaphiques locales : les peuplements benthiques de cette zone présentent des ressemblances avec ceux que l'on trouverait dans la station concernée si la pollution ne s'y faisait pas sentir. Ils se caractérisent toutefois par l'absence quasi totale des espèces caractéristiques exclusives de la bioceonose "normale", et l'absence des espèces les plus sensibles à la modification de la qualité du milieu. Il y a en revanche prolifération des espèces les moins sensibles (généralement espèces à large répartition écologique). Les espèces les plus caractéristiques de la zone "polluée" sont absentes des fonds de la zone subnormale.

D - Zone "normale". Au-delà de la zone "subnormale", on trouve des peuplements qu'on peut considérer comme "d'eaux pures", l'influence de la source de pollution pouvant être ici considérée comme négligeable.

L'existence de quatre zones distinctes de degré de pollution décroissant correspond à une disposition qu'on peut considérer comme classique. Parfois une zone peut manquer et c'est généralement la zone "polluée" (II) : c'est le cas des estuaires et d'une façon générale, dans les zones à salinité abaissée. Il en est de même lorsque l'agitation des eaux empêche une sédimentation suffisante et réalisation d'un substrat riche en particules très fines, nécessaire aux espèces de la zone II ; ou

encore, lorsque l'émissaire est pauvre en apports organiques indispensables à ces espèces. Une autre anomalie par rapport au schéma classique concerne les aires portuaires, ou la zone normale d'"eau pure" (IV) ne saurait exister (BELLAN, 1967a, b ; PERES et BELLAN, 1972).

Une zonation très semblable a été décrite en cas de pollution thermique (KHALANSKI et al., 1982) : zone "azoïque" dépourvue de macrobenthos (pouvant manquer si l'élévation de température de l'eau, et sans doute aussi le débit, ne sont pas trop importants) ; zone où le nombre d'espèces est fortement réduit (surtout en été) mais où il ne semble pas que les espèces subsistantes s'accroissent en quantité ; zone où se rétablit plus ou moins graduellement le peuplement "normal".

3.3.2. Substrats durs

Sur les substrats rocheux, dans les milieux superficiels de mer ouverte, il semble que le tableau général de la succession des zones à partir de la source de pollution soit le suivant :

A) Près de la source de pollution, on trouve une zone où végète un macrobenthos très appauvri, essentiellement constitué de balanes.

B) En s'éloignant de celle-ci, on constate une zone de peuplement à faible diversité spécifique ou dominant des moules (*Mytilus edulis* ou *M. galloprovincialis*) ; dans les modes calmes, tout un cortège faunistique se développe dont les éléments les plus constants sont des polychètes du genre *Polydora*, des amphipodes (*Corophium*, *Jassa*, *Bathyporeia*, *Ampelisca*, etc.)

C) Une troisième zone est caractérisée par un enrichissement graduel en espèces d'algues : les Phéophycées et les Rhodophycées non calcifiées deviennent plus abondantes, tandis que les Chlorophycées diminuent ; on passe enfin aux peuplements d'eau pure bien diversifiés.

En profondeur, il semble que le peuplement des zones polluées soit dominé par les Lithothaminées calcifiées, tandis qu'en certains endroits apparaissent des faciès plus particuliers tel celui dominé par le Cnidaire *Parazoanthus* sp. ou des espèces de balanes.

Le peuplement des substrats durs en milieu portuaire comprend, apparemment les quatre compartiments suivants :

- un stock d'espèces vivant normalement en eaux pures mais particulièrement résistantes à la pollution (*Corallina*, *Mytilus*, *Platynereis*, etc.).

- un stock d'espèces liées à la pollution, les mêmes que celles citées dans les zones de mode calme en mer ouverte, auxquelles s'ajoutent dans les zones d'hypersédimentation des espèces indicatrices de pollution de substrats meubles (*Capitella*, *Nereis caudata*, *Staurocephalus rudolphii*, *Tharyx marioni*, *Scoloplos armiger*, etc.).

- un stock d'espèces caractéristiques des salissures (fouling) que l'on rencontre ainsi en eau pure lorsqu'on y immerge ces substrats artificiels.

- un stock d'espèces sciaphiles, qui effectuent dans ces milieux à forte turbidité une remontée bathymétrique importante et d'espèces normalement endobiontes, qui deviennent alors "épibiontes" (ex. *Polydora ciliata*).

3.3.3. Conclusion sur les gradients de pollution

En général donc, dans un biotope sain et équilibré, peuplé par une biocoenose donnée, la perturbation commence toujours par éliminer les espèces les plus caractéristiques de la biocoenose, puisque ces espèces sont celles dont l'écologie est la plus étroitement ajustée à certains intervalles des divers facteurs.

Lorsque la perturbation augmente, ou se prolonge, d'autres espèces sont progressivement éliminées. Les dernières formes macrobenthiques à persister sont celles ayant de larges tolérances vis-à-vis de divers facteurs ambiants et qui, de ce fait, sont plus ou moins ubiquistes. Cela entraîne une monotonie de la zone affectée (faible diversité). Beaucoup d'espèces étant non seulement ubiquistes, mais cosmopolites, il en résulte une relative uniformité des zones polluées dans les diverses régions du globe, ce qui est important car cela permet de définir à l'échelle mondiale un certain nombre d'espèces et d'assemblages de pollution ou dégradation de l'écosystème.

Lorsque la perturbation est très forte, le macrozoobenthos disparaît presque totalement, tandis que le macrophytobenthos est fortement altéré et voit sa biomasse diminuer brutalement. Il ne reste que des organismes de très petite taille (micro et méiobenthos) ou des microorganismes (BELLAN et PERES, 1974).

4. RECOLONISATION APRES PERTURBATION

4.1. Définitions

La recolonisation est définie par PECKARSKY (1986) comme le "processus par lequel des individus ou groupes d'individus s'établissent dans un habitat, créant un réseau d'interactions biotique très complexe". C'est le processus naturel par lequel des organismes s'établissent et se maintiennent dans un biotope préalablement défauné. Elle se réalise dans le benthos, par installation de larves, de juvéniles ou d'adultes, mais elle est due essentiellement à la sédentarisation des larves méroplanctoniques assurant régulièrement le renouvellement des communautés benthiques.

Le recrutement, phénomène sur lequel porte beaucoup de travaux actuels, recouvre en fait, plusieurs processus. En halieutique, le "recrutement" désigne l'entrée dans la phase exploitée. En écologie benthique, on appelle plus souvent "recrutement" la fin de la vie larvaire. GUERIN (1981) en donne la définition suivante : "...l'arrivée de nouvelles larves dans un milieu donné, provoquant ainsi une modification démographique dans le peuplement qui était déjà en place".

Pour les espèces à développement benthoplanctonique, le recrutement est donc la conjugaison des deux phénomènes : fixation ("settlement"), c'est à dire sédentarisation des larves sur le substrat, et métamorphose, l'organisme subissant alors de profondes modifications anatomiques et physiologiques.

Chez les espèces à développement entièrement benthique, le recrutement correspond à la libération des larves du corps parental ou d'autres structures de protection telles que les cocons, dans lesquels elles se sont développées.

D'une façon plus générale, le recrutement peut désigner le phénomène de sédentarisation en lui-même, aussi bien que les tout premiers stades du développement benthique (BACHELET, 1984).

Une perturbation aboutit à la création d'une nouvelle zone offerte au phénomène de la recolonisation. La succession est liée essentiellement à la modification de la composition qualitative des assemblages d'espèces. Elle est fondée entre autres sur des interactions biotiques complexes. Pour comprendre la dynamique de la succession et la

colonisation, il est nécessaire de considérer les propriétés biologiques des taxons constituant ses différentes phases et de considérer leurs interactions soit directes, soit indirectes (comme par exemple la modification du substrat par une première espèce, autorisant l'installation d'une seconde).

La succession qui a lieu à partir de zones nues (c'est à dire préalablement défaunées) ou n'ayant pas subi des modifications par d'autres organismes, a été appelé "succession primaire" (SHURE et RAGSDALE, 1977 ; SMITH, 1980).

La fixation de larves nécessite la présence préalable d'un film bactério-algal sur le substrat, dont la formation se réalise suivant une succession qu'on appelle également "succession primaire". Ce film contient des molécules indispensables à la fixation et à la croissance de larves benthiques.

HORN (1974) définit la "succession secondaire" comme le processus de rétablissement ou restauration d'une communauté similaire à l'original, après une perturbation temporaire. Il mentionne la succession secondaire comme le résultat de la compétition interspécifique ; les espèces pionnières (stratégie "r") sont compétitivement supérieures aux espèces plus tardives (stratégie "K") lors des premières phases, mais elles modifient l'environnement en le rendant favorable aux espèces tardives, qui deviennent à leur tour compétitivement supérieures.

DRURY et NISBET (1973) et HORN (1974) analysent les théories de la succession écologique à la lumière des propriétés des organismes plutôt que de celles des communautés. HORN (1974) approfondit certains points intéressants tels que diversité et succession, stabilité et succession, diversité et stabilité, stratégies adaptatives lors des premières et dernières phases de la succession.

De l'ensemble des travaux effectués ces dernières années se dégagent certains principes méthodologiques de l'étude de la recolonisation benthique.

Une première approche consiste à étudier différentes composantes d'une communauté, pour ceci on peut se limiter sur deux indices importants qui définissent sa structure et organisation : le nombre d'espèces et leurs abondances relatives. Pour cette approche, il faut donc identifier toutes les espèces échantillonnées.

Une deuxième approche peut être au niveau individuel, on examine

alors le comportement et la dynamique de certaines espèces jouant des rôles-clé dans la communauté (espèces dominantes).

Enfin, une troisième approche possible est basée dans le concept de "guilde". Une guilde est un assemblage d'espèces utilisant une ressource particulière ou un groupe de ressources, d'une manière fonctionnelle similaire. Les membres de ces guildes interagissent fortement entre eux et faiblement avec le reste de la biocoenose. Ce niveau d'étude est aussi important et est de plus en plus pris en compte dans les travaux récents, car les "guildes" représentent probablement la scène de la plupart des interactions interspécifiques (DAUER, 1984).

4.2. Conditions de la fixation des larves

Lors des premières études sur les communautés benthiques des fonds meubles, peu d'attention a été donnée aux stades larvaires et post-larvaires, souvent ignorés en raison des conditions d'échantillonnage (taille de la maille de tamisage inadéquate, mauvais pas d'échantillonnage, etc.). Le recrutement était considéré comme une pluie de larves tombant sur le fond au hasard (PETERSEN, 1915, 1918). Un tel procédé pouvait produire un assemblage d'espèces récemment installées très différent du stock d'espèces adultes du milieu environnant (THORSON, 1957).

Les travaux intensifs des dernières années ont montré d'une façon concluante que la plupart des espèces sont restreintes à un certain type de sédiment, et que leur installation est loin d'être aléatoire (PERES, 1967 ; SCHELTEMA, 1971 ; CHIA et RICE, 1978 ; JABLOBSKI, 1986).

Dans la majorité des communautés de fond meuble, les adultes produisent grandes quantités de larves pélagiques (THORSON, 1961). Pendant son séjour dans le plancton, ces larves sont sujets à plusieurs processus biologiques et physiques qui les dispersent et réduisent considérablement leur abondance (MILEIKOVSKY, 1971 ; PALMER et STRATHMANN, 1981).

MORTENSEN (1921) a été le premier à montrer expérimentalement que la fixation des larves dépend du type de substrat : il a constaté que les larves de l'échinoderme *Mellita sexies-perforata* ne se métamorphosent pas avant d'avoir du sable à leur disposition dans le milieu d'élevage. En 1938, MORTENSEN montre la dépendance d'un certain substrat pour trois autres espèces d'échinodermes. Des observations similaires ont été

réalisées chez les larves des huitres (NELSON, 1924) ; des annélides polychètes *Owenia fusiformis* (WILSON, 1932), *Scolelepis fuliginosa* (DAY et WILSON, 1934), *Notomastus latericeus* (WILSON, 1937) et *Melinna cristata* (NYHOLM, 1950).

Les larves peuvent être sélectives dans leur choix du site d'installation. Des études au laboratoire (MEADOWS et CAMPBELL, 1972 ; GRAY, 1974 ; SCHELTEMA, 1974) et des études *in situ* (OLIVER, 1979 ; GROSBERG, 1981) montrent que les larves d'invertébrés benthiques choisissent des sédiments en fonction de la taille des particules, de la microflore existante, et même de la macrofaune, ainsi que d'autres paramètres physico-chimiques (par exemple Eh, présence de H₂S et abondance de matière organique pour *Capitella sp* : CUOMO, 1985).

GRAY (1974) mentionne, dans sa revue synthétique concernant les relations animaux-sédiment, que la plupart des larves présentent une phototaxie positive et nagent en surface. La phase initiale de la sélection du substrat débute à des âges variables selon les différentes espèces, généralement de l'ordre de quelques heures à quelques semaines. Le moment de la sédentarisation arrivé, les larves changent de comportement : elles deviennent phototaxiques-négatives, ce changement les mettant en contact avec le substrat. Les larves de nemertes, polychètes, prosobranches, crustacés, brachiopodes, et échinodermes montrent cet éthologie (THORSON, 1950). Cependant on trouve des exceptions à cette règle : dans la zone intertidale, certaines larves restent phototaxiques-positives, par exemple *Asterias rubens*, *Pygospio elegans*, *Pomatoceros triqueter*, *Spirorbis borealis*, *Mytilus edulis* entre autres.

Les réactions à la lumière peuvent être modifiées par la pression hydrostatique. HARDY et BAINBRIDGE (1951) ont démontré que les larves de décapodes montent en surface lorsque la pression augmente ; la diminution de la pression les conduit à s'enfoncer passivement (RICE, 1964). Ainsi, chez les larves mégalopes de *Carcinus moenas* et les cypris de *Balanus balanoides*, les fluctuations de pression stimulent l'activité natatoire. Cette activité les aide à s'installer dans les substrats intertidaux les plus favorables (KNIGHT-JONES et MORGAN, 1966).

La gravité est un facteur important pour les larves qui ne possèdent pas des récepteurs à la lumière, chez lesquelles la géotaxis négative remplace la phototaxie positive. D'autre part, la salinité est capable

d'influencer les réponses à la lumière : les larves des polychètes s'arrêtent de nager ou deviennent photo-négatives au contact d'eau à salinité réduite.

Une fois que les larves sont en contact avec le substrat, différents facteurs du milieu agissent, parmi lesquels les courants semblent jouer un rôle important. Ainsi les courants faibles stimulent les cypris des balanes à se fixer, alors qu'ils restent libres dans des eaux stagnantes (CRISP, 1955) ; néanmoins les forts courants peuvent empêcher la fixation.

Les larves du polychète *Polydora ciliata* sont sensibles aux courants et y répondent en sécrétant un mucus qui facilite leur ancrage dans les substrats meubles. Les larves d'*Ophelia borealis* sont stimulés à s'attacher aux grains de sable, mais peuvent aussi utiliser les courants pour se détacher si la granulométrie du sédiment ne leur convient pas (WILSON, 1968).

Finalement, les variations dans les réponses des larves à la lumière, la pression, la gravité, la salinité et les courants vont donner des concentrations d'espèces différentes selon les couches horizontales, qui serviront à réduire la compétition et aussi à exposer différents types de substrats à différentes espèces de larves (THORSON, 1957, SCHELTEMA, 1986, HINES, 1986).

Enfin, récemment MAKI et MITCHELL (1985) et MAKI et al. (1988) étudient le rôle que jouent les lectines dans la fixation et métamorphose des larves d'invertébrés marins. Ces auteurs proposent un modèle biochimique comprenant les lectines (protéines et glycoprotéines liant les sucres). Ils montrent que des lectines produites par la surface larvaire "reconnaissent" les glycoconjugués dans l'exopolymère des bactéries marines et s'y associent.

Par ailleurs, BRANCATO et WOOLLACOTT (1982) montrent également que les larves de trois espèces de bryozoaires préfèrent s'installer dans des surfaces couvertes avec des films microbiens. Les lectines semblent aussi jouer un rôle important dans le processus de fixation de *Bugula simplex*, *B. stolonifera* et *B. turrita*.

TUFAIL (1987) réalise une étude sur la couche de 0 à 2 cm de sédiment de l'estuaire de Clyde en Ecosse, elle trouve parmi les principaux organismes de ces communautés microbiennes : des algues bleu-vert (*Schizothrix* sp. et *Agmenellum* sp.), des diatomées pennées

(*Amphora* sp., *Raphoneis* sp.), bactéries (*Cocci* sp., *Bacilli*, *Caulobacter*, *Spirochetes*) et les champignons (*Thraustochytrium* sp.) ainsi que des agrégés des détritiques. Elle mentionne que dans des zones exposées à la lumière on constate une dominance des algues filamenteuses bleu-vert et des diatomées. Elle a constaté aussi que l'abondance des bactéries, méiofaune et carbone organique particulaire diminuent quand les Nématodes augmentent.

On peut s'attendre à retrouver des communautés microbiennes similaires dans notre zone d'étude.

TRAPIDO-ROSENTHAL et MORSE (1986) étudient les médiateurs de la métamorphose chez les larves du gastéropode *Haliotis rufescens*. Parmi les composés induisant la fixation des larves on a le GABA-peptide et l'acide α -aminobutyrique ; le système nerveux des invertébrés contient des synapses qui utilisent le GABA comme neurotransmetteur. Les larves les rencontrent normalement sur les surfaces des algues rouges encroûtantes (MORSE et al., 1984).

Enfin YOOL et al. (1986) constatent qu'une augmentation dans la concentration de K^+ dans l'eau de mer induit l'installation et métamorphoses des larves des mollusques marins : *Phestilia sibogae*, *Haliotis rufescens* et *Astraea undosa* et des larves de l'annélide *Phragmatopoma californica*. L'effet est dépendant de la concentration normale dans l'eau de mer, et spécifique aux ions K^+ . La capacité du K^+ à influencer directement sur le potentiel de membrane est proposé comme une explication de son efficacité pour induire la métamorphose des larves qui sont rencontrées dans divers habitats.

4.3. Historique des études sur la recolonisation benthique de sédiments immergés

Les premières études sur les différents modes d'établissement et de maintien des peuplements macrobenthiques subtidaux ont été abordées dès le début du siècle dans les eaux danoises (PETERSEN, 1913). Mais c'est à partir des nombreux articles et revues de THORSON (1946, 1950, 1955, 1958, 1966) que l'on trouve les principales réflexions sur ces sujets. D'après cet auteur, la composition des peuplements macrobenthiques est fonction des fixations larvaires. L'établissement d'un peuplement se fait sous la dépendance de trois facteurs : (1) attraction du milieu sur les larves méroplanctoniques ; (2) capacité de ces larves à choisir le

substrat qui leur convient et à s'y métamorphoser ; (3) prédation sur les larves au moment du recrutement.

Pour vérifier notamment les hypothèses de THORSON, les modalités de la colonisation, du maintien et de la dynamique des peuplements macrobenthiques sublittoraux de substrat meuble ont fait l'objet d'études expérimentales *in situ*, selon deux directions.

En premier lieu, des expérimentations ont été menées pour étudier les relations trophiques entre les "prédateurs supérieurs" et les invertébrés benthiques, soit en excluant l'action des prédateurs par des systèmes de cages protectrices (revue de synthèse sur ce sujet : PETERSON, 1979), soit à l'inverse en introduisant des prédateurs dans des enceintes ou des cages afin d'estimer leur action de prédation, notamment sur le recrutement larvaire (REISE, 1979 ; RIVAIN, 1983). Nous avons développé ce point au paragraphe 2.4.2 Prédation.

En second lieu, des expérimentations *in situ* et *in vitro* ont consisté à étudier les principaux processus de colonisation benthique ainsi que le maintien à plus ou moins long terme des espèces colonisatrices. C'est ce sujet qui sera abordé ici.

4.3.1. Historique général des expériences en milieux littoral et néritique (d'après DAUVIN, 1983)

THORSON (1946) est le premier auteur à avoir utilisé des collecteurs de larves méroplanctoniques. Ces récipients immergés en pleine eau recueillaient les particules fines en cours de sédimentation, puis les larves méroplanctoniques pouvaient s'y métamorphoser. Après une immersion d'environ six semaines les collecteurs étaient retirés, les post-larves et les juvéniles étaient examinés aussitôt ou gardés en élevage pour des observations ultérieures.

L'ensemble des autres études littorales qui se sont déroulées depuis les années 1970 (Tableau 3), ont nécessité l'utilisation de plongeurs autonomes, ce qui explique en définitive le développement récent de telles approches expérimentales.

En Méditerranée, GUERIN (1970, 1977) et GUERIN et MASSE (1978) ont mis au point une technique d'étude simple et appropriée à l'analyse de la fixation de larves méroplanctoniques dans des petites enceintes faisant office de collecteurs. Ces auteurs se proposaient d'étudier l'établissement des espèces (période d'installation des larves) et leur

maintien (vitesse de croissance ; acquisition de leur maturité ; mortalité). Pendant la même période, plusieurs expérimentations à partir d'enceintes beaucoup plus volumineuses ont été menées en Baltique (SARNTHEIN et RICHTER, 1974 ; RICHTER et SARNTHEIN, 1977 ; BRUNSWIG et al., 1976 ; ARNTZ et RUMOHR, 1982). L'ensemble de ces structures expérimentales ont été réalisées dans le cadre du "Benthosgarten" : étude de l'établissement de peuplements benthiques dans des conditions contrôlées dans la Baie de Kiel, du fait de la difficulté d'étudier les peuplements en place. Ces différents auteurs s'étaient également donné pour but l'étude de la succession d'espèces dans des expérimentations de longue durée ainsi que la dynamique des principales espèces établies.

Afin de vérifier notamment l'origine du contenu des collecteurs (individus recueillis au stade larvaire ou autres), BHAUD et al. (1981) ont utilisé des enceintes vides, placées au niveau du fond pendant de très courtes périodes ; ils ont également testé trois distances au-dessus du fond à différentes profondeurs d'immersion.

Parallèlement aux travaux menés en Méditerranée et en Baltique, Mc CALL (1977), GRASSLE (1977), SANTOS et SIMON (1980), ZAJAC et WHITLACH (1982) et BELL et DEVLIN (1983), ont entrepris des expérimentations sur la côte Atlantique des Etats-Unis qui avaient toutes pour but d'analyser les processus de recolonisation de substrat vierge. Sur les côtes Pacifiques des Etats-Unis, ALLDREDGE et KING (1980) ont étudié les migrations nyctémérales de l'endofaune et de l'épifaune à partir d'immersion de collecteurs ; dans la même région HANNAN (1981) a comparé la composition qualitative et quantitative des post-larves de Polychètes fixées dans des collecteurs suspendus au-dessus du fond à celle établie sur le peuplement en place.

Le tableau 3 présente la liste des "expérimentations *in situ*" recensées à ce jour, avec les principales caractéristiques des structures mises en place. Des différences notables dans les techniques et les méthodes utilisées apparaissent aussitôt :

- les collecteurs ronds ou quadrangulaires sont construits en bois, PVC, plexiglas ou éternit ; leurs surfaces varient considérablement d'un auteur à l'autre : de 27 cm² à 15 000 cm² (le prix des petites enceintes est souvent modique mais dans le cas du "Benthosgarten" (ARNTZ et RUMOHR, 1978), le financement global de l'opération a été très élevé) ;

TABLEAU 3

Synthèse de colonisation macrobenthique de substrat meuble (modifié d'après Dauvin, 1984).

| AUTEURS | REGION | PROFONDEUR | Surface de la structure unitaire à coloniser en cm ² | Type de sédiment utilisé | Taille du tamis utilisé en µm | TEMPS DE COLONISATION |
|--------------------------------|---|--|---|---------------------------------------|-------------------------------|---|
| Thorson, 1946 | Oresund Baltique | 16 m - 18 m collecteurs à 1-0m au dessus du fond | 7 | Collecteurs vides | - | 6 semaines |
| Guérin, 1970 | Marseille Méditerranée | 4,5 - 15 m | 38 | Sable légèrement vaseux | 200 | 3 - 16 mois |
| Grassie et Grassie, 1974 | Wild Harbor Massachusetts Atlantique | 3 m | 2 500 et 10 000 | Vaseux | 297 | 18 mois |
| Sarnthein et Richter, 1974 | Baie de Kiel Baltique | 11, 15 et 19 m collecteurs à 2,5 et 3 m au dessus du fond | 3 959 | Vase, sable fin et graviers | 83 | Prélèvements mensuels 78 ou 314 cm ³ pendant 2 ans |
| Brunswig et al., 1976 | Baie de Kiel Baltique | 10 m | 10 000 | Sable fin vaseux | 707 | 3 ans. Prélèvements mensuels de 190 cm ³ au cours de la 1ère année, puis de 0,3 m ² |
| Grassie, 1977 | Buzzards Bay Massachusetts, Atlantique | 10 m | 210 | ? | 297 | 2 mois |
| Grassie, 1977 | Océan Atlantique | 1 760 m | 2 500 | ? | 297 | 2 mois |
| Richter et Sarnthein, 1977 | Baie Kiel, Baltique | 11 à 10 m 2 à 4 m au dessus du fond | 4 000 | Vase et graviers | 63 | 6 mois |
| Guérin et Mossé, 1978 | Marseille Méditerranée | 4,5 - 40 m 1 série de collecteurs à 0,3 m du fond | 58 | Sable fin terrigène légèrement vaseux | 1 000 | 1 - 13 mois |
| Mc Call, 1978 | Long Island Sound Connecticut Atlantique | 14 - 15 m plusieurs séries de collecteurs vides à 0,15; 1; 2 et 3 m au-dessus du fond | 1 000 | Vase | 297 | 10 jours à 1 an |
| Santos et Simon, 1980 | Hillsborough Bay Florida Atlantique | 4 - 5 m 0,5 cm au dessus du fond | 27 | Vase | 250 | 7 jours - 3 ans |
| Aldredge et King, 1980 | Golfe de Californie Californie Pacifique | 3 - 5 m 0,63 m au dessus du fond | 726 | Sable fin | - | 2 heures |
| Desbryères et al., 1980 | Golfe de Gascogne Océan Atlantique | 2 160 m | 314 | Vase | 250 | 6 mois |
| Hannan, 1981 | Monterey Bay Californie Pacifique | 14 m 1 m au dessus du fond | 10 et 180 | Vide et ? | 250 | 13 - 16 jours |
| Grant, 1981 | Caroline du Sud Atlantique | 0,6 m | 807 | Sableux | 1 000 | 1 mois |
| Dhaud et al., 1981 | Banyuls S/Mer Méditerranée | 15 - 35 m plusieurs séries de collecteurs vides à 0,1; 0,8 et 1,10 m au-dessus du fond | ? | Vide | ? | 4 - 12 jours |
| Arntz et Rumohr, 1982 | Baie de Kiel Baltique | 20 m 0,4 m au dessus du fond | 15 000 | Sable fin vaseux | 1 000 | 12 - 36 mois |
| Zajac et Whitlatch 1982a 1982b | Long Island Sound Connecticut Atlantique | Zone subtidale | 2 290 | Vase et sable | 297 | carottages de 9 cm ² 14 - 57 jours 14 - 423 jours |
| Hell et Devlin, 1983 | Tampa Bay Floride Atlantique | Zone subtidale | 100 | Sable vaseux | 63 à 500 | 7,5 à 25 h |
| Dauvin, 1983 | Baie de Morlaix Manche | 30 m plusieurs séries de collecteurs vides à 0,40; 0,65; 0,90 et 1,15 m du fond | 58 | Sable fin vaseux | 710 | 1 à 12 mois |
| Stora, 1983 | Canal de Garonne, Méditerranée | 3 m | 650 | Sablo-vaseux | 1 000 | 13 mois |
| Díaz-Castaneda, 1984 | Toulon Méditerranée | 5 m | 675 | Sable vaseux | 1 000 | 1 à 12 mois |
| Winiecki et Burrell, 1984 | Gulf d'Alaska Pacifique | 15 m | 100 | Vase | 500 | 7 à 78 semaines |
| Mattson et Notini, 1985 | Suède Baltique | 10 m | 240 | Vase | 500, 1000 | 16 mois |
| Watzin, 1986 | Caroline du Nord Atlantique | 1 m | 100 | Sable légèrement vaseux | 63, 150, 500 | 1 à 12 mois |
| Bondsdrorff et Osterman, 1987 | Aland Archipelago Baltique | 1,5 m | 1200 | Sable vaseux | 500 | 1 à 52 semaines |
| De Witt, 1987 | Long Island, New York Atlantique | 1,5 m | 93 | Vaseux | 250 | 8 à 12 heures |
| Thrush et Roper, 1988 | Manukau Harbour, Nouvelle Zélande Mer de Tasman | Zone intertidale | 177 | Vaseux | 500 | 10, 20, 30 jours |
| Bosselman, 1988 | Helgoland Mer du Nord | 25 m | 20 | Sable | 100 | 18 mois |
| Ce travail | Dunkerque Mer du Nord | 8 m | 1000 | Vaseux | 500 | 15 mois |

- les collecteurs sont placés soit au niveau du fond : ouverture juste à la surface du sédiment (ZAJAC et WHITLACH, 1982 ; BELL et DEVLIN, 1983) ou dépassant légèrement au-dessus du sédiment en place (GUERIN, 1970), soit surelevés par rapport au fond (DIAZ-CASTANEDA, 1987, 1988). Certains auteurs (SARNTHEIN et RICHTER, 1974 ; GUERIN et MASSE, 1978 ; BHAUD et al., 1981) ont d'ailleurs testé les différences de la colonisation en fonction de la distance par rapport au fond ;

- le sédiment transposé dans les collecteurs est rendu azoïque par congélation ou dessiccation ; les sédiments le plus souvent utilisés sont les vases et les sables (SARNTHEIN et RICHTER, 1974 et GUERIN et MASSE, 1978 ont testé dans leurs expériences plusieurs sédiments).

Dans la plupart des études, le contenu des collecteurs est protégé par une maille afin d'éviter la prédation par les poissons, les astéridés et les crustacés décapodes ; la durée d'immersion est très variable : de 2 h à 3 ans ; la maille du tamis utilisée pour recueillir les benthontes fixés dans les collecteurs varient également considérablement : de 63 μ à 1000 μ . Elle permet dans certains cas de retenir des post-larves venant juste de se métamorphoser. Dans d'autres cas au contraire, elle ne convient que pour la récolte de juvéniles ou d'adultes d'espèces de petite taille.

Les facteurs temps de colonisation et taille du tamis conditionnent fortement l'interprétation des résultats.

Une analyse plus détaillée des nombreux travaux réalisés en ce sens entre 1974 et 1988 est donnée en Annexe I du présent chapitre.

4.3.2. Expériences menées sur des points particuliers

Certaines expériences ont recherché l'influence de la méthode de défaunation du sédiment utilisé, ou de l'origine du sédiment prélevé si celui-ci est défauné au départ. On peut les classer selon la méthode de défaunation appliquée aux sédiments : congélation (- 20 à - 30°C) dans les travaux en zone côtière de GRASSLE et GRASSLE, 1974 ; GRANT, 1981 et SAVIDGE et THAGON, 1988 ; en mer profonde on a ceux de GRASSLE, 1977 et DESBRUYERES et al., 1980, dessiccation (50 à 110°C) dans les travaux de HANNAN, 1981 ; STORA, 1983 ; DAUVIN, 1984).

SARNTHEIN et RICHTER, 1974 et MATTSON et NOTINI, 1985 ont utilisé du sédiment d'origine terrestre. D'autre part, certains auteurs ont employé

des sédiments sableux ou vaseux ayant été défaunés par des phénomènes naturels : soit par anoxie estivale (SANTOS et SIMON, 1980 ; SANTOS et BLOOM, 1980, 1983 ; WU, 1982), soit par une marée rouge (DAUER et SIMON, 1976).

HILY (1983) étudie dans la baie de Brest, la recolonisation benthique après dragage.

Certains auteurs ont tenté des modélisations concernant la colonisation benthique : PAPADAKIS, 1976 ; d'autres les différentes stratégies de dispersion et colonisation larvaire : OBREBSKI, 1979 ; CABIOCH et al., 1984.

Enfin, d'autres chercheurs ont étudié plus récemment, des substances dérivées ou non des films bactério-algaux capables d'induire l'installation et métamorphose larvaires des polychètes et mollusques : CUOMO, 1985 ; MAKI et MITCHELL, 1985 ; MAKI et al., 1988 ; HADFIELD, 1986 ; YOOL et al., 1986 et TRAPIDO-ROSENTHAL et MORSE, 1986.

Des expérimentations *in situ* concernant les substrats meubles ont été menées dans les côtes atlantique et pacifique des U.S.A. (WOODIN, 1974, 1978, 1981 ; WINIECKI et BURRELL, 1984 ; WATZIN, 1983, 1986 ; RHOADS et al., 1977, 1978 ; VIRNSTEIN, 1977), dans la Mer du Nord (REISE, 1978) et dans la Mer Baltique de telles expériences ont été effectuées par BRUNSWIG et al., 1976 ; ARNTZ et RUMOHR, 1978, 1982 ; BONSDORFF et OSTERMAN, 1985 ; MATTSSON et NOTINI, 1985). Voir Annexe I.

4.3.3. Expériences en milieu abyssal : effet de la profondeur

Les études publiées sur la colonisation suggèrent que l'exploitation et occupation des substrats perturbés à grandes profondeurs est très différent de celle qui a lieu dans des zones peu profondes (Tableau 4). En effet, dans les zones peu profondes, l'abondance du milieu environnant (background abundance) est atteint généralement dans quelques mois (DAYTON et OLIVER, 1980 ; THIESTLE, 1981 ; ZAJAC et WHITLATCH, 1982 ; DIAZ-CASTANEDA, 1984, 1987 ; LEVIN, 1984).

A grande profondeur au contraire, la vitesse de recrutement dans des sédiments azoïques est très lente et les espèces structurantes de la communauté (background species) ont besoin de plusieurs mois ou années pour atteindre l'ordre des valeurs du milieu environnant, dans les récipients contenant du sédiment défauné.

Trois expérimentations ont été conduites en zone abyssale atlantique

pour aborder les phénomènes de colonisation d'un sédiment profond (GRASSLE, 1977, 1978 ; DESBRUYERES et al., 1980 ; LEVIN et SMITH, 1984).

Cependant, les résultats de GRASSLE et de DESBRUYERES et al. sont un peu contradictoires : en effet, dans le premier cas la colonisation apparaît très lente (160 inds./m² au bout de 2 mois, 550 inds/m² après 26 mois d'immersion) ; à l'inverse dans le second cas, la colonisation semble beaucoup plus rapide : 4942 inds/m² au bout de 6 mois (installation essentiellement des polychètes, surtout d'une *Prionospio sp.*).

TABLEAU 4 : ETUDES EXPERIMENTALES DE COLONISATION BENTHIQUE EN MER PROFONDE

| Site | Profondeur (m) | Surface des containers à coloniser (cm ²) | Traitement utilisé | Temps de colonisation (mois) | Références |
|-----------------------|----------------|---|---|------------------------------|--|
| Atlantique Nord-Ouest | 1800 | 2500 | Sédiment autochtone azoïque, protégé ou non par des cages. Sphères en verre avec nourriture pour poissons, protégé par une cage | 2 - 26 | Grassle, 1977 Grassle et Morse-Porteous, 1987 |
| Atlantique Nord-Est | 3640 | 2500 | Sédiment autochtone azoïque protégé ou non par des cages. Sphères en verre avec nourriture pour poissons, protégé par une cage, plus sédiment autochtone (non traité) | 2 - 59 | Grassle et Morse Porteous, 1987 |
| Atlantique Nord-Est | 2160 | 314 | Sédiment autochtone azoïque Sédiment littoral azoïque | 6 - 11 | Desbruyeres et al. 1980 Desbruyères et al. 1985 |
| Atlantique Nord-Est | 4150 | 314 | Sédiment autochtone azoïque Sphères en verre Sphères en verre, enrichis avec bactéries, phytoplancton, ou agar | 6 - 11 | Desbruyères et al. 1985 |
| Pacifique Est | 1300 | 2500 | Sédiment autochtone azoïque Sédiment autochtone azoïque avec varechs | 5 | Levin et Smith, 1984 |

4.3.4. Expériences *in vitro*

Parallèlement à ces études *in situ*, un certain nombre d'expériences a été mené *in vitro* : REISH et BARNARD (1960) ; MEADOWS et WILLIAMS (1963) ; MEADOWS (1964a, b) ; WILSON (1968) ; BELLAN et al. (1972) ; MEADOWS et CAMPBELL (1972) ; GRASSLE et GRASSLE (1974) ; SCHELTEMA (1974) ; GRAY (1974) ; HARDFIELD (1977, 1984) ; GRASSLE et al. (1978) ; OLIVER et al. (1982) ; BRANCATO et WOLLACOTT (1982) ; STORA (1982) ; YULE et CRISP (1983) ; ECKMAN (1983) ; HANNAN (1984) ; MORSE et MORSE (1984) ; ZAJAC (1985) ; CUOMO (1985) ; LUCKENBACH (1986) ; PAWLIK (1986) ; YOOL et al. (1986), etc.

Parmi les études *in vitro* concernant l'écotoxicologie des métaux lourds on trouve les travaux de JONES (1975) ; SULLIVAN (1977) et MAC LEESE (1974) pour le cuivre, VERNBERG et VERNBERG, 1972 ; NELSON et al., 1977 pour le mercure, JONES, 1975 pour le plomb et le zinc, etc.

A court terme, des expériences ont été conduites sur des Polychètes, BELLAN et al. (1969), FORET-MONTARDO (1970) ; STORA (1972), sur des Mollusques par FORET-MONTARDO (1970) et sur des Crustacés Isopodes et Amphipodes par KAIM-MALKA (1972a, b, c, 1973, 1980).

A long terme, BELLAN et al. (1971, 1972) et FORET (1974) démontrent que les détergents ont des conséquences néfastes sur le cycle de développement des Polychètes *Scolelepis fuliginosa* et *Capitella capitata*. Dans des expériences similaires conduites sur *Paracentrotus lividus*, TAHVILDARI-DAMOUI (1977) aboutit aux mêmes conclusions.

A l'exception de quelques travaux REISH (1970) ; STORA (1972) ; LADJAL (1977) ; KAIM-MALKA (1980), les espèces étudiées et les expériences réalisées sont rarement en relation directe avec des études sur la distribution et la dynamique de ces espèces *in situ*.

5. Descriptions récentes de recolonisation benthique en milieu naturel

Des successions écologiques ont été décrites lors de la colonisation de substrats durs et de substrats meubles.

5.1. Colonisation des substrats durs par les organismes benthiques ("fouling")

Les bateaux, les tuyauteries diverses et tout objet artificiel ou

naturel immergé en mer ont leur surface rapidement colonisée par les organismes marins. Ce type de colonisation a un impact économique qui a suscité un grand nombre d'études (BELLAN-SANTINI, 1970 ; CASTRIC-FEY, 1977, 1984 ; BELLAN, 1980 ; DYGERT, 1981 ; HARVEY, 1981 ; FIELD, 1982, etc.). Les communautés responsables sont des communautés de substrat dur qui couvrent une proportion considérable du fond marin côtier.

L'invasion microbienne est le processus initial (succession primaire) (MITCHELL, 1978). En 24 heures environ, un substrat vierge peut être envahi par diverses bactéries en forme de bâtonnets. Dans un laps de 2 à 4 jours on constate un enduit formé de bactéries et de particules détritiques mêlées dans une matrice constituée de polysaccharides insolubles de haut poids moléculaire (DEMPSEY, 1981). 4 à 7 jours plus tard on peut trouver un film bactérien épais mélangé de diatomées pennées, et environ 2 semaines plus tard on trouve des protozoaires broutant la microflore. Les polysaccharides et les glycoprotéïnes secrétés par les microbes peuvent être chimiquement impliqués dans l'induction de la fixation de plantes et animaux plus grands (KIRCHMAN, et al., 1982) mais il peut y avoir aussi un effet adhésif du film bactérien, favorisant la fixation des particules passives (VALIELA, 1984).

Le développement de la communauté est difficile à prévoir car il dépend de la disponibilité des larves. Le recrutement larvaire varie de façon importante d'une année à l'autre : la composition initiale de l'assemblage benthique est donc variable. SUTHERLAND (1978) montre que sur les côtes de Caroline du Nord, de nouvelles zones dénudées apparaissent après broutage par des oursins (*Arbacia punctulata*). Des larves du bryzoaire *Schizoporella unicornis* colonisent ces zones dénudées et une fois établis, les adultes peuvent empêcher jusqu'à un certain point l'installation d'autres espèces. Néanmoins les larves de *Styela plicata* sont de bons compétiteurs pour l'espace et colonisent lentement les petits espaces laissés par les bryzoaires, finissant par les remplacer après environ 2 ans. Les *Styella* adultes sont de bons compétiteurs et empêchent d'autres espèces de s'implanter.

Plusieurs expériences montrent que dans les communautés de substrat dur, l'inhibition d'une espèce par une autre, dans une séquence de colonisation ou succession est un évènement très courant. Mais l'inverse peut être vrai : la colonisation par des espèces pionnières peut faciliter l'installation d'autres espèces (DEAN et HURD, 1980 ; GALLAGHER

et al., 1983).

Dans les eaux côtières tempérées, riches en nutrilités (nombreuses larves disponibles pour occuper les zones libres), les substrats vierges sont presque totalement envahis en 2 à 3 mois (SCHOENER et SCHOENER, 1981). Les espèces coloniales s'étendent rapidement par reproduction asexuée et occupent la plupart de l'espace disponible. Les espèces solitaires s'installent aussi, mais l'espace qu'elles occupent dépend alors de la vitesse de croissance des individus. Cependant après un an environ, les espèces solitaires finissent par couvrir également la plupart de l'espace.

Le modèle d'installation et de succession en zones tropicales côtières, pauvres en nutrilités, est apparemment différent (JACKSON, 1977). La colonisation des surfaces libres est lente, peut être en raison des faibles densités larvaires disponibles pour coloniser et d'une croissance lente due à un apport pauvre en nourriture. Même après 6 mois la moitié des surfaces vierges peut être encore nue. Les espèces solitaires prédominent tôt dans la succession et sont remplacées plus tard par des espèces coloniales, proliférant par croissance latérale.

BELANGER et CARDINAL (1977) étudient les stades initiaux de colonisation de substrats durs dans la Baie des Chaleurs, au Québec. Ils immergent des lames de verre (2,5 cm x 7,5 cm) par 6 m de profondeur, pendant des périodes allant de 7 jours à 3 mois. La colonisation initiale a lieu par des algues (90% des organismes fixés) : essentiellement des stades unicellulaires, des germinations d'algues benthiques et diverses espèces de diatomées pennales (*Cocconeis costata*, *C. scutellum*, *Fragilaria construens*, etc). Les auteurs constatent au long de l'étude, un processus de remplacement d'espèces.

HIRATA (1986, 1987) a effectué un travail expérimental sur la succession d'algues et invertébrés sédentaires, dans la baie de Nabeta au Japon. Pour ceci, il immerge des plaques de béton par 1, 2,5, 4 et 5,5 m de profondeur. Il analyse les changements d'espèces benthiques pendant la succession (2 à 37 mois d'immersion). 28 espèces d'invertébrés ont colonisé les plaques ; leur succession a été divisée en 3 stades :

- le stade 1 est caractérisé par les premiers colonisateurs, *Balanus trigonus* et *Dexiospira foraminosus*,
- le stade 2 par l'ascidie *Diplosoma mitsukurii* et
- le stade 3 par l'huitre *Crassostrea nippona*.

L'auteur observe que les premiers colonisateurs sont dominés par des ascidies coloniales, bryozoaires et éponges qui sont recrutées plus tardivement. Ces changements spécifiques affectent la structure du peuplement ; d'autre part, ils varient selon la profondeur. A 1 et 2,5 m de profondeur, *C. nippona* domine finalement le peuplement, en revanche à 4 m *C. nippona* diminue alors que *B. trigonus*, *D. mitsukurii*, les bryozoaires *Watersipora subovoidea* et *Amathia distans* augmentent considérablement ; enfin par 5,5 m, *C. nippona* n'apparaît pas tandis que *Megabalanus volcano*, *M. rosa*, *B. trigonus*, *W. subovoidea* et *A. distans* deviennent dominantes.

OSMAN (1977) dans une étude similaire observe différents scénarios de colonisation selon la date d'immersion. Ainsi la date à laquelle la perturbation a lieu ou à laquelle le substrat vierge est disponible pour la colonisation, détermine des assemblages d'espèces différentes, avec des espèces dominantes et structurantes distinctes.

5.2. Colonisation des substrats meubles

L'apparition des zones défaunées ouvertes à la recolonisation est un évènement fréquent dans l'écosystème benthique. Presque toujours ces zones "disponibles" induisent l'arrivée massive d'un nombre réduit d'espèces opportunistes, essentiellement des polychètes (GRASSLE et GRASSLE, 1974 ; THIESTLE, 1981 ; DIAZ-CASTANEDA, 1984, 1987). La recolonisation d'un habitat benthique après arrêt de la pollution illustre le processus. Après l'augmentation initiale de certaines espèces opportunistes, il y a une augmentation de la diversité quand plusieurs des espèces moins opportunistes deviennent relativement plus importantes. Après ce pic de diversité, il peut y avoir une exclusion compétitive ayant comme résultat une baisse de diversité. Ultérieurement, la diversité peut changer encore en fonction de la saison, du climat et de la disponibilité en larves du milieu (SANDERS et al., 1980).

RHOADS et al. (1978) ont étudié la colonisation des substrats meubles en plaçant des containers remplis de sédiment azoïque dans le fond marin et en suivant les changements faunistiques. Ils ont étudié aussi la colonisation des zones de rejet des dragages.

Dans les deux expérimentations les sédiments défaunés ont été envahis par diverses larves. Les premiers colonisateurs sont de petite taille en général et présentent des taux de croissance rapides ; ils

atteignent des densités très élevées. Cependant ils ont aussi des mortalités élevées et la population se renouvelle rapidement.

Les densités élevées des opportunistes épuisent les ressources et diminuent le "carrying capacity" du milieu (GRASSLE et GRASSLE, 1974). La polychète *Capitella capitata* est un opportuniste typique, présentant ce type de comportement.

Les premiers colonisateurs ont tendance à se nourrir à partir des particules suspendues près du fond ou récemment sédimentées ; ils habitent près de l'interface eau-sédiment et peuvent constituer des agrégations denses de tubes. Puisque les tubes sont peu profonds, le pompage d'eau affecte les propriétés géochimiques d'une couche très fine de sédiment. Les espèces pionnières sont facilement accessibles aux prédateurs (poissons et crustacés) car elles habitent près de la surface, et ceci est une des raisons pour lesquelles elles ont des taux de mortalité élevés.

Par contre, les derniers colonisateurs sont moins abondants, de plus grande taille et ont des taux de croissance plus lents. Ils ont des taux de mortalité plus bas car ils tendent à vivre enterrés dans le sédiment, et sont donc moins accessibles aux prédateurs.

Les colonisateurs tardifs sont typiquement des dépositivores et des carnivores. Par bioturbation ils arrivent à modifier de manière importante les caractères physico-chimiques des sédiments jusqu'à une profondeur d'environ 20 cm (ALLER, 1980). La bioturbation favorise le développement d'une importante biomasse bactérienne dont peuvent se nourrir les animaux. Les pelotes fécales sont colonisées par les microbes : la défécation des organismes benthiques aide donc à maintenir une activité microbienne relativement élevée.

Les modifications du Eh des sédiments pendant la colonisation et l'établissement de la faune benthique modifient aussi la dynamique de nutrilités. En ce qui concerne l'azote, l'oxydation favorise le changement d'une phase dominée par l'ammonium vers une phase dominée par les nitrates (ALLER, 1980).

Les mécanismes de remplacement d'espèces sont variés. Certaines espèces peuvent retarder la succession, comme par exemple en mangeant, une fois établies, des larves qui se fixent plus tard qu'elles (WILSON, 1980). Par ailleurs, les suspensivores typiques des premières phases de la succession peuvent être enterrés lors de bioturbations par les espèces

suivantes, surtout dépositives (RHOADS et YOUNG, 1971).

Dans de nombreux autres cas, certaines espèces facilitent l'installation d'autres. Des expériences menées au Puget Sound (Etats Unis) montrent que la présence de polychètes tubicoles augmente le recrutement d'autres polychètes, bivalves et oligochètes (GALLAGHER et al., 1983).

ZAJAC et WHITLATCH (1982, a et b) étudient de manière approfondie les réponses de la macrofaune benthique de substrat meuble à une perturbation. Ils analysent d'abord les variations spatiales et temporelles du processus de recolonisation, puis examinent ces mêmes variations lors de la succession écologique. Ils concluent que les processus physiques et biologiques déterminant la succession écologique sont 1) la date de la perturbation, 2) l'habitat dans lequel la perturbation a lieu, 3) la périodicité de reproduction des espèces, 4) la dynamique des populations constituant le stock de recolonisateurs, 5) les facteurs abiotiques et biotiques, par exemple l'espace et la nourriture disponibles en liaison avec les quatre aspects précédents.

6. Théorie et Modélisation de la succession écologique : approche de ZAJAC et WHITLATCH (1985)

Ces auteurs proposent 3 explications de la dynamique de la succession sur fonds meubles :

a) Explication par le milieu environnant. Les réponses de la macrofaune à une perturbation et à la dynamique de succession qui s'ensuit peuvent être expliquées par l'adaptation des espèces aux conditions abiotiques mises en place par la perturbation, et par les changements de ces conditions au cours de la succession. Les changements de la composition spécifique reflètent donc les adaptations et réponses des espèces à un milieu changeant.

b) Explication par les cycles de vie. Les cycles de vie vont contrôler l'apparition et la dominance des espèces dans les séquences de la succession écologique. Les espèces à taux de reproduction élevés et à dispersion importante des larves sont adaptées à exploiter d'une manière opportuniste une zone récemment perturbée ; ils seront donc les premiers recolonisateurs après la perturbation.

c) Explication par les interactions biotiques. Cette explication a généralement été laissée à l'arrière-plan, la plupart des travaux étant centrés sur les deux premiers mécanismes. Ce n'est que récemment que des auteurs s'y sont intéressés, et ont tenté de les modéliser. On introduit en général dans ces modèles trois types d'interaction : tolérance, inhibition et facilitation. On espère que ces modèles permettront de trancher entre des hypothèses différentes concernant par exemple la nature de la communauté climax, ou le déterminisme de la communauté pionnière (par exemple, les espèces opportunistes répondent-elles plutôt à l'absence de compétition ou à un niveau élevé de ressources ?). ZAJAC et WHITLATCH proposent l'application des modèles développés par CONNELL et SLATYER (1977), montrant comment l'interaction entre espèces peut moduler la succession. Ils établissent par exemple un modèle de facilitation de la succession : une fois les polychètes tubicoles établis, à l'issue de la phase initiale de la recolonisation, les colonisateurs ultérieurs peuvent s'installer dans la zone perturbée grâce à la présence des tubes qui changent favorablement les conditions de flux hydrauliques (GALLAGHER et al., 1983).

PAPADAKIS (1976) présente une revue sur les processus de colonisation benthique et propose un modèle basé sur divers paramètres (vitesse d'immigration, mortalité, biomasse, etc). Il conclue que le modèle développé présente certaines limitations inhérentes à lui-même et aux données nécessaires pour son utilisation, néanmoins il est un outil conceptuel qui aide à mieux comprendre les processus de restauration.

L'intégration de ces modèles aux recherches futures, qu'ils introduisent la facilitation ou l'inhibition aidera sans doute à l'interprétation de la dynamique de succession des communautés de fond meuble et dur.

Conclusion

En conclusion, les études par observation et expérimentation, de succession écologique en milieu meuble après une perturbation ont suscité de très nombreux travaux, dont beaucoup sont récents et sont interprétés dans le cadre de la théorie écologique des successions. Notre travail apporte une pierre à cet édifice en étudiant expérimentalement la recolonisation, dans deux mers différentes, de sédiments défaunés par la pollution.

DEUXIEME PARTIE :

SITES ETUDIES
ET LE PROBLEME DE LA POLLUTION
MATERIEL ET METHODES

DEUXIEME PARTIE

MATERIEL ET METHODES

SITES ETUDIES ET LE PROBLEME DE LA POLLUTION

1. SITES ETUDIES

1.1. Méditerranée

Nos échantillons de sédiment ont été prélevés dans une zone azoïque de l'étang de Berre, et transplantés en baie du Lazaret (rade de Toulon). Voir Figure 1.

1.1.1. Description des sites étudiés

1.1.1.1. Le milieu d'origine des sédiments azoïques : l'Etang de Berre.

L'étang de Berre (Fig. 2) est le plus grand étang méditerranéen français (15500 ha). Sa profondeur maximale est de 9,5 m. Il reçoit, par un canal de dérivation, les eaux de la Durance, qui dessalent considérablement le milieu. La seule communication avec la mer est le canal de Caronte d'une profondeur de 9 m.

L'étang est bordé par un complexe industriel important, qui fait de ce milieu littoral l'un des milieux les plus pollués de France.

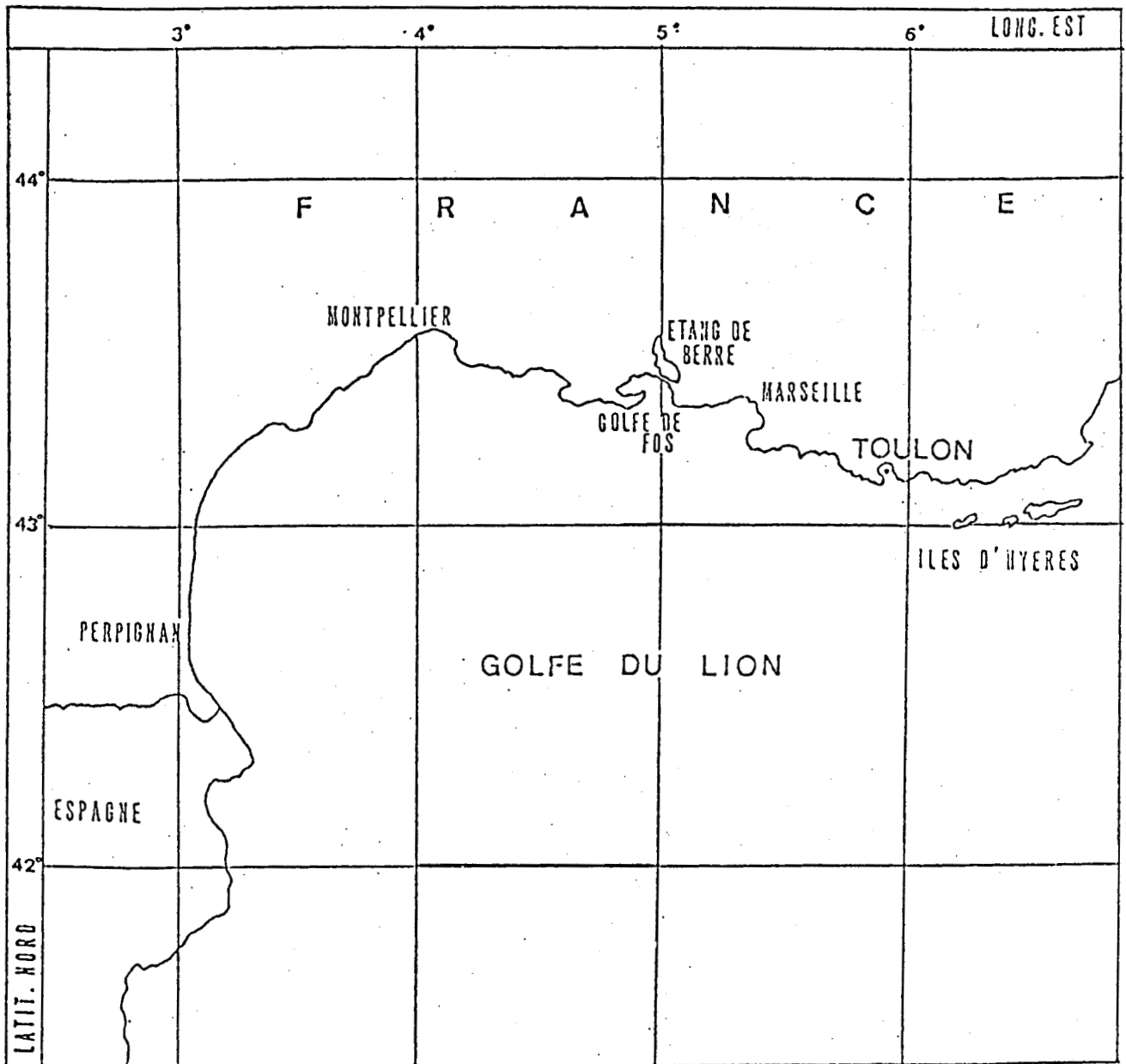
Ses caractères hydrologiques, sédimentologiques et bionomiques ont fait l'objet de nombreux travaux antérieurs de l'Université d'Aix-Marseille et de la Station Marine d'Endoume, ce qui permet aujourd'hui de l'aborder ayant une connaissance très précise du milieu et de son peuplement.

- L'hydrologie a fait l'objet de nombreuses études : H.J. MINAS (1961), M. MINAS (1970, 1973, 1974, 1976), BLANC et al. (1967), KIENNER (1969).

- Les sédiments ont été étudiés par M. MINAS (1964), ROUX (1976), CHAMLEY (1976), ARNOUX (1978).

- Le domaine pélagique et la production primaire par M. MINAS (1973) et KIM (1981).

- Le domaine benthique a été étudié par HUVE (1960), RIOUALL (1972), HUVE et al. (1973), LEDOYER (1962, 1966, 1968). KERAMBRUN (1970), MASSE (1971), BELLAN (1972), BELLAN et STORA (1976), STORA (1976a, b, 1982),



EXTRAIT DE LA CARTE N° 5016 DU SERVICE
HYDROGRAPHIQUE DE LA MARINE.

E : 1/1070000

Fig. 1 : Situation géographique de la Rade de Toulon et de l'Etang de Berre.

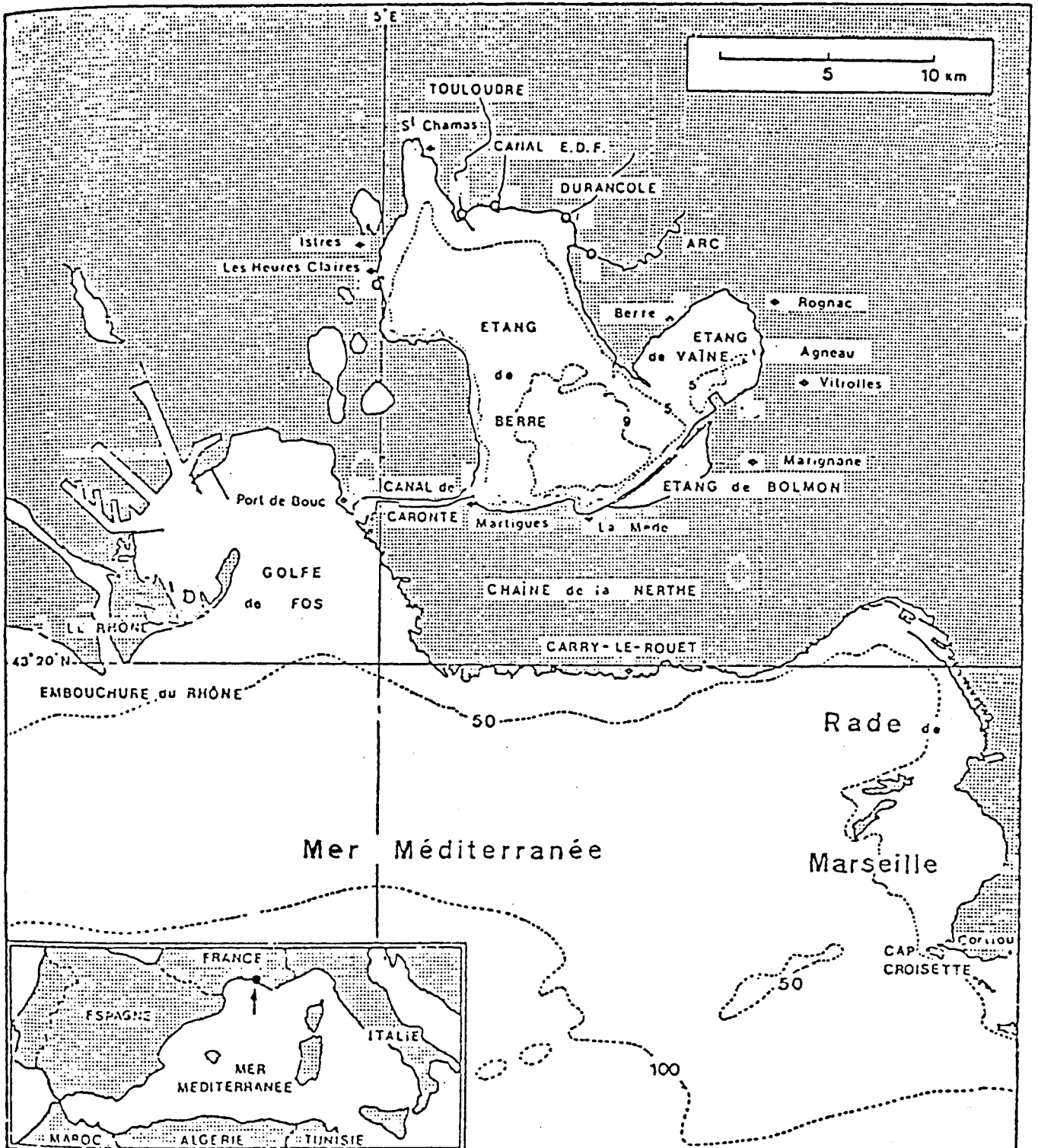


Fig. 2 : Situation géographique de l'Etang de Berre et du Golfe de Fos.
(in Kim, 1981)

ARNOUX et STORA (1979), CATSIKIS (1980), STORA et ARNOUX (1983).

Les polluants par les recherches C.E.A. (1972), ARNOUX (1976, 1978).

L'accumulation sur le fond de matière organique, qui s'y dégrade, provient de deux sources :

- une production primaire importante dans la couche d'eau, aboutissant à une accumulation de MO qui, se dégradant ensuite, crée un déficit d'oxygène allant en été jusqu'à l'anoxie complète d'une très grande partie de l'étang, dont les sédiments sont par conséquent périodiquement défaunés.

- une pollution organique due aux déchets domestiques, ainsi que l'importante industrialisation de la zone (Sociétés Naphtachimie, Oxochimie, Rhone-Poulenc, Shell...etc).

ARNOUX et al. (1976) analysent les taux de carbone organique et les rapports C/N qui ont augmenté depuis 1964 (MINAS, 1964).

De l'ensemble de ces résultats on conclut à l'anoxie et la défaunation permanente dans une partie de l'étang ; dans d'autres zones le phénomène de défaunation est seulement estival.

1.1.1.2. Le milieu d'accueil des modules expérimentaux : la Baie de Lazaret (Rade de Toulon)

Nous avons choisi comme milieu d'accueil un site littoral contenant le même peuplement benthique (SVMC : voir plus loin). Possédant une salinité plus élevée et constante, des eaux mieux aérées et une pollution moindre que celle de l'étang de Berre. Enfin un milieu calme se prêtant bien aux expérimentations *in situ*.

a) Situation géographique

La rade de Toulon (Fig. 3) est située à environ 100 km de l'étang de Berre. Elle est bordée d'agglomérations urbaines et industrielles importantes, sources d'une forte pollution diversifiée. Cependant, parmi les baies qui la composent, l'une échappe relativement à cette pollution en raison, entre autres, de la courantologie locale (BOURCIER et al., 1979) : la baie du Lazaret.

Une des baies de ce complexe possède des parcs à moules et nous l'avons choisie pour y déposer nos modules. La profondeur y est comprise entre 3 et 12 m. Les sédiments sont, en grande partie, vaseux ou envasés.

En outre, la Rade de Toulon a fait l'objet de nombreuses études hydrologiques, chimiques, sédimentologiques et bionomiques : ASTIER et

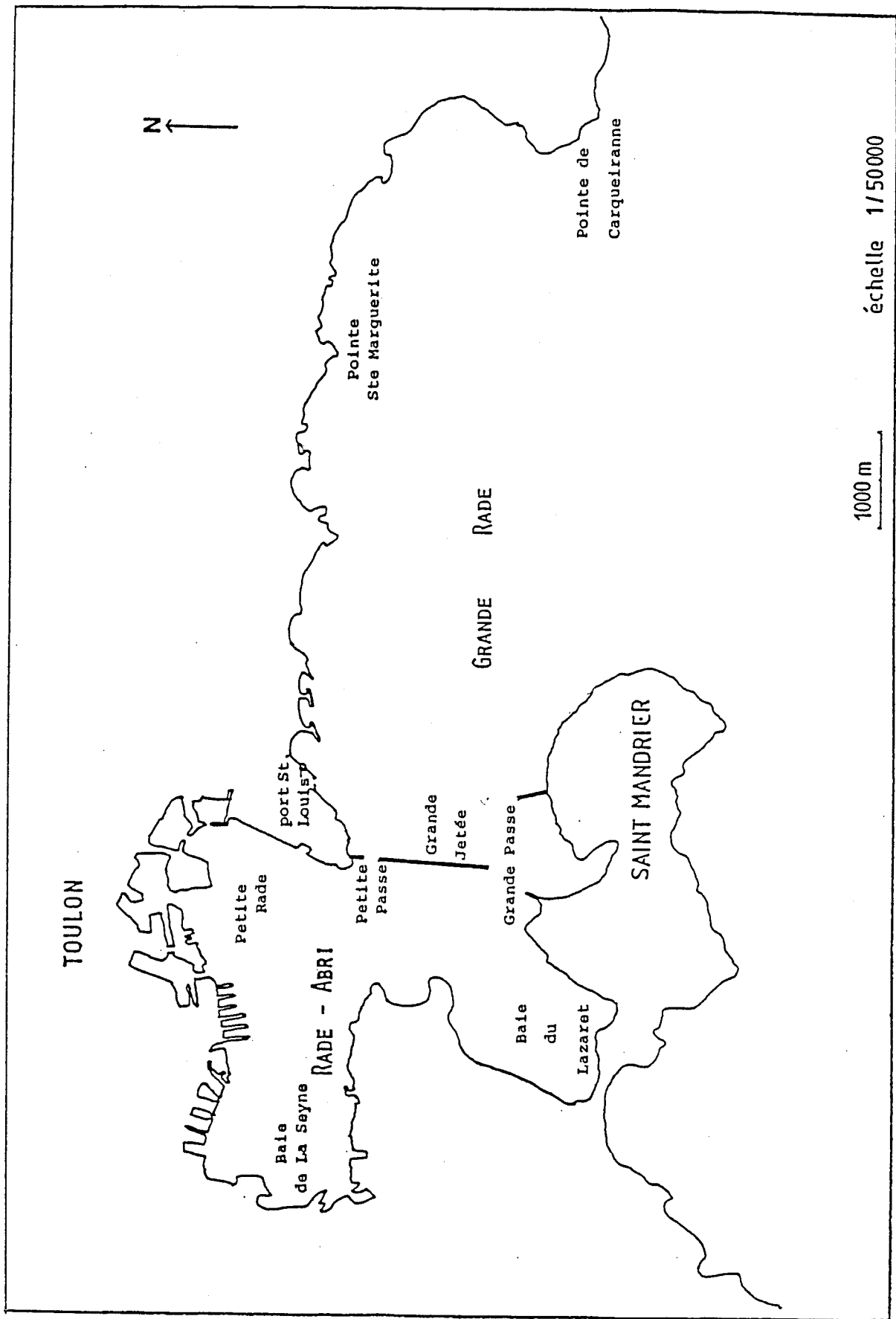


Fig. 3 : Carte de la Rade de Toulon.(in Tiné et al.,1981)

TAILLIEZ (1976), BELLAN (1967a, b), BOURCIER (1980), BOURCIER et al. (1979), JEUDY DE GRISSAC (1975), MAGGI (1967, 1973), MOLINIER et PICARD (1953), NODOT et al. (1978), PERES et PICARD (1964), TINE et al. (1980), VERLAQUE et TINE (1979), etc.

b) Climatologie

Généralités sur la Méditerranée occidentale

Dans la partie Nord de la Méditerranée occidentale qui baigne les côtes Sud de la France continentale et de la Corse, les conditions de temps sont souvent sujettes à des changements soudains dus au passage des dépressions.

Température : dans l'ensemble, les étés sont chauds et plutôt secs, les hivers relativement doux. Les températures varient en moyenne de 11°C à 16°C (statistique sur 35 ans) ; la température moyenne annuelle étant de 15°C.

Les vents régionaux : les vents dominants de la région Toulonnaise sont ceux d'Ouest à Nord-Ouest : Mistral (80 jours/an) et de Sud-Est à Est : Marin (35-55 jours/an).

c) Courants et marée

La circulation des masses d'eau dans une zone littorale relativement fermée et peu profonde comme la Baie du Lazaret, présente une assez grande variabilité de régimes courantologiques dont la mise en place dépend étroitement des conditions météorologiques ambiantes (Figure 4).

Sur le littoral méditerranéen français, la marée astronomique est faible. Le marnage entraîne une différence de niveau entre une basse mer et une pleine mer consécutive ne dépassant jamais 0,3 mètre d'après l'annuaire des marées. A Toulon, la marée lunisolaire est de type semi-diurne avec une inégalité diurne.

Vitesse des courants : les vitesses de courants restent faibles en Rade-Abri surtout dans sa partie nord (0,82 cm/s, alors qu'au niveau de la Grande Passe on observe 2 cm/s) et au niveau des darses, où le renouvellement d'eau est très lent. Le renouvellement complet des eaux de la Rade se fait néanmoins en 5 à 6 jours par régime de mode calme et de vent Est-Sud-Est, en 3 jours par régime d'Ouest-Nord-Ouest.

Enfin, sur un plan bionomique, l'abondance des espèces sciaphiles de

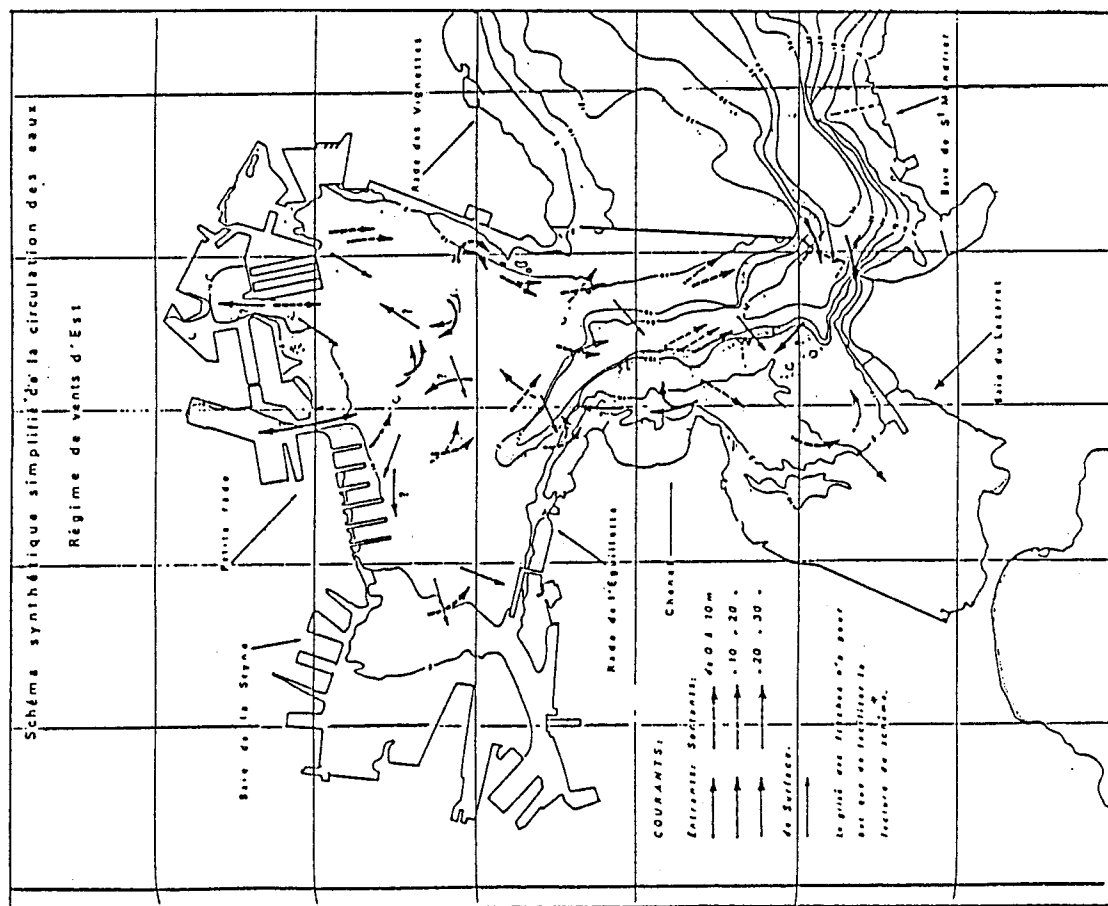
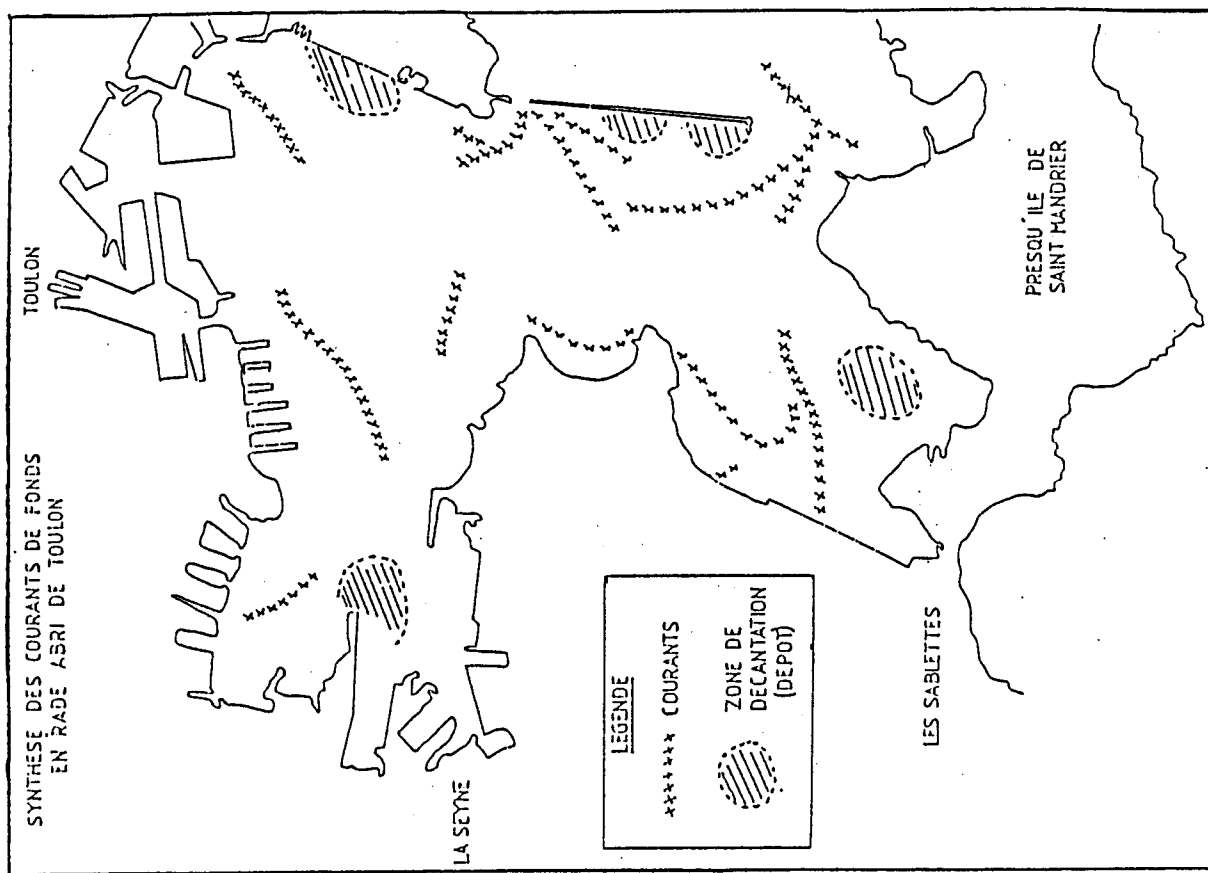


Fig. 4 : Schémas synthétiques de la circulation des eaux en Rade-Abri de Toulon. (in Tiné et al., 1981)

mode calme et des phytocoénoses lagunaires bien différenciées traduit un hydrodynamisme relativement faible dans toute la rade.

d) Hydrologie

Sans entrer dans le détail, nous signalerons quelques caractéristiques hydrologiques de la Rade-Abri, où se situe la baie du Lazaret.

d.1. Température et salinité

En raison de sa configuration la Rade-Abri présente dans certains secteurs une nette tendance vers un milieu lagunaire, surtout marquée dans les zones peu profondes (baie de la Seyne et baie du Lazaret), où l'évaporation d'une part et les apports d'eau douce (précipitations, ruissellement, cours d'eau) d'autre part, entraînent des fluctuations de température et de salinité d'amplitude plus élevée qu'en mer ouverte.

d.2. Turbidité

La turbidité quasi chronique des eaux, est avant tout liée à l'importance des apports péritiques, mais aussi aux phénomènes de pollution.

La qualité des eaux s'améliore en général, lorsque l'on se dirige vers les passes. Le maximum de turbidité se rencontre dans les installations portuaires lors des périodes de calme prolongé (fin de printemps, début d'été).

D'après TINE et al. (1980) la quantité annuelle de matières minérales qui arrivent dans les darses est de 65 tonnes/an. Ces quantités sont relativement faibles et correspondent à un dépôt annuel inférieur à 1 mm par an. Les quantités de seston sont importantes dans toute la tranche d'eau, elles varient entre 8,7 et 84 mg par litre.

d.3. Matière organique

L'analyse biocoénotique effectuée par BOURCIER et al. (1979) a mis en évidence la présence constante de matière organique dont les teneurs maxima se situaient dans la moitié nord de la Rade (zone des ports nord-est et ouest : La Seyne) ainsi que dans la Baie du Lazaret. Cette

richesse en matière organique résulte autant des apports extérieurs que de l'activité biologique du site.

En ce qui concerne les apports extérieurs, aucun émissaire urbain important ne se jette dans la Rade-Abri. Toutefois, les eaux de ruissellement et la Rivière Neuve sont des vecteurs non négligeables. De plus les nombreuses embarcations en tout genre qui effectuent des rejets directs à la mer, constituent une source importante de matières organiques, source équivalente à un émissaire dont la quantification en "équivalents habitats" mériterait d'être précisée. La dispersion de ces rejets en aggrave les dangers, nul point de la rade n'étant protégé.

L'intensité de l'activité biologique tant végétale qu'animale, résulte directement des tendances lagunaires (eurythermie et eurythalinité) et dystrophiques (apports terrigènes et organiques) de la rade. Elle se traduit par un amoncellement d'algues benthiques libres sur une grande partie des fonds meubles de la Rade-Abri et également grâce à l'abondance du phytoplancton, par la prospérité des parcs à moules, qui localement accentue encore le phénomène d'enrichissement des sédiments en matière organique (anse Balaguier, baie du Lazaret).

1.1.2. Pollution

1.1.2.1. La pollution en Méditerranée

HELMER (1977) publie une revue générale sur les pollutions de la Méditerranée et notamment sur les apports continentaux, véhiculés par les fleuves (Rhône, Po, Tibre...).

Pour la région provençale ces apports proviennent surtout du Rhône et des complexes industriels portuaires et urbains de Fos-Berre et de Marseille (SALEN-PICARD, 1982). Ces pollutions regroupent d'une part, des déchets d'origine domestique (eaux usées) : par exemple, rejet des germes pathogènes dans la frange côtière, où des concentrations atteignant jusqu'à 1 million ou plus par ml ont été signalées (AUBERT et BREITTMAYER, 1975). BITAR (1980) donne les teneurs moyennes des composés organiques rejetés quotidiennement dans la zone côtière située entre le complexe Berre-Fos et la région Toulonnaise (détergents, phosphore, azote, hydrocarbures, etc). D'autre part des rejets industriels comprenant des composés toxiques (NAEVE, 1974 *in* FORSTNER et WITTMANN,

1979) et des métaux lourds (Hg, Pb, Cr, Zn...). Finalement BENON et al. (1978) analysant les métaux dissous, constatent que le golfe de Fos est probablement une des régions les plus polluées de l'Europe. WOOD (1973) pour le golfe de Gènes et VERNE et al. (1977b) pour le golfe du Lion retrouvent des taux de mercure très élevés dans les sédiments, jusqu'à 5 à 12 fois les taux normaux. Ces données ont été confirmées par des études sur la distribution du Hg dans la biomasse marine, dans les mers Ligurien et Tyrrhenien (AUBERT, 1975) et sur la côte Toscane (RENZONI et al., 1973). Pour le zinc, une étude menée par OSTERBERG et KECKES (1977) montre la présence des taux importants en Zn (jusqu'à 200 µg/l) dans les zones côtières de certaines parts de la Méditerranée, particulièrement dans le Nord-Ouest, incluant l'Espagne, France, Monaco et une partie de l'Italie.

En Espagne, MEDINA et al. (1986) constatent dans les mollusques (Pélécytopodes) : 0,26 à 19,9 µg/g poids sec de Pb, 0,019 à 0,5 µg/g poids sec de Hg, 0,013 à 0,84 µg/g poids sec de Cd et 0,47 à 6,3 µg/g poids sec de Cr. En France, sur la côte Est de la Corse, ROMEO et NICOLAS (1986) étudient les taux en métaux lourds chez les crustacés planctoniques, ils trouvent : 0,37 à 0,58 µg/g poids sec de Cd et 44 à 71 µg/g poids sec de Zn chez les euphasiacés, 31 à 61 µg/g poids sec de Zn et 12,6 à 28,9 µg/g poids sec de Cu chez les décapodes. En Italie, BARGAGLI et al. (1985) constatent dans la baie de Follonica : 8,9 à 12,9 µg/gps de Cu et 0,58 à 1,4 µg/gps de Cd chez les pélecypodes ; 0,8 à 4,6 µg/gps de Cd et 103 à 331 µg/gps de Fe chez des gastéropodes. Dans ce même pays, CASTAGNA et al. (1985) trouvent chez les algues rouges des concentrations de l'ordre de 11,6 à 279,4 µg/gps de Fe ; enfin BARGHIGIANI (1986) trouve dans la Mer Thyrrénienne 0,53 à 17,7 µg/gps de Fe chez le poisson *Citharus linguatula*. En Turquie, RAMELOW (1985) constate : 1,5 à 10,6 µg/gps de Cr et 44 à 96 µg/gps de Zn chez les gastéropodes. Finalement RAVID et al. (1985) trouvent dans la côte méditerranéenne d'Israël : 0 à 0,01 µg/g poids frais de DDT chez les crustacés décapodes et 0,003 à 0,12 µg/g poids frais de DDT chez des poissons.

L'U.N.E.S.C.O. (1988) a publié une synthèse des connaissances actuelles sur le phénomène de l'eutrophisation en Méditerranée. Le sujet a été illustré par plusieurs études pélagiques et benthiques.

Pour les références sur la pollution en Méditerranée qui ne sont pas mentionnées en bibliographie voir la revue de REISH et al., 1987.

Des pesticides sont trouvés dans l'eau de la Méditerranée. Selon BISHOP (1983) on constate des taux moyens de 81 mg/l dans la couche superficielle d'eau, et des taux bas de l'ordre de 0,11 mg/l à 40 cm de profondeur. Si on étudie la colonne d'eau complète, la moyenne trouvée est de 0,0021 mg/l. On observe donc la tendance des pesticides à s'accumuler dans la couche de surface. Enfin, les pesticides atteignent des teneurs 10,000 à 20,000 fois supérieures quand ils sont liés à la matière organique particulaire.

Des hydrocarbures constituent enfin une pollution préoccupante en raison de l'accroissement du trafic maritime et de l'industrialisation des pays riverains. Les apports annuels d'hydrocarbures pétroliers en Méditerranée sont estimés à 0,5 ou 1 million de tonnes.

Bien que l'on ne dispose pas des données antérieures à 1972 pour le golfe de Fos, ni antérieures à 1978, pour le golfe de Marseille, sur les doses de polluants dans les sédiments superficiels, un certain nombre de travaux relatifs aux peuplements benthiques ont démontré indirectement l'accroissement du niveau global de pollution dans le golfe de Fos (HONG, 1980 ; STORA et ROMANO, 1980 ; SALEN-PICARD, 1981) et dans le golfe de Marseille (EMDADI, 1979 ; EUGENE, 1979 ; BELLAN et al., 1975 ; PICARD, 1976).

1.1.2.2. Pollution dans l'Etang de Berre

a) Taux de polluants dans les sédiments de l'étang de Berre

En juillet 1976 un étude des taux d'altéragènes dans l'eau interstitielle et dans la phase solide des sédiments superficiels a été réalisée par ARNOUX et al. (1976, 1980), BOUCHARD (1981). Pour la phase solide, comme le souligne AUCLAIR-DESSEMON (1973), bien que les polluants adsorbés sur les particules fines peuvent subir un phénomène de recyclage, leurs concentrations dans les sédiments présentent un caractère beaucoup moins fluctuant que celle de la phase liquide sus-jacente. La même remarque peut s'appliquer à un degré moindre pour l'eau interstitielle du sédiment suivant la nature granulométrique du dépôt (ARNOUX et al., 1980). Ainsi, la connaissance de la répartition des concentrations de polluants dans les sédiments permet de justifier la localisation des zones les plus durablement perturbées et anoxiques.

Le tableau suivant présente les concentrations moyennes de 3 métaux lourds (cuivre, plomb, mercure), de l'Arsenic, et de 4 polluants organiques (PCB, hydrocarbures, Lindane, détergents).

Tableau 5 : Concentration moyenne de divers polluants analysés en 1976 dans les sédiments de l'étang de Berre (d'après STORA, 1982)

| | S ₁ | | S ₂ | | S ₃ | | S ₄ | |
|-----------------------------------|----------------|-------|----------------|--------|----------------|-------|----------------|-------|
| | m | | m | | m | | m | |
| Cuivre µg/g | 28,35 | 3,41 | 28,20 | 10,34 | 39,95 | 4,98 | 26,63 | 12,76 |
| Plomb µg/g | 25,42 | 9,90 | 24,60 | 16,68 | 68,45 | 15,74 | 32,12 | 15,94 |
| Mercure µg/g | 0,99 | 0,69 | 0,52 | 0,29 | 1,43 | 0,53 | 0,59 | 0,36 |
| Arsenic µg/g | 5,60 | 1,40 | 5,28 | 1,43 | 10,10 | 2,53 | 7,50 | 3,40 |
| PCB ng/g | 43,09 | 18,94 | 43,52 | 23,27 | 54,23 | 44,47 | 45,97 | 33,89 |
| Hydrocarbures en g/100 g sédiment | 0,058 | 0,026 | 0,072 | 0,044 | 0,105 | 0,035 | 0,122 | 0,077 |
| Détergents en µg Manoxol OT/l | 31,19 | 37,87 | 62,21 | 127,60 | 62,90 | 59,66 | 47,93 | 35,71 |
| Lindane ng/g | 4,65 | | 5,50 | 7,90 | 0,51 | 0,45 | 0,73 | 1,09 |

On peut constater que certains polluants tels que le Lindane ou les détergents anioniques présentent des moyennes et des écarts types élevés. Ces valeurs traduisent la présence de zones particulièrement soumises à une source de pollution proche, associée à des conditions hydrodynamiques permettant une décantation rapide du sédiment pollué.

b) Matière organique dans les sédiments

La matière organique dans les sédiments peut être d'origines diverses (végétale, animale, anthropique). Sa présence et ses caractéristiques sont importantes car d'elles dépend son utilisation comme nourriture pour les organismes benthiques. D'autre part, l'enrichissement d'un milieu en matière organique traduit une perturbation de l'environnement due à l'interaction des facteurs physicochimiques et biologiques complexes, qui ont une incidence directe sur le benthos.

Le tableau 6 présente les moyennes des taux de carbone organique et

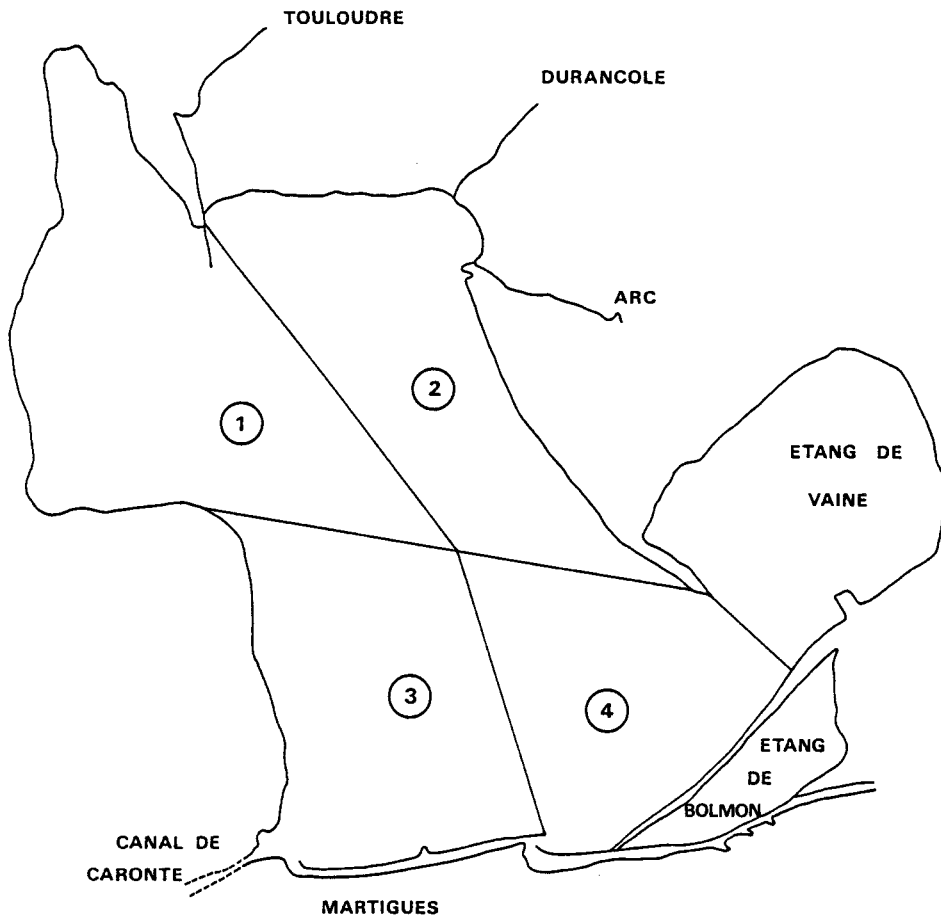


Figure 5: Localisation de quatre secteurs de l'Etang de Berre étudiées de 1972 à 1976 (STORA, 1982).

les rapports C/N établis à partir des résultats obtenus par MINAS (1964) et par ARNOUX et al. (1976) en utilisant la division de l'étang en 4 secteurs, reportés sur la carte : Figure 5.

Tableau 6 : Evolution temporelle du carbone organique et du rapport C/N dans les différents secteurs de l'étang de Berre (STORA, 1982)

| Secteurs | S ₁ | | S ₂ | | S ₃ | | S ₄ | |
|----------------------|----------------|-------|----------------|-------|----------------|-------|----------------|-------|
| | C g/100g | C/N | C g/100g | C/N | C g/100g | C/N | C g/100g | C/N |
| MINAS (1961-1963) | 2,09 | 12,25 | 1,70 | 12,54 | 2,12 | 9,86 | 1,49 | 10,30 |
| ARNOUX (1976) | 2,44 | 12,08 | 2,32 | 12,48 | 3,04 | 12,31 | 2,47 | 12,35 |

Les taux de carbone organique sont beaucoup plus importants en 1976. L'enrichissement est cependant plus marqué dans le secteur sud que dans le secteur nord, différence essentiellement liée à l'hypersédimentation de la zone nord, diluant l'apport de matière organique (ARNOUX et al., 1976 ; DELMAS, 1980).

Dans les secteurs S₃ et S₄, le rapport C/N a augmenté. Cette augmentation peut avoir pour origine un apport de matière organique végétale plus important par les eaux de la Durance, ou une production phytoplanctonique plus importante.

STORA (1982) mentionne qu'au centre de l'Etang de Berre, l'étude des stations situées entre 5 m et le fond de l'étang n'a pas permis de récolter, à l'exception du chenal de navigation et de la zone Sud-Ouest de l'étang, un seul individu vivant. L'absence du macrozoobenthos coïncide dans la zone Sud à la limite de l'oxycline défini par MINAS (1973) au-delà de laquelle les taux d'oxygène dissous sont très faibles ou inexistantes. Dans le nord de l'étang, aux conditions anoxiques s'ajoute l'influence de la sédimentation des limons. Alors que dans le sud les refus de tamis, sont constitués de valves de Pélécypodes morts, les prélèvements du nord n'ont permis de ramener que de la vase pratiquement pure.

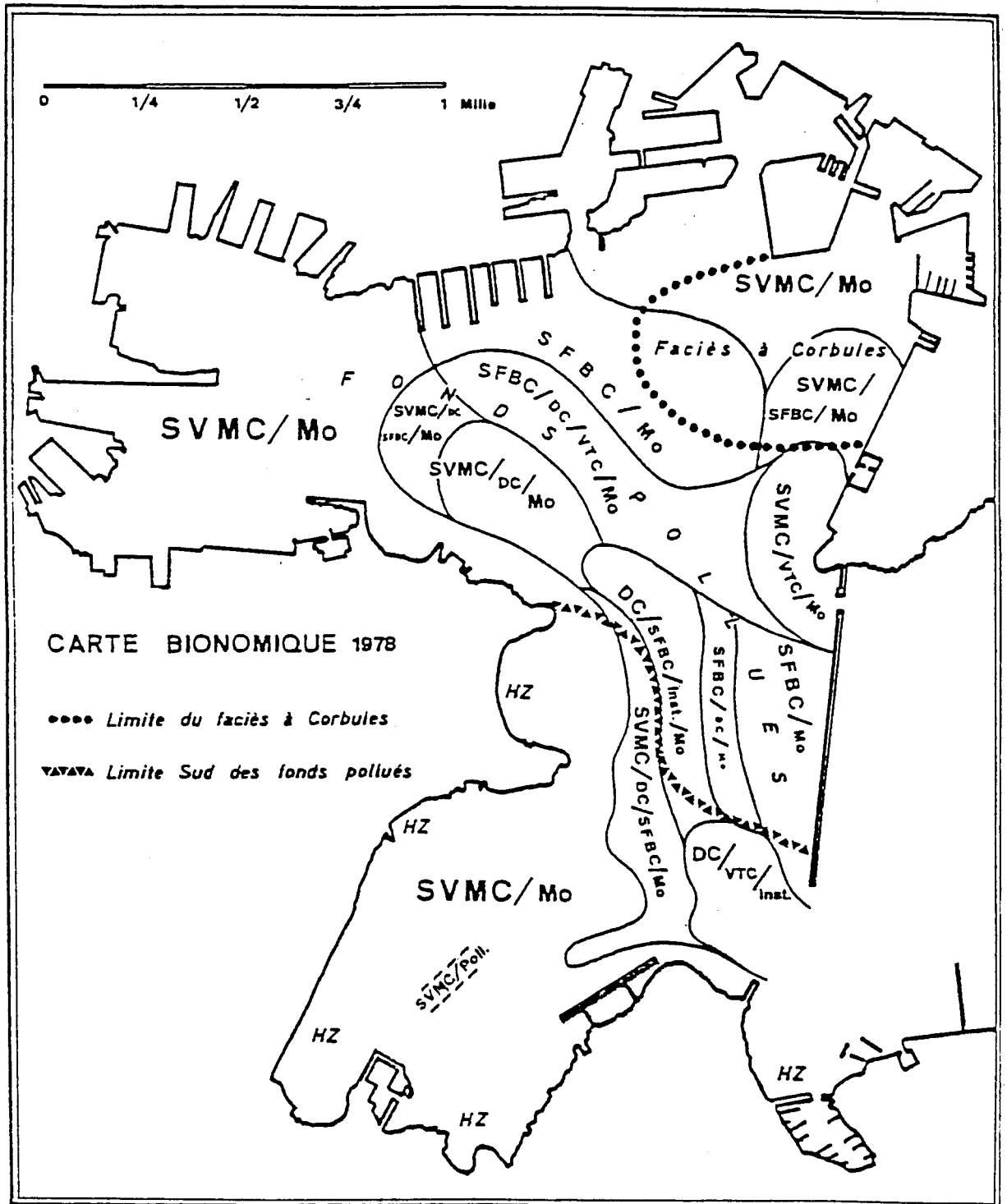
1.1.2.3. Etat actuel de la Baie de Lazaret

Dans notre site d'étude, la pollution résulte de l'extraordinaire développement urbain et industriel du complexe Toulon-La Seyne, et se rencontre sous des formes multiples : physique (apports terrigènes) chimique (effluents d'usine, détergents) et organique (eaux usées).

BOURCIER et al. (1979) soulignent cependant que la Rade-Abri n'est pas touchée sur toute sa superficie. La pollution la plus intense est en effet limitée à la zone située au Nord d'une ligne, joignant la Pointe de l'Eguillette au Sud de la Grande jetée (baie de la Seyne, Petite Rade), seule la Baie du Lazaret paraît épargnée.

Toujours d'après les mêmes auteurs, la pollution n'atteindrait jamais un degré tel que les entités biocoenotiques ne soient plus reconnaissable : les fonds référables à la zone II décrite par BELLAN (1967a et b), où les espèces indicatrices de pollution totalisaient plus de 90% du peuplement, y sont absentes. On serait donc en présence, en baie du Lazaret, soit d'un peuplement dit "subnormal", (zone III de BELLAN) dans les deux baies Nord-Ouest et Nord-Est de la rade, soit d'un peuplement "de marge de contact avec les peuplements naturels non modifiés par la pollution" (zone III et IV de BELLAN) dans la partie centrale située entre la grande jetée et les pointes de l'Eguillette et de Balaguier. Dans la moitié Nord de la rade, les espèces indicatrices de pollution présentes en même temps que celles caractéristiques des biocoenoses ne sont pas très abondantes ; leurs dominances ne sont pas très élevées non plus : 0,28% à 39%, avec une moyenne de 5,5% pour l'ensemble des fonds pollués, (Fig. 6).

Deux gradients d'appauvrissement de la végétation benthique ont pu être mis en évidence par VERLAQUE et TINE (1979). Le premier est fonction de l'intensité de la pollution. Il est généralement admis que la diversité spécifique de la flore d'un secteur diminue grosso modo avec le degré de pollution des eaux (BELLAN et BELLAN-SANTINI, 1970 ; BELSHER, 1977 ; BELSHER et BOUDOURESQUE, 1976). Ce phénomène apparaît nettement à Toulon : dans la Rade-Abri, la flore s'appauvrit progressivement lorsque l'on se dirige vers les installations portuaires ; dans la Baie du Lazaret, la moins polluée, on trouve 134 espèces végétales. Il faut mentionner aussi que l'incidence négative de la pollution des ports est plus aigue pendant la saison chaude à cause de la stagnation des eaux et



Carte bionomique de la rade de Toulon, 1978. La taille des lettres utilisées est proportionnelle au degré d'affinité pour les différentes biocoenoses et leurs caractères particuliers. SVMC : biocoenose des Sables Vaseux en Mode Calme; SFBC : biocoenose des Sables Fins Bien Calibrés; VTC : biocoenose des Vases Terrigènes Côtières; DC : biocoenose des fonds Détritiques Côtiers; Mo : espèces indicatrices de matière organique; Poll. : espèces indicatrices de pollution; inst. : espèces indicatrices d'instabilité; HZ : herbiers de *Zostera nana*.

Fig. 6 : Carte bionomique de la Rade de Toulon, 1978. (in Bourcier et al., 1979)

de la température élevée (BELSHER et BOUDOURESQUE, 1976) ; il est possible, par conséquence que la diversité floristique estivale soit plus faible qu'en hiver.

Le deuxième gradient est lié à la profondeur. Il est très marqué dans les installations portuaires où les phytocénoses ne sont bien différenciées que dans les niveaux superficiels, alors qu'au dessous on trouve des substrats durs très envasés et une végétation réduite.

D'autre part, la présence, en de nombreux points de la Rade-Abri, de rhizomes morts de *Posidonia oceanica* en place sous une couche de sédiment d'épaisseur variable (baie de La Seyne, baie du Lazaret), constitue le dernier témoignage de l'existence, à une période indéterminée de grands herbiers de Posidonies. Plusieurs auteurs comme VERLAQUE et TINE, 1979 ; MOLINIER et PICARD, 1953 ; MAGGI, 1973 ; BOURCIER et al., 1979, pensent que les fonds des baies de La Seyne et du Lazaret étaient naguère occupés par une biocoenose lagunaire de type sables vaseux en mode calme (SVMC) protégée par un front de mattes de Posidonies de type "récif barrière" équivalent à celui du Brusac ou à celui de Port-Cros (BOUDOURESQUE et al., 1975).

Dans la baie du Lazaret, notre site d'étude, BLANC et JEUDY de GRISSAC (1978) signalent des mattes mortes et envasées, quelques îlots témoins de mattes dégradées et une frange irrégulière externe qui, selon eux, correspond aux vestiges d'un "filtre émergeant" (récif barrière), maintenant détruit. VERLAQUE et TINE (1979) ont retrouvé des mattes témoins d'herbiers vivants, devant le parc à hydrocarbures du Lazaret, les Sablottes et Tamaris, et on sait qu'en 1927, les Posidonies occupaient la presque totalité de la Baie du Lazaret (cartographie de Bonnet).

Les agents de leur régression sont multiples mais on peut mentionner l'accroissement de la turbidité et de la pollution de l'eau suite à l'urbanisation, au trafic maritime et aux dragages ; l'extension des parcs à moules ; enfin l'arrachage systématique des mattes pour la récolte d'appâts, surtout au début du siècle. Les modifications du milieu et de la flore ont bien évidemment une influence considérable sur la structure faunistique des peuplements.

Les différents polluants se concentrent lors de l'absorption par les organismes ; c'est ainsi qu'on obtient chez des Mollusques cultivés en Baie du Lazaret des concentrations élevées surtout en zinc, cuivre et plomb (Tableau 7).

TABLEAU 7 : RADE-ABRI de Toulon. Chair lyophilisée de Coquillages (mg/kg).
Valeurs moyennes entre 1979-1982

| | PCB | DDT | H C AROM. TOTAUX | ZINC | CUIVRE | CADMIUM | PLOMB | MERCURE |
|---------|------|-------|---------------------|------|--------|---------|-------|---------|
| Maximum | 7,23 | 0,07 | 49,2 | 349 | 10,8 | 1,46 | 16,4 | 0,65 |
| Minimum | 0,18 | 0,006 | 2,70 | 103 | 4,5 | 0,57 | 0,6 | 0,25 |
| Moyenne | 1,79 | 0,04 | 12,3 | 213 | 7,1 | 1 | 9,2 | 0,41 |

1.2. Mer du Nord

1.2.1. Description du site d'étude

a) Situation géographique

La zone d'étude est l'avant port ouest de Dunkerque, 3ème port français, situé à l'extrémité sud de la Mer du Nord.

Cet avant port a une superficie de 560 ha et une profondeur maximale de 22 m. Il est situé entre la centrale nucléaire de Gravelines et le port autonome de Dunkerque, (Figure 7). Il a été conçu pour recevoir des pétroliers jusqu'à 450 000 tdw.

Dans la partie sud-ouest de cet avant port, on trouve une zone caractérisée par des sédiments à fraction pélitique importante et défaunés par l'anoxie et la pollution chroniques. Ce sont ces sédiments qui ont été utilisés pour une étude de recolonisation.

Le choix du milieu d'accueil nous a posé plus de problèmes qu'en Méditerranée, en raison de la force des courants et de la présence de chalutiers risquant de déranger les installations expérimentales. Deux premiers emplacements ont d'abord été essayés : le premier au niveau de la bouée de l'Ophelie située en face de Wimereux (profondeur 20 m), le second à côté de la digue Nord du port de Boulogne (profondeur 8 m). Dans les deux sites, les modules expérimentaux se sont trouvés à moitié vidés après deux mois d'immersion. Nous avons finalement choisi de poser nos modules près de la sortie de l'avant port Ouest de Dunkerque*, à environ 3 km du site anoxique, par 8 m de profondeur. Cet emplacement avait l'avantage supplémentaire de nous situer dans la communauté à *Abra alba*, bien connue dans la région grâce à des travaux antérieurs : BONNEFILLE et al. (1971), BOUGARD et al. (1978), CABIOCH et GLACON (1975), DEWARUMEZ (1973, 1976, 1979a, b), DEWARUMEZ et al. (1976), GLACON (1977), MERTENS et PROUDHON (1976), RICHARD et al. (1978), SMIGIELSKI (1976), SOUPLLET et DEWARUMEZ (1980), MULLER (1983).

Des prélèvements du benthos naturel ont été réalisés pendant tout le temps de l'expérience, à proximité immédiate de cette station expérimentale (MNIP). En outre une station de référence a été suivie à l'extérieur de l'avant port (MNEP).

* Nous remercions les autorités de l'avant port de Dunkerque de nous avoir donné l'autorisation de poser nos installations dans un site balisé et surveillé.

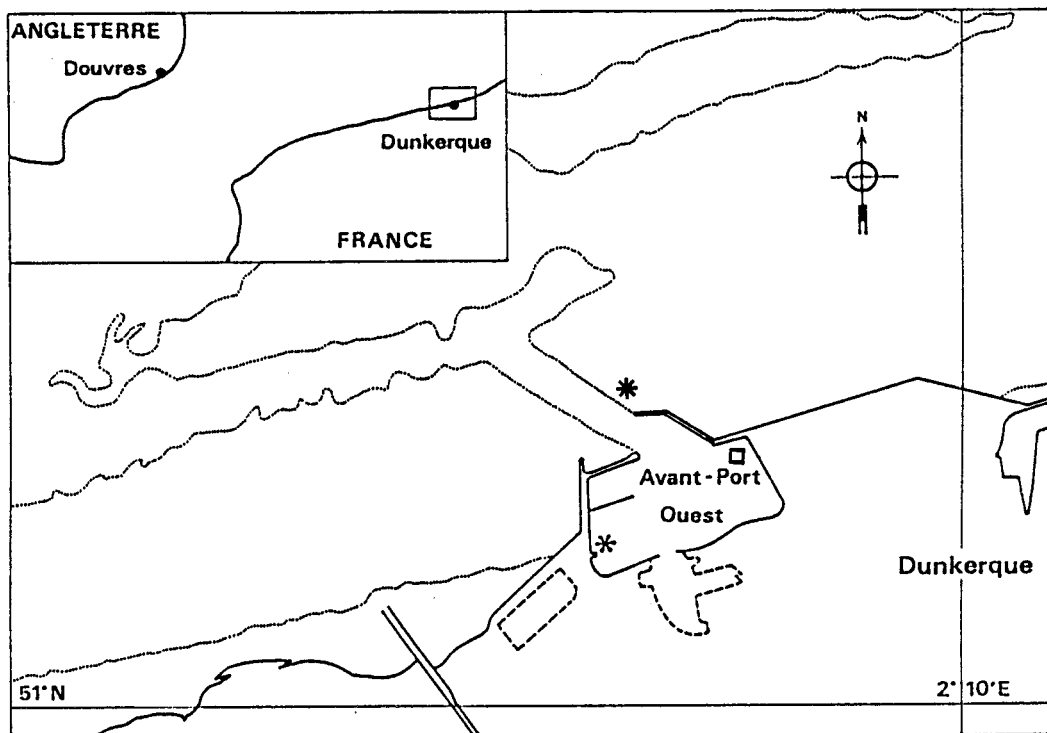


Figure 7: Situation géographique de l'avant port ouest de Dunkerque.

□ Localisation des modules expérimentaux et MNIP

* Site de provenance des sédiments défaunés par la pollution

* Station MNEP

Les coordonnées géographiques et les références dans le système de radionavigation DECCA utilisé pour leur repérage, sont les suivants :

| STATIONS | Profondeur (m) | Références DECCA | Coordonnées géographiques |
|---|----------------|--------------------|---------------------------|
| Localisation des modules expérimentaux | 8 | D 47,90 I 13,35 | 51° N 25' 2° E 11' |
| Milieu naturel extérieur à l'avant-port Ouest | 10,6 | D 47,55 I 12,90 | 51° N 31' 2° E 10' |

b) Climatologie

La région bénéficie d'un climat océanique tempéré. La pluviosité mensuelle moyenne excède rarement 80 mm (Fig. 8a).

La température varie de façon sinusoïdale avec un minimum moyen en février de $-3,8^{\circ}\text{C}$ et un maximum moyen de 21°C en juillet 1985 (Fig. 8b).

c) Marée et courants

- Marée

En Mer du Nord la marée observée, trinodale, s'explique par l'action d'ondes dérivées provenant de l'Atlantique.

La Manche se caractérise par de très fortes marées (Tableau 8). L'onde de marée se propage de l'W vers l'E, de sorte que la zone W est à marée basse quand la zone E est à marée haute. C'est cette oscillation qui engendre les courants de marée. Ces derniers sont, près de la côte, alternatifs et parallèles à cette dernière. Ils jouent un rôle important dans la dispersion des polluants et des larves.

Tableau 8 : Caractéristiques de l'onde de marée en Manche

| Type de marée | Coefficient | Hauteur d'eau (m) | |
|-------------------|-------------|-------------------|-----------|
| | | Pleine mer | Basse mer |
| Vive-eau moyenne | 95 | 5,80 | 0,50 |
| Marée moyenne | 70 | 5,50 | 0,90 |
| Morte-eau moyenne | 45 | 4,80 | 1,40 |

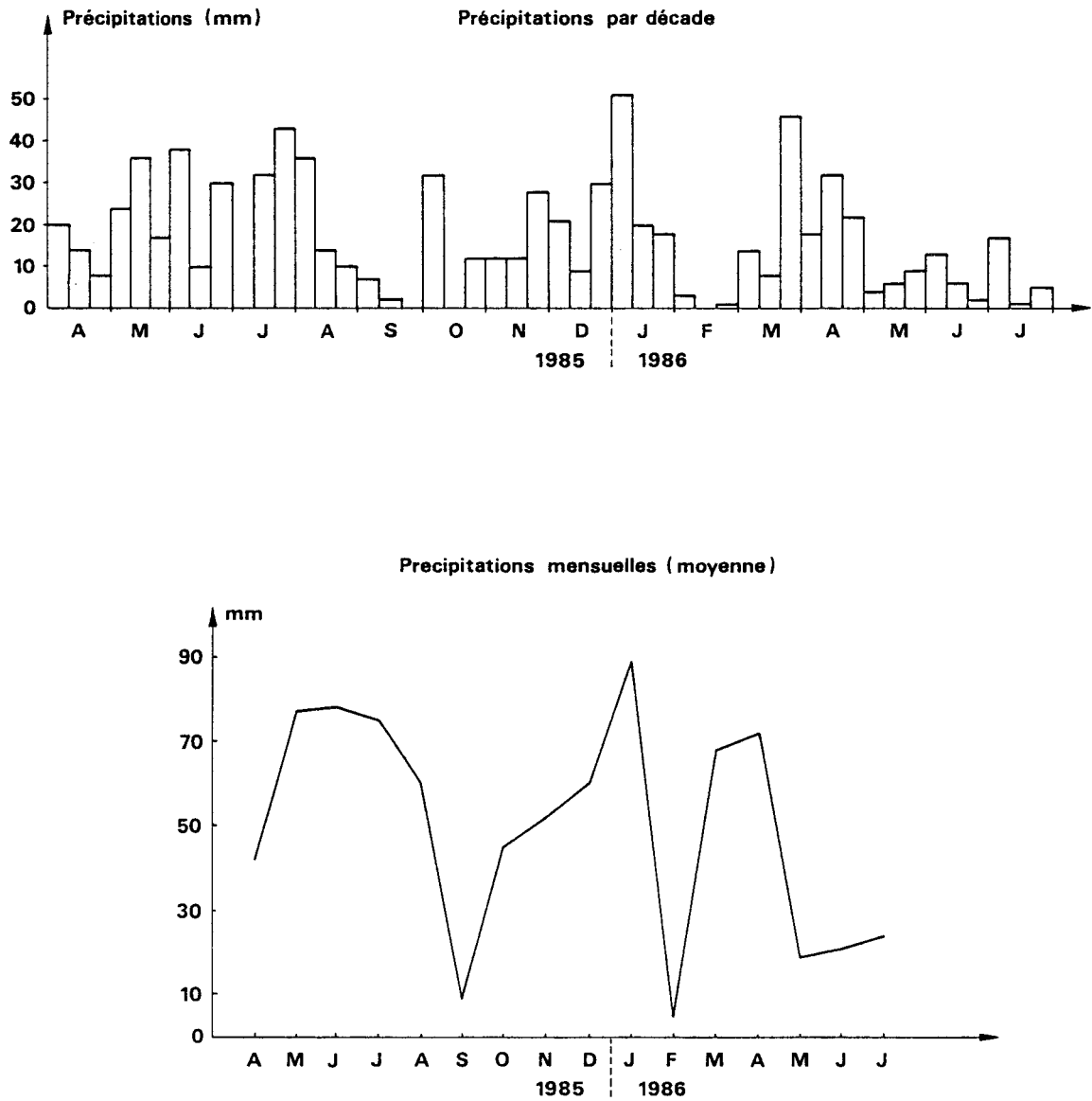


Figure 8 a : La pluviosité dans la région de Dunkerque.

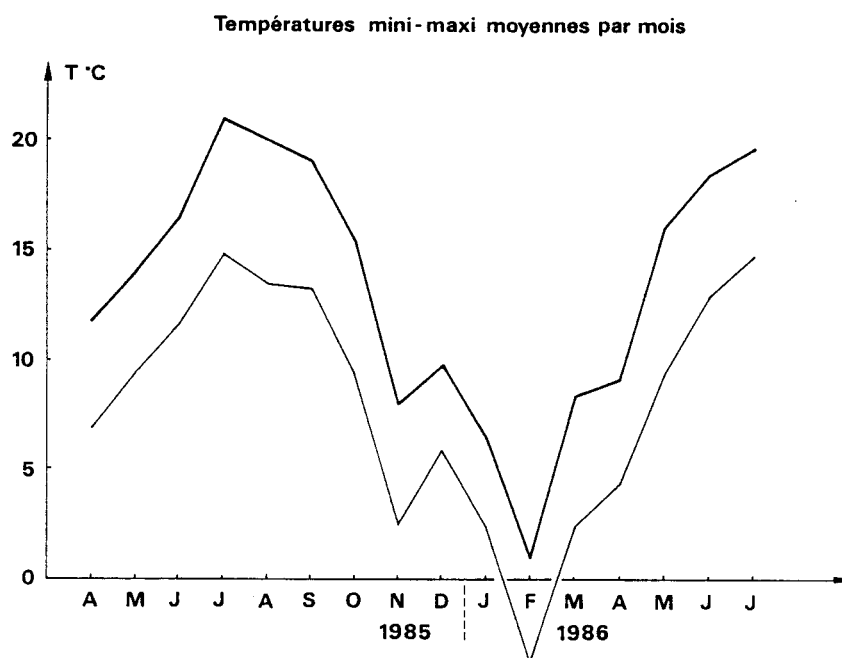
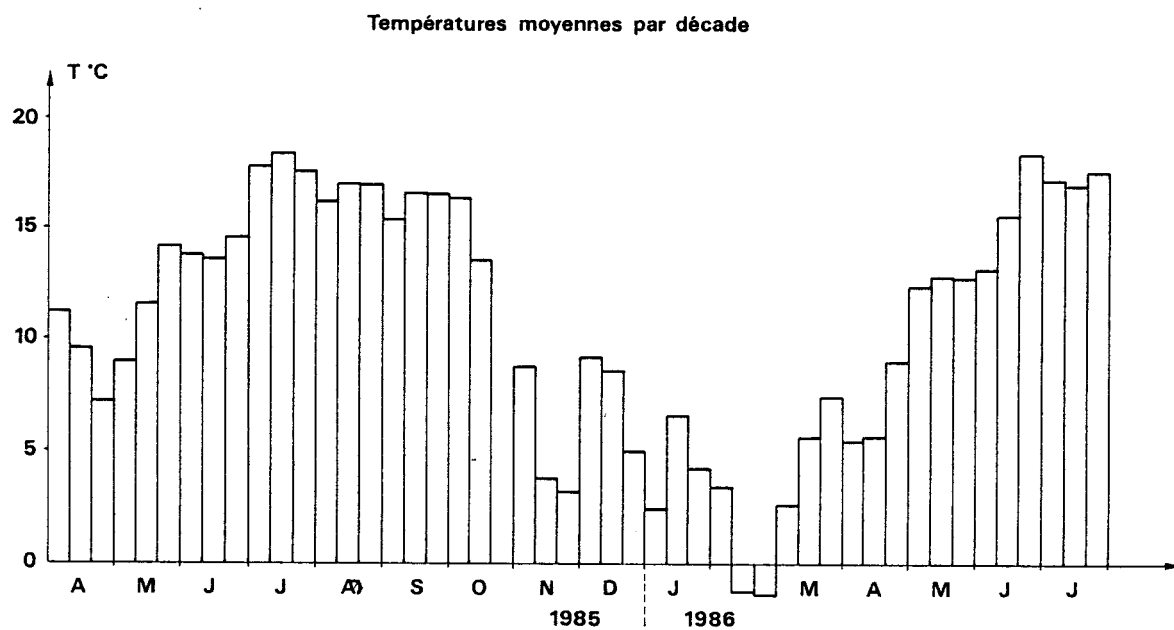


Figure 8 b : Températures moyennes par décade et par mois dans la région de Dunkerque.

- Courants

La rose des courants est donnée à la figure 9.

Le courant résiduel dans le Pas-de-Calais et dans la partie méridionale de la mer du Nord constitue une dérive de 2,7 milles/jour vers le N.E. Les eaux ont donc tendance à se déplacer depuis la Manche vers la Mer du Nord parallèlement à la côte.

Les courants dans le chenal d'accès de l'avant-port ouest sont parallèles à la direction de navigation : leur vitesse varie de 1 à 2 noeuds environ suivant leur direction et les coefficients de marée.

La construction de l'avant-port de Dunkerque a apporté des modifications locales dans les champs de courants : on note, en marée de vive-eau moyenne, la présence de tourbillons à l'entrée de l'avant-port et le long de la jetée ouest. Ces phénomènes sont atténués en période de morte eau (Fig. 10).

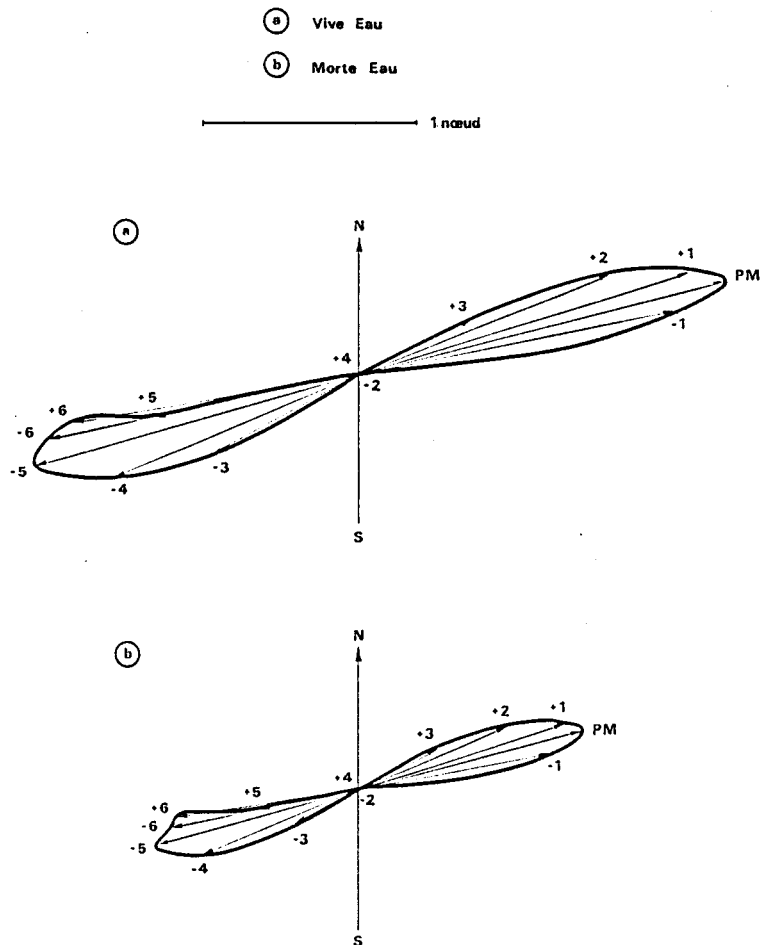


Fig. 9 : Rose des courants dans la passe de Dunkerque



Figure 10. Courants dans l'avant port ouest de Dunkerque d'après Bonnefille, Lepetit et Leroy (1969), in MULLER, 1983.

d) Hydrologie

MAILLARD-QUISTHOUDT (1988) étudie l'hydrologie du site de vases à *Abra alba*, site côtier voisin de Dunkerque (Fig. 11).

La courbe de température présente une allure sinusoidale, avec un minimum avoisinant 5°C et un maximum de 17,8°C. Les températures sont plus élevées de mars à septembre d'abord en surface puis au fond ; on note l'absence de thermocline

La salinité varie de manière importante en zone côtière : $31,34 < S^{\circ}/\text{‰} < 34,13$. Cependant les plus fortes variations concernent les eaux superficielles affectées par les apports fluviaux. L'auteur constate une dessalure importante au mois de juillet (32,05°/‰) ainsi qu'en avril 1986 (32,34°/‰). Près du fond les fluctuations sont moindres : $32,57 > S^{\circ}/\text{‰} < 34,12$.

Cette région reçoit de nombreux effluents du continent, qui enrichissent en particules en suspension la masse d'eau déjà chargée après son passage devant les rejets de Calais. L'hydrodynamisme intense contribue aussi à augmenter la charge en suspension. En effet, la transparence de l'eau est réduite dans cette zone, profondeur de Secchi : 0,4 à 2,50 m et la turbidité est importante : 5 à 25 NTU en surface et 5 à 55 NTU au fond. Les taux de MES (matière en suspension) sont aussi élevés, toujours plus importants au fond qu'en surface.

Les sels nutritifs existent en quantité élevée en hiver et sont épuisés en avril, coïncidant avec la reprise de l'activité biologique ; mais ils réaugmentent atteignant leur maximum en été (Tableau 9, Fig. 11). Pour l'ensemble de sels nutritifs, les concentrations sont supérieures dans la masse d'eau superficielle, continuellement enrichie par les apports continentaux. Le rapport COP/Chl_a : $\approx < 50 \text{ mgC/mgChl}_a$ en face de Dunkerque.

MAILLARD-QUISTHOUDT (1988) conclue que dans la zone côtière de Dunkerque directement soumise aux influences continentales, l'industrialisation et le développement urbain provoquent l'apparition d'un milieu eutrophe riche en matière particulaire vivante et inerte.

1.2.2. Pollutions

1.2.2.1. La pollution en Mer du Nord

Au cours du dernier quart de siècle, la pollution marine a pris des

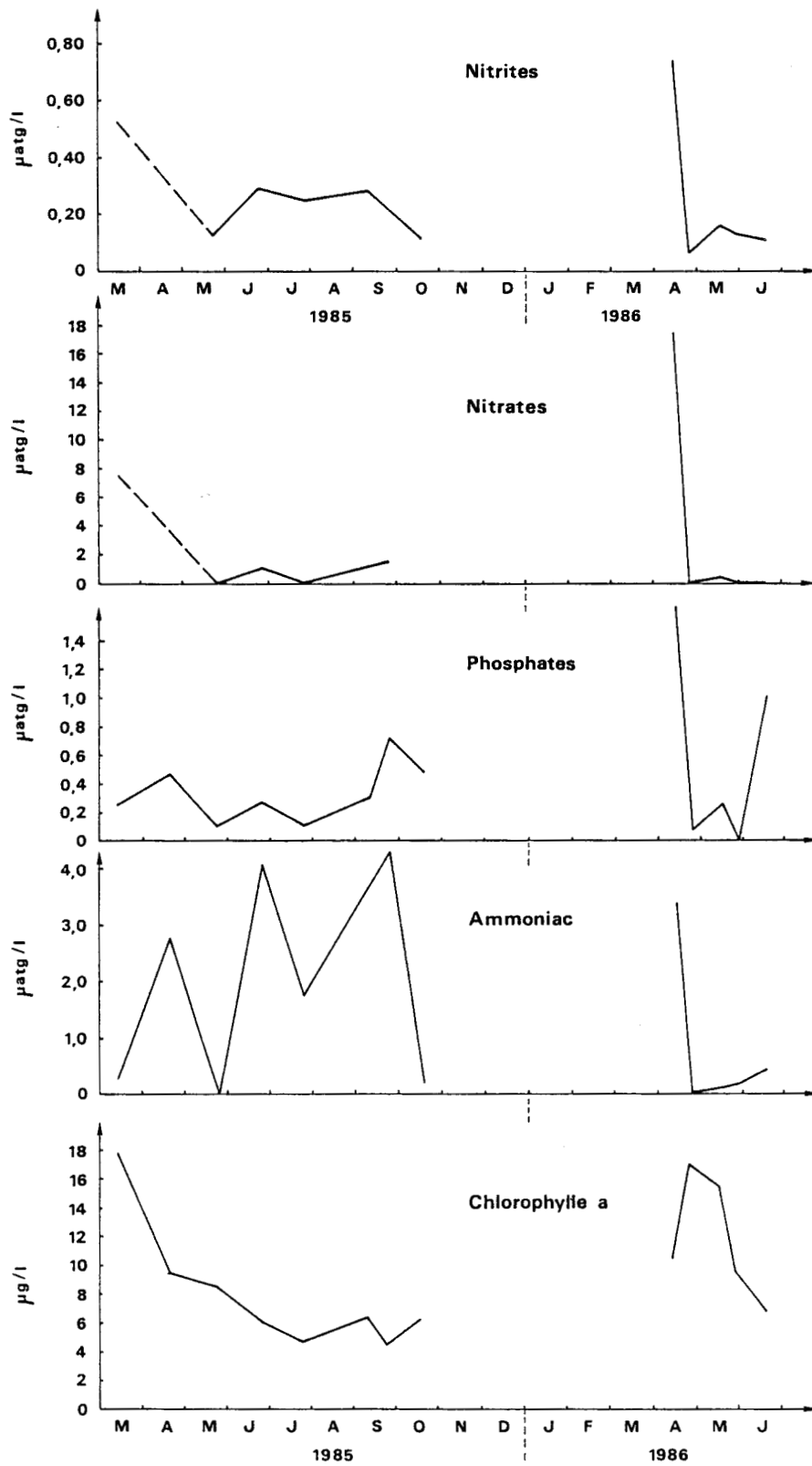


Figure 11. Sels nutritifs dans la région de Dunkerque (d'après Maillard-Quisthoudt, 1988).

TABEAU 9 : VARIATIONS DES TENEURS EN SELS NUTRITIFS ET EN CHLOROPHYLLE A
A DUNKERQUE
(d'après MAILLARD-QUISTHOUDT, 1988)

| (Prof. = 5 m) | DUNKERQUE | | | | | | | | | | | | | | Maximum |
|------------------------|-----------|------|------|------|------|------|------|-------|-------|--------|-------|------|------|--------------------------------|---------|
| | 1985 | | | | | | | 1986 | | | | | | | |
| DATES | 13.3 | 19.4 | 23.5 | 25.6 | 24.7 | 10.9 | 24.9 | 18.10 | 13.4 | 24.4 | 16.5 | 27.5 | 18.6 | | |
| Nitrites µatg/l | 0,52 | - | 0,12 | 0,29 | 0,25 | 0,28 | - | 0,11 | 0,74 | 0,06 | 0,16 | 0,13 | 0,11 | Mars 85-Avril 86 | |
| Nitrates µatg/l | 7,50 | - | 0 | 1,0 | 0 | 0 | 1,5 | 0 | 17,50 | 0 | 0,40 | 0 | 0 | Mars 85-Avril 86 | |
| Phosphates µatg/l | 0,26 | 0,47 | 0,10 | 0,27 | 0,10 | 0,31 | 0,72 | 0,48 | 1,63 | 0,06 | 0,25 | 0 | 1,03 | Sept. 85 Avril-Juin 86 | |
| Ammoniac µatg/l | 0,28 | 2,8 | 0 | 4,08 | 1,75 | - | 4,31 | 0,19 | 3,39 | traces | 0,12 | 0,18 | 0,46 | Avril-Juin-Sept 85 Avril 86 | |
| Chlorophylle a µg/l | 17,81 | 9,50 | 8,48 | 6,04 | 4,65 | 6,40 | 4,44 | 6,35 | 10,48 | 16,99 | 15,37 | 9,64 | 6,83 | Mars 85 Avril-Mai 86 | |

proportions alarmantes, notamment sur les plateaux continentaux de nombreux pays et surtout dans les mers fermées entourées de pays industrialisés comme c'est le cas pour la Mer du Nord et la Baltique. Même si la première n'est pas fermée, du fait du grand transit maritime et des pays industrialisés qui l'entourent (Norvège, Suède, Danemark, République Fédérale d'Allemagne, Pays-Bas, Belgique, France et Royaume-Uni), les zones côtières fortement polluées sont nombreuses, ces pays déversant des quantités de plus en plus considérables d'effluents et le traitement des eaux usées étant encore insuffisant.

Parmi les produits déversés existent des substances toxiques pour les organismes marins. Ces substances s'accumulent dans les animaux, ou dans les sédiments, d'où elles peuvent être reprises par les bactéries et le benthos, et ainsi contaminer plusieurs échelons de la chaîne trophique. Les toxiques les plus notables sont des métaux lourds, des hydrocarbures et des pesticides.

Les facteurs de pollution sont donc extrêmement nombreux, et d'autant plus difficiles à cerner que leur nature, leur intensité et leurs effets sont changeants dans le temps et dans l'espace.

1.2.2.2. Les apports polluants dans la région de Dunkerque

- Apports d'eau douce au voisinage de Dunkerque

En plus des eaux de ruissellement et de celles provenant de la nappe phréatique, il faut tenir compte des apports d'eau douce dus à l'Aa, petit fleuve drainant l'arrière pays depuis Saint-Omer, et débouchant à Grand-Fort-Philippe. En outre, au fond de l'avant-port-Est de Dunkerque se déverse le canal exutoire de Wateringues, apportant des eaux usées urbaines et des eaux de drainage.

Les apports provenant de Calais entrent également en jeu.

- Rejets industriels sur le littoral entre Calais et Dunkerque (d'après DELVAL, 1984)

Le bilan publié en 1981 par l'Agence de l'Eau Artois-Picardie, de l'état de la pollution dans le bassin dont elle est responsable, et de l'impact des émissaires en mer, tient compte de 3 types de rejets : eaux usées, eaux pluviales et eaux industrielles. C'est surtout ce dernier type qui est susceptible de contenir les micropolluants toxiques.

Trois secteurs industriels sont prépondérants sur le littoral ; la métallurgie, la chimie et la raffinerie d'hydrocarbures. Les principales industries implantées dans le port de Dunkerque, sont : centrales électriques, notamment une très grande centrale nucléaire (5400 MW), raffineries de pétrole, sidérurgie, pétrochimie, cimenterie, construction et réparation navales. Bien que l'hydrodynamisme de la Mer du Nord assure une dispersion vers le Nord-Est et une dilution importante des rejets industriels, les concentrations en polluants dans la zone côtière Calais-Dunkerque, sont souvent très importantes variant localement selon les secteurs d'activités.

a) Métallurgie

L'essentiel des rejets des métaux lourds provient de Calais et Dunkerque sur le littoral Nord/Pas-de-Calais. La métallurgie, est représenté à Dunkerque par les deux usines Usinor et Creusot-Loire. Les rejets proviennent surtout des lamineurs à froid et de l'industrie du zinc et du plomb. Ces deux métaux, ainsi que le cadmium, sont présents dans les effluents à des teneurs variant de 1 à 15 mg/l.

b) Secteur chimie

Plus de 70% de la pollution chimique toxique est due aux rejets de l'usine Tioxyde de Calais (3091 K. Eq. tox/jour)*, cette usine a produit 67 000 tonnes de dioxyde de titane. Elle rejette par an 469 000 t d'eaux acides, ce qui correspond à 118 858 t d'acide sulfurique, 9045 t de Fe, 1876 t de Al, 1474 t de Ti, 328 t de V, 67 t de Cr, 134 t de Mn, 18 t de Zn, 2,7 t de Ni, 603 kg de Pb, 469 kg de Sn et 13,4 kg de Cd. Les métaux toxiques cumulables (Cd, Pb, Hg) sont rejetés chacun à raison de moins de 360 kg/an. Du Cr est également rejeté par l'usine de traitement des textiles Courtauld (NOEL et al., 1980).

c) Hydrocarbures

Les raffineries sont regroupées dans la région de Dunkerque, et rejettent principalement des hydrocarbures biodégradables.

*L'équivalent toxique est une unité de toxicité basée sur la mobilité de *Daphnia magna* dans un milieu pollué (DELVAL, 1984).

Au Port Ouest, le terminal pétrolier reçoit les hydrocarbures pour l'approvisionnement des deux raffineries de Dunkerque ; il est doté de un million de m³ de stockage. Au Port Est, un stockage de 500 000 m³ traite les hydrocarbures et les huiles végétales. Bien que des installations de traitement et d'épuration des déchets aient été prévues en 1979, les effluents industriels sont toujours rejetés directement dans le milieu marin.

1.2.2.3. Polluants métalliques dans l'écosystème marin du Nord/Pas-de-Calais (d'après DELVAL, 1984)

Les concentrations des métaux à Dunkerque dans les trois compartiments du milieu marin (eau, sédiments, matière vivante) se situent dans la moyenne des teneurs observées dans la Mer du Nord.

La pollution semble être due à une multiplicité d'éléments métalliques plutôt qu'à un polluant spécifique. L'augmentation ces dernières années de la teneur en Cd et la présence de Pb et Hg au niveau de Dunkerque pose un grave problème.

Par la marée et la dérive N.E. de la masse d'eau sur le littoral, les produits issus des émissaires de la côte du Pas-de-Calais sont entraînés vers Dunkerque. C'est donc la zone comprise entre Calais et cette ville qui est la plus touchée.

A) Métaux lourds dans les sédiments

Leurs teneurs de Hg, Zn, Pb, Cu, Cd, sur le littoral de Dunkerque ne diffèrent pas des teneurs moyennes du littoral français dans son ensemble. Lors des campagnes HYDROBIOS de l'IFREMER (1980-1982), des concentrations élevées en Cd, Zn et Cu ont été relevées au niveau des estuaires et ports. L'étude a révélé que les sédiments de l'estran de Dunkerque présentaient une forte teneur en titane, ces valeurs baissant quand on s'éloigne de la côte (L'HOPITAULT, 1980, 1983).

La zone de Dunkerque se caractérise par une contamination en Cu, Zn, Pb au large, et par la présence de Hg au niveau de l'estran au nord de Calais et de la centrale nucléaire de Dunkerque. En général, les zones subtidales éloignées sont plus polluées en métaux lourds (Cd, Cr, Pb, Zn) que celles proches de l'estran (Fig. 12).

Plusieurs causes sont responsables de ces teneurs élevées. Les rejets industriels concentrent dans les ports et les estuaires des

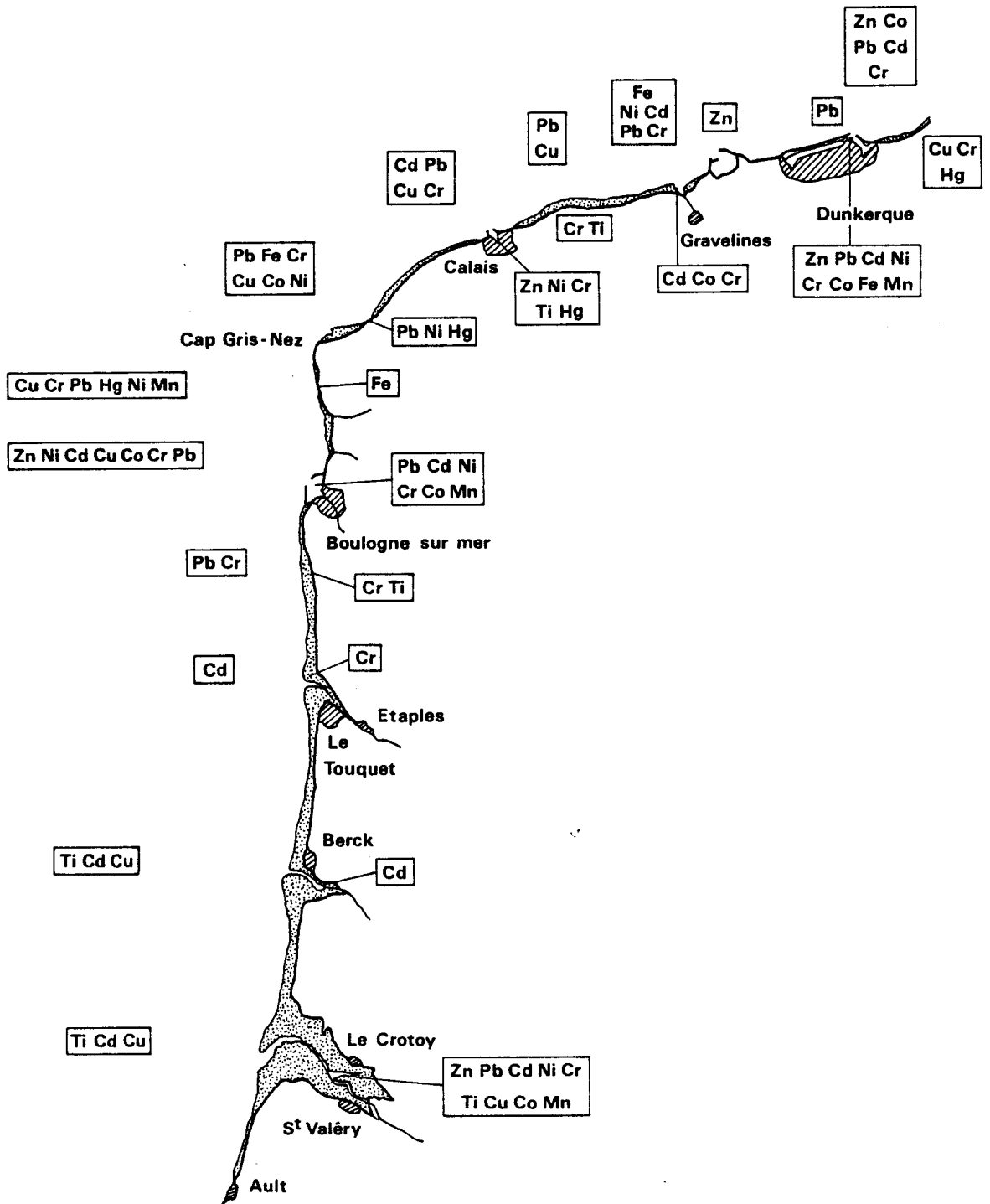


Figure 12. Principaux contaminants métalliques des sédiments (d'après L'Hopitault et al., 1983).

polluants dont la diversité est fonction de l'activité industrielle prépondérante. Ces zones font l'objet de travaux d'entretien périodique, des dragages essentiellement, dont les déchets sont rejetés au large, et ces rejets contribuent à disperser les polluants. D'après le rapport de l'Institut Pasteur sur l'impact des dragages (*in* L'HOPITAULT, 1982), les vases sont réductrices ; elles s'oxydent dans le milieu marin, perdant alors leurs propriétés complexantes vis-à-vis de certains métaux (Zn, Cd, mais non Fe et Mn qui restent complexes). Le courant résiduel SW → NE des courants de marée fait alors remonter cette pollution "déplacée", qu'elle soit dissoute ou encore associée aux particules fines.

B) Métaux lourds dans la matière vivante

Une étude de l'accumulation de polluants métalliques dans les mollusques *Mytilus edulis* et *Cerastoderma edule* a été réalisée par L'HOPITAULT (1982), Figure 13. Les principaux résultants sont reportés au tableau 10. A titre comparatif on a donné aussi les résultats obtenus par FORSTNER et al. (1981). Comme pour les sédiments, on ne constate pas de contamination dominante d'un seul métal mais au contraire une multiplicité de contaminations. Les zones où les mollusques sont les plus contaminés sont les zones de Dunkerque à Gravelines, du cap Gris-Nez à Boulogne et l'estuaire de la Somme (DESSAINT, 1987).

Tableau 10 : Concentration en métaux lourds des moules et coques sur le littoral de Ault à Dunkerque (L'HOPITAULT, 1982)

1) Moules

| Métal mg/kg poids sec | Moyenne des mesures | Ecart type | Maximum | Résultats obtenus par FORSTNER et al. 1981 |
|--------------------------|------------------------|---------------|---------|---|
| Fe | 181 | 60 | 650 | 112 - 2640 |
| Mn | 10,6 | 3,0 | 26,5 | 3,5 - 38 |
| Cu | 6,3 | 0,8 | 10,0 | 5 - 88 |
| Zn | 70 | 15 | 163 | 31 - 1350 |
| Cd | 0,75 | 0,28 | 3,45 | 1 - 60 |
| Pb | 1,70 | 0,45 | 19,0 | 1 - 352 |
| Hg | 0,25 | 0,11 | 1,12 | 0,4 - 13 |
| Cr | 0,55 | 0,42 | 1,66 | 1,5 - 49 |
| Ni | 0,70 | 0,32 | 146 | 1 - 43 |

2) Coques

| Métal mg/kg poids sec | Moyenne des mesures | Ecart type | Maximum | Résultats obtenus par FORTSNER et al. 1981 |
|--------------------------|------------------------|---------------|---------|---|
| Fe | 517 | 144 | 750 | 590 |
| Mn | 21,4 | 7,1 | 33 | 6,3 |
| Cu | 4,75 | 0,44 | 5,4 | 6 - 26 |
| Zn | 85,7 | 14,2 | 127 | 100 - 200 |
| Cd | 0,53 | 0,31 | 1,07 | 0,3 - 2,5 |
| Pb | 1,64 | 0,28 | 3 | 0,7 - 2 |
| Hg | 0,23 | 0,04 | 0,3 | 0,16 - 0,80 |
| Cr | 0,85 | 0,61 | 2,35 | - |
| Ni | 25 | 16,7 | 24,5 | 7,9 |

C) Métaux lourds dans la colonne d'eau

Dans le cadre du Réseau National d'Observation de la qualité du milieu marin (R.N.O.) des analyses de métaux lourds dissous, ont été effectuées sur des échantillons d'eau prélevés en 8 zones du littoral français, et pour chacune d'elles à la côte et au large. La façade Nord/Pas-de-Calais est représentée dans ce réseau par Dunkerque.

En 1977, les différents sites ont été classés selon leurs teneurs en métaux lourds : Dunkerque se classe en deuxième zone pour le zinc et le plomb et troisième zone pour le cadmium et le cuivre (R.N.O., 1978). Puis, pour la période de 1978 à 1980, DELVAL (1984) effectue une comparaison des différents sites et trouve qu'alors Dunkerque possède la plus forte teneur en plomb, la deuxième en zinc, la troisième en cadmium et la quatrième en cuivre.

Ces teneurs dépassent le seuil du risque de toxicité pour le Zn et le Cd d'après le "Water Quality Criteria" (C.I.P.L.I.N.O.R., 1979). Cependant, les teneurs relevées en eaux côtières se situent dans la partie inférieure des plages de variations observées dans les eaux côtières d'Europe. Par contre les relevés au large se situent vers la moyenne des fourchettes pour l'Europe, ou la dépassent, étant importantes surtout pour le Cu et le Zn (Tableau 11).

SKIKER et al. (1988) étudient la distribution du manganèse dans le détroit du Pas de Calais.

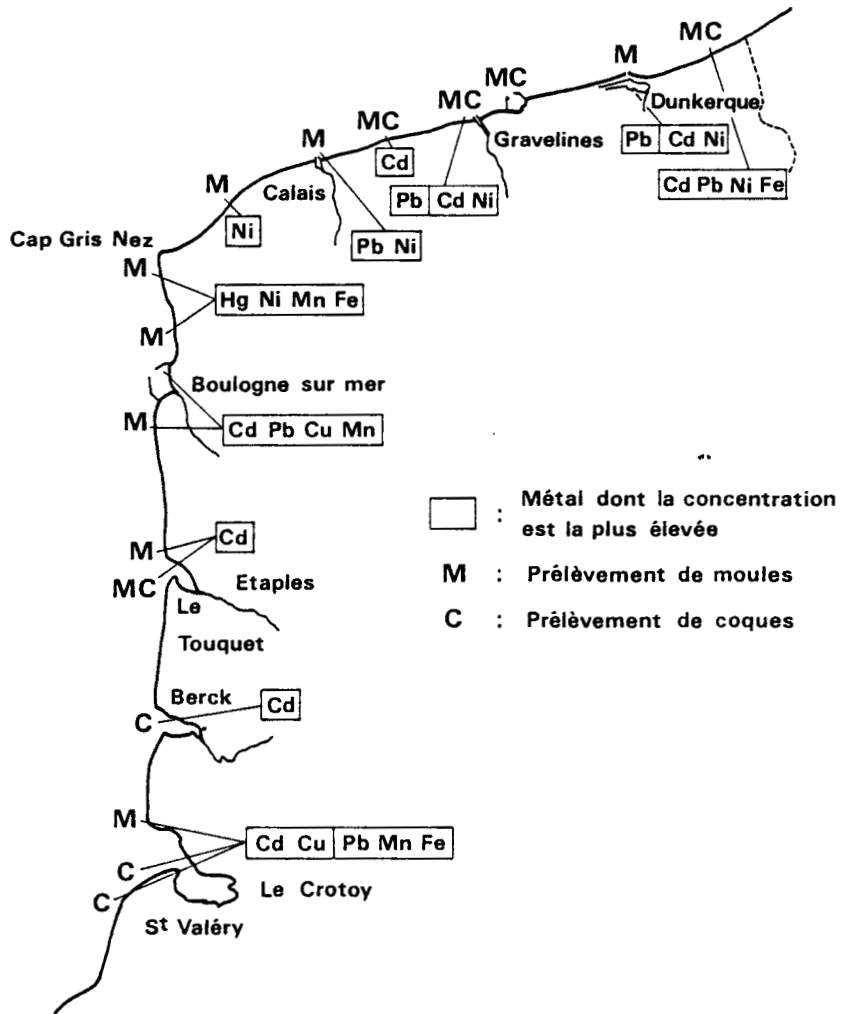


Figure 13. Contaminants métalliques majeurs des moules et des coques (d'après L'Hopitault, 1982).

Tableau 11 : Teneur en métaux de l'eau de mer de Dunkerque comparée aux valeurs de l'Europe (d'après DELVAL, 1984)

| | EAUX COTIERES "littoral" | | EAUX COTIERES "large" | |
|-------------|-----------------------------|------------------|--------------------------|------------------|
| | Europe (1) | Dunkerque (2) | Europe (1) | Dunkerque (2) |
| Hg (ppt) | 30-300 | 20 | 1-50 | 35 |
| Zn (ppb) | 5-40 | 15 | 1,5 -7,0 | 25 |
| Pb (ppb) | 0,6-10 | 0,1 | 0,04-0,8 | 0,2 |
| Cu (ppb) | 1,0-15 | 2 | 0,1 -1,5 | 2 |
| Cd (ppb) | 0,1-3 | 0,2 | 0,02-0,5 | 0,4 |

(1) Plages de variation d'après la bibliographie des eaux côtières d'Europe (eau filtrée à 0,45 μ).

(2) Teneurs moyennes à Dunkerque (Bilan des mesures du R.N.O. de 1975 à 1979).

Conclusion

Schématiquement, il apparaît que dans le compartiment "eau de mer", les seuils de toxicité sont dépassés pour le zinc et le cadmium.

Pour le compartiment "sédiments", la région au large de Dunkerque ainsi que les zones des ports et des estuaires sont particulièrement polluées par le zinc, le plomb et le cuivre. L'augmentation récente de la teneur en cadmium et la présence de plomb et mercure au niveau de Dunkerque (zone côtière) pose un grave problème.

2. Sédiments étudiés

2.1. Pollution organique et anoxie dans l'écosystème marin

La matière organique dans les sédiments peut être d'origine végétale, animale ou bactérienne, liée à la production même de l'écosystème ou aux apports terrestres, ou d'origine anthropique. On sait que les sédiments vaseux présentent des taux de matière organique plus importants que les sédiments sableux (MINAS, 1964 ; VALIELA, 1984).

L'enrichissement en matière organique d'un milieu côtier est

généralement nocif car la minéralisation de celle-ci va fournir des nutriments qui vont exagérer la production primaire et provoquer l'eutrophisation. L'oxydation de cette surcharge organique diminue par ailleurs la concentration en oxygène dissous, et peut aboutir à des conditions anoxiques entraînant la mort des organismes benthiques. Dans les ports, où le degré de pollution (matière organique, métaux lourds, hydrocarbures, pesticides) est important, et les échanges d'eaux restreints, on peut s'attendre à trouver des zones anoxiques et défaunées. De fait on y trouve, ainsi que dans les zones côtières fortement urbanisées, des sédiments noirs, riches en matière organique (10-12%), réduits, dégageant du H₂S produit par ~~l'oxydation~~^{la réduction} des sulfates par les bactéries (*Beggiatoa*, *Chromatium*, *Chlorobium*, etc.).

Les conditions anoxiques (Eh négatives) entraînent à leur tour des modifications de l'écologie de l'écosystème, son instabilité, et à long terme la dégradation complète des biocoenoses.

La mort des organismes benthiques augmente encore la charge organique, par un phénomène d'autopollution. La faune qui subsiste est réduite à des bactéries et à une méiofaune spécialisée nommée "thiobios" par FENCHEL et RIEDL (1970).

Notre étude concerne ces types de sédiments anoxiques choisis pour une analyse de la recolonisation, tant en Méditerranée qu'en Mer du Nord.

2.2. Echantillons sédimentologiques

En chaque site, deux types d'échantillons ont été prélevés :

a) du sédiment défauné a été prélevé dans la zone la plus polluée, placé dans des récipients (que nous appellerons par la suite "modules expérimentaux"), et ces récipients ont été posés sur le fond ou près du fond dans la zone moins polluée afin de suivre leur recolonisation.

b) des prélèvements *in situ* à la benne (Smith-Mc-Intyre ou Orange-Peel) ont été réalisés à chaque date de relevé de modules, à proximité immédiate de ces derniers, afin de suivre comparativement l'évolution du peuplement naturel.

2.2.1. Sédimentologie de l'Etang de Berre

Les études réalisées par ROUX (1976) et CHAMLEY (1976), après la mise en service de l'usine hydroélectrique, permettent d'apprécier l'influence du canal de la Durance sur la distribution des sédiments de

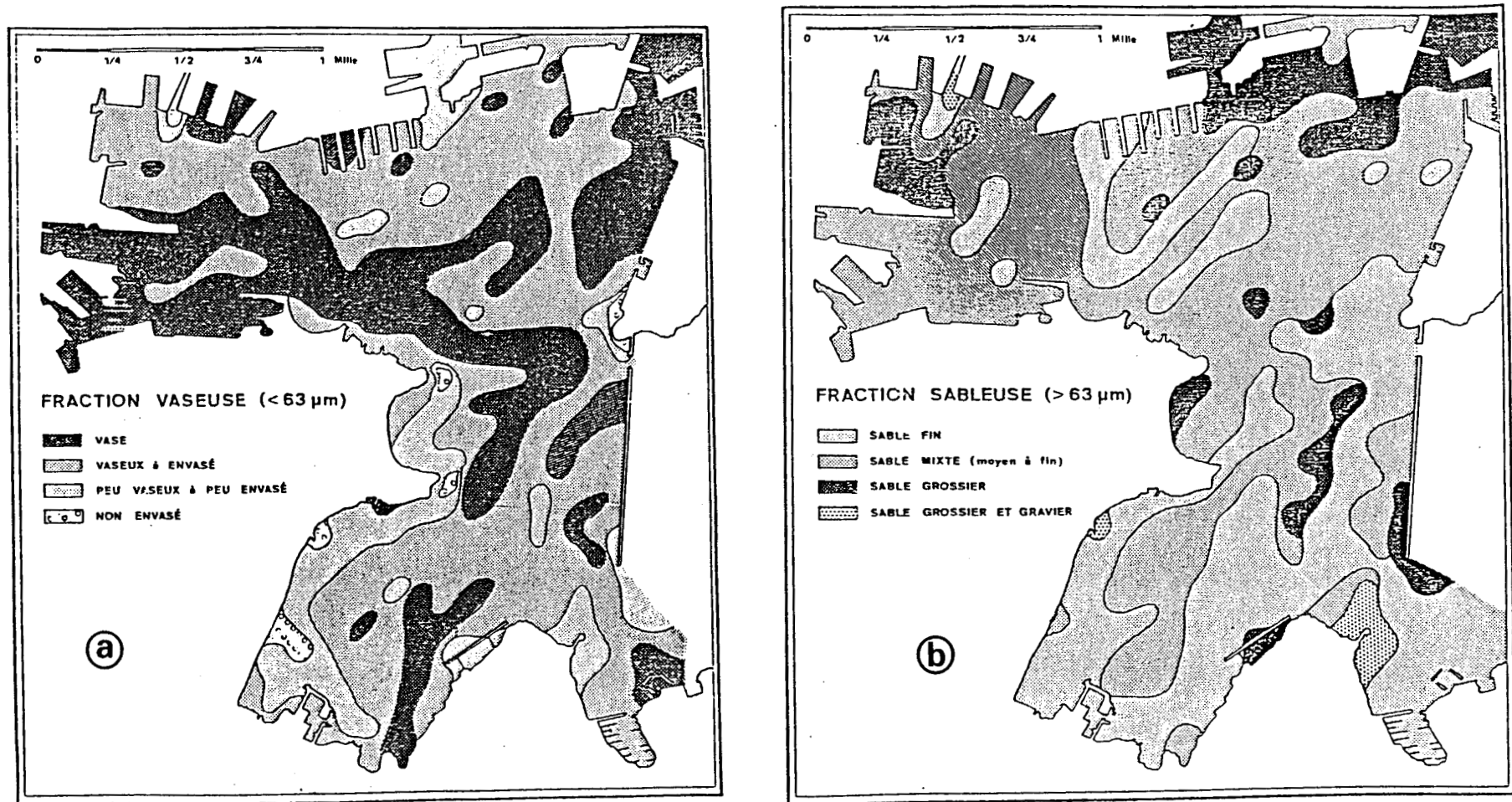


Fig. 14 : Sédimentologie de la Rade-Abri de Toulon: Fractions vaseuse et sableuse. (in Jeudy de Grissac et Tiné, 1980.)

l'étang de Berre. Le premier distingue 3 grands ensembles sédimentaires. Les vases pures (à plus de 90% de lutites) occupent toute la partie nord et médiane de l'étang ; les vases bioclastiques (75 à 90% de lutites) et les vases sableuses (50 à 75% de lutites) se trouvent essentiellement dans la partie sud de l'étang. Les sables vaseux (25 à 50% de lutites) et les sables (moins de 25% de lutites) sont restreints à la frange littorale.

L'étude minéralogique réalisée par CHAMLEY (1976) montre toujours une forte prédominance de la fraction argileuse, et une dégradation minérale qui "intéresse particulièrement les minéraux à grande capacité d'échange (smectite et "complexe gonflant" en général) susceptible d'accueillir au niveau interfoliaire des agents organiques, d'origine molysmologique ou non qui les attaquent depuis l'intérieur des amas phylliteux".

2.2.2. Sédimentologie de la Baie du Lazaret

La Rade-Abri est occupée pratiquement dans son ensemble par des fonds meubles. Les substrats durs, limités au liseré côtier, ont souvent fait l'objet de restructurations et se présentent sous forme d'aménagements portuaires (quais, jetées, parc à moules, canalisations sous-marines). D'après BOURCIER et al. (1979) les sédiments sont, en grande partie vaseux ou envasés.

La fraction pélitique (< 0,063 mm) est abondante dans les anciennes structures fluviatiles depuis le nord de la Rade-Abri jusqu'au fort du Balaguier. D'autres sites moins profonds (comme la partie SE de la baie du Lazaret) en contiennent également en raison de l'apport en particules fines (parc à moules, rivière Lazaret) et le faible hydrodynamisme (Fig. 14a).

Pour la fraction supérieure à 0,063 mm, on distingue d'une part les "sables grossiers" et "graviers" qui correspond aux zones d'apport (par la rivière Neuve et Lazaret) comme c'est le cas au nord de la baie de Lazaret, d'autre part, les "sables fins" dominant dans la partie sud de la Rade-Abri (une grande partie de la baie du Lazaret). Voir Figure 14 b.

Des valeurs très élevées de CaCO_3 (plus de 30% dans le sédiment brut) sont trouvées dans des zones à sédiments grossiers (Fig. 15). Dans la baie qui nous concerne elles sont en relation avec la production biologique : existence de parcs à moules, et d'ancien herbier de

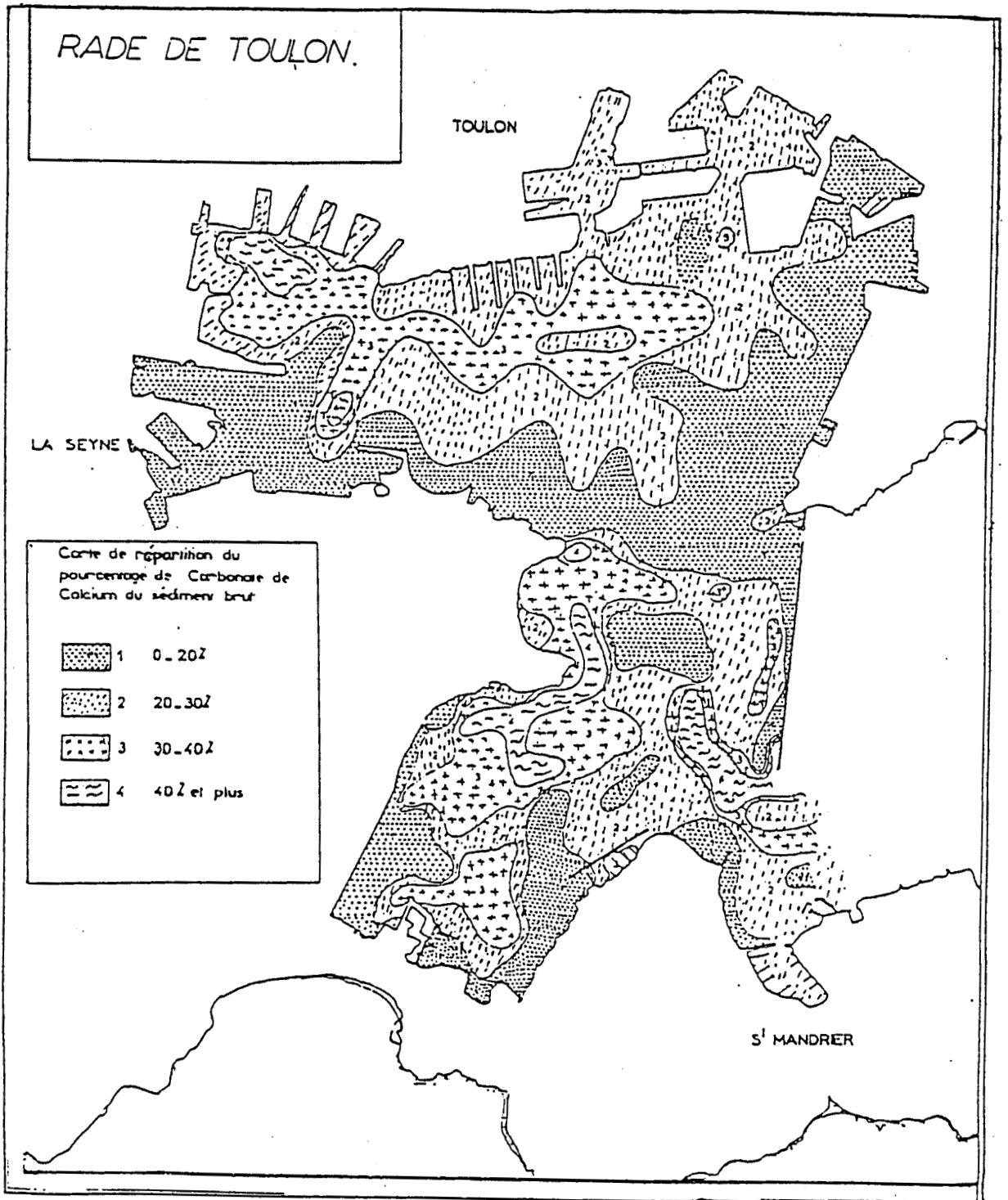


Fig. 15 : Carte de répartition du pourcentage de Carbonate de Calcium du sédiment brut en Rade de Toulon. (in Jeudy de Grissac et Tiné, 1980).

Posidonia oceanica (MAGGI, 1967 ; BOURCIER et al., 1979).

Les études granulométriques effectuées à la Faculté de Pharmacie de Marseille, sont présentes dans le tableau suivant :

Tableau 12 : Granulométrie de l'Etang de Berre et la Baie du Lazaret

| Granulométrie | Etang de Berre | Baie du Lazaret |
|------------------|----------------|-----------------|
| Fraction > 2 mm | 3,1 | 27,8 |
| 2 > f > 63 μ | 21,5 | 36,5 |
| < 63 μ | 75,4 | 35,7 |

2.2.3. Sédimentologie de l'Avant-Port de Dunkerque

a) Le sédiment utilisé pour remplir les modules expérimentaux (intérieur de l'avant-port : MNIP) est un sédiment fin, vaseux. Dans les 5 séries étudiées, le pourcentage de fraction péltique oscille entre 46 et 58% (moyenne = 52,4%) et comprend le mode, cf. tableau 13, Fig. 16 . Le sédiment expérimental est donc une vase peu fluide, riche en eau et réduite (Eh de - 250 à - 150 mV). Sa teneur en divers métaux lourds, relativement importante, ainsi que l'anoxie sont très probablement les causes du dépeuplement de ce sédiment (cf. figure 69 et 73 à 78).

b) Les sédiments du milieu d'accueil (avant-port Ouest) sont des sables fins envasés. La distribution des différentes classes granulométriques est unimodale, le mode se situant dans les sables fins (environ 35% de 0,160 mm), avec néanmoins une forte proportion des pélites (environ 20%), (cf. figure 17a).

| SERIE | % FRACTION FINE | % M.O. |
|-------|-------------------|-------------------|
| A | 50,40 | 13,3 |
| B | 50,02 | 9,7 |
| C | 58,08 | 8,1 |
| D | 57,20 | 11,3 |
| E | 46,24 | 7,8 |
| | $\bar{X} = 52,40$ | $\bar{X} = 10,04$ |

Tableau 13 : Pourcentage de pélites et de matière organique dans la vase de départ des 5 séries des modules

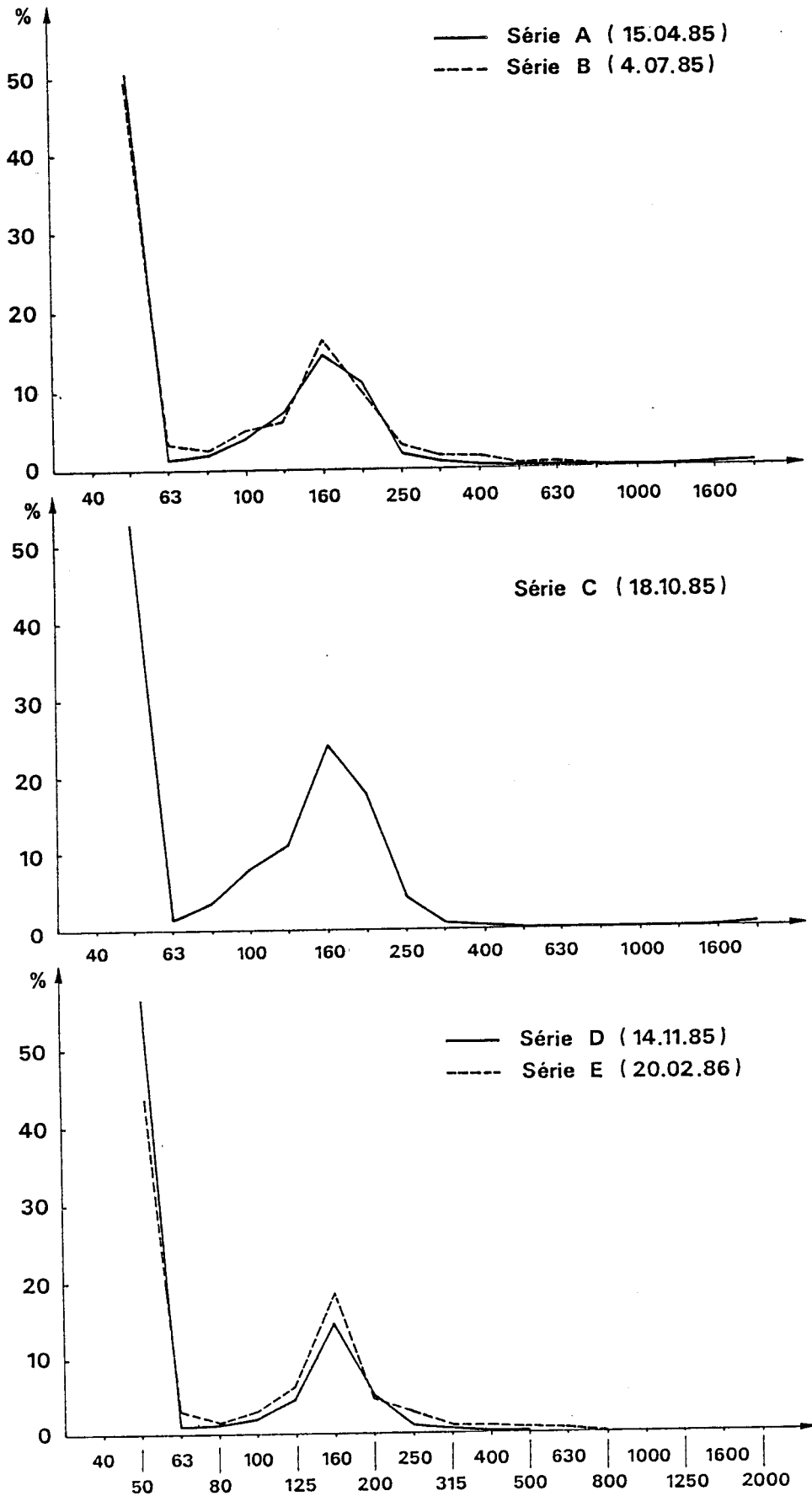


Figure 16. Granulométrie de sédiments placés dans les différentes séries expérimentales.

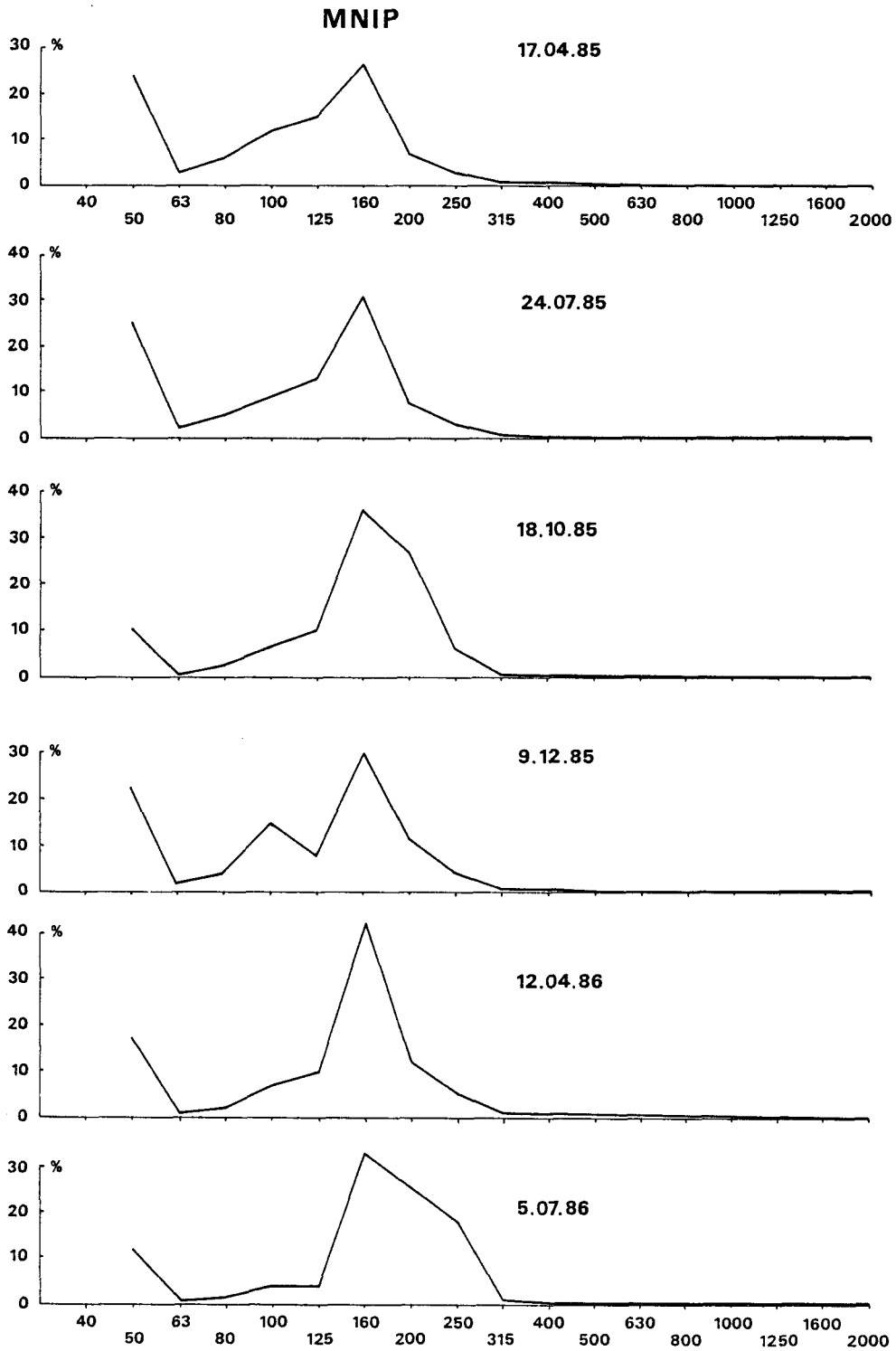


Figure 17a. Granulométrie de sédiments du milieu naturel de référence:
MNIP (station située à l'intérieur de l'avant port).

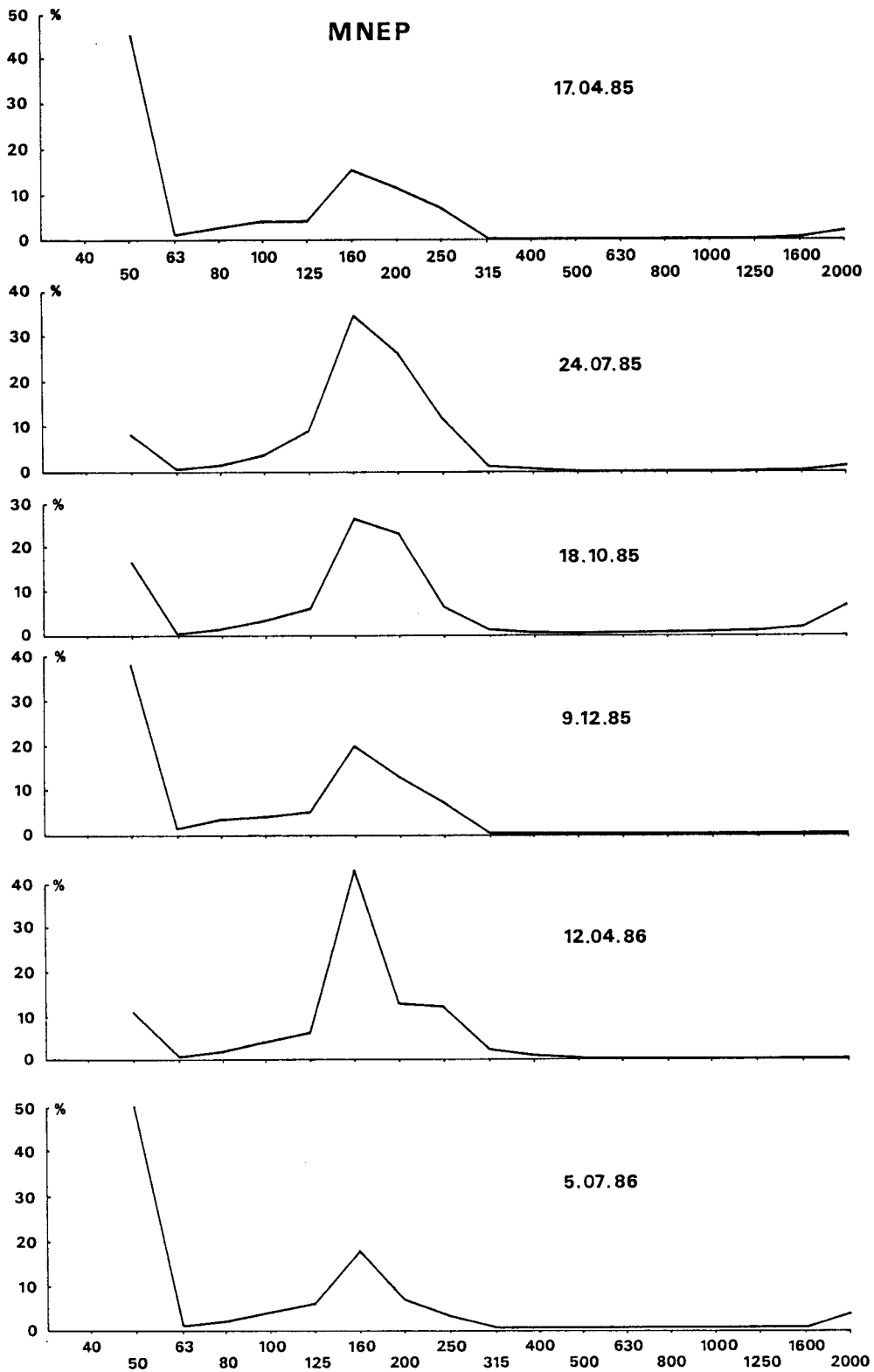


Figure 17b. Granulométrie de sédiments du milieu naturel; MNEP
(station située à l'extérieur de l'avant port).

3 - PEUPELEMENTS ETUDIÉS

Les deux unités biosédimentaires choisies respectivement en Méditerranée et en Mer du Nord sont voisines : "SVMC" (sable vaseux en mode calme) et communauté à *Abra alba*. On a donc suivi l'évolution du macrobenthos de substrats meubles pollués.

3.1. Peuplement étudié en Méditerranée : Communauté de sables vaseux en mode calme (S.V.M.C.)

L'étage "infralittoral" méditerranéen (PERES et PICARD, 1964) débute un peu en dessous du niveau moyen de la mer, c'est-à-dire à partir de la zone où les émergences ne sont plus qu'accidentelles, et deviennent "catastrophiques" pour peu qu'elles se prolongent. Cet étage s'étend vers le bas jusqu'à environ 35 m de profondeur ; une des biocoenoses représentatives est celle des Sables Vaseux en Mode Calme (SVMC). Cette biocoenose s'étend le long des côtes méditerranéennes, depuis la France jusqu'à l'Italie et la Grèce dans des zones peu profondes et à faible hydrodynamisme.

En dehors des considérations pratiques et matérielles, le choix de ce site pour notre expérience est lié à la présence en rade de Toulon d'un peuplement "SVMC" semblable à celui se développant dans l'étang de Berre.

Le peuplement référable à la biocoenose SVMC présente parmi les espèces dominantes, les mollusques *Abra alba*, *Venerupis aurea*, *Corbula gibba*, *Cardium exiguum*, *Mysella bidentata*, *Venus verrucosa*, les polychètes *Aonides oxycephala*, *Nereis caudata*, *Lumbrineris latreilli*, *Prionospio malmgreni*, *Cirrophorus*, cf. *furcatus*, *Polycirrus medusa*, *Nicolea venustula*, *Notomastus latericeus*, *Staurocephalus rudolphi*, *Aaricia foetida* et les crustacés *Leucothoë pachycera*, *Microdeutopus bifidus*, *Maera grossimana*, *Tanais cavolini*.

Un des faciès bien représenté tant dans la rade de Toulon que dans l'étang de Berre, est celui lié à la prolifération du pélécy-pode *Corbula gibba*.

3.2. Peuplement étudié en Mer du Nord : Communauté à *Abra alba*

Notre zone d'étude est située dans le peuplement des sables fins à moyens plus ou moins envasés à *Abra alba*. L'historique des descriptions

de ce peuplement et sa distribution dans les mers européennes ont été publiés par DEWARUMEZ (1979).

3.2.1. Historique des descriptions du peuplement à *Abra alba*

Dès les premières études bionomiques entreprises en Mer du Nord (PETERSEN, 1913, 1918), *Abra alba* a été retenue pour représenter l'ensemble de caractères édaphiques et faunistiques que constitue ce peuplement, décrit dans les eaux danoises sous le nom de "*Abra-community*" par PETERSEN (1918) et BOYSEN-JENSEN (1919). FORD (1923) en fait une partie fonctionnelle de la plus vaste "E.c.V.g. community" (*Echinocardium cordatum*, *Venus gallina*) dont il représente l'aspect sablo-vaseux.

Dans la classification des peuplements d'endofaune de JONES (1950), le peuplement à *Abra alba* appartient au "Boreal Offshore Muddy-Sand Association".

CABIOCH (1968) décrit en Manche occidentale, le peuplement composite des sables fins plus ou moins envasés à *Abra alba*.

EAGLE (1973, 1975) décrit en Baie de Liverpool deux associations : "P" établie sur des sables fins envasés, avec *Pectinaria koreni*, *Mysella bidentata* et *Pholoë minuta* ; et "M", établies sur des sables propres, avec *Magelona papillicornis*, *Mysidacés*, *Nephtys cirrosa*, *N. longosetosa*, *Spiophanes bombyx* et *Scoloplos armiger*. Il décrit également deux associations intermédiaires "A et L" (respectivement à *Abra alba* et *Lanice conchilega*), dominant à tour de rôle sur des sédiments intermédiaires.

Plus récemment DEWARUMEZ et al., (1976, 1986) étudient de façon approfondie ce peuplement dans le littoral de la Mer du Nord.

3.2.2. Distribution géographique

D'une manière générale, le peuplement est à peu près constant dans la zone littorale de la Manche, que ce soit sur les côtes françaises ou anglaises. Son extension est plus importante sur les secondes où les conditions hydrodynamiques sont plus favorables à l'établissement d'un sédiment envasé.

En Manche occidentale, ce peuplement n'est localisé que dans des sites privilégiés du point de vue courantologique (La Pierre Noire, CABIOCH, 1968). Dans le Golfe Normano-Breton, RETIERE (1975) le décrit également, très peu étendu et localisé uniquement au fond du Golfe.

CABIOCH et GENTIL (1975) le signalent à l'ouverture de l'estuaire de la Seine. GENTIL (1976) précise sa localisation aux débouchés de la Seine et de l'Orne et indique qu'en Baie des Veys (Baie de Seine occidentale) il semble également exister.

En Manche orientale, le peuplement à *Abra alba* est quasiment constant. On le retrouve de Dieppe au Cap Gris-Nez occupant une zone plus ou moins large (CABIOCH et GLACON, 1975 ; DEWARUMEZ, 1976, 1979). Le resserrement du détroit du Pas-de-Calais provoque une modification des conditions hydrodynamiques et affecte la sédimentation en empêchant le dépôt de sédiments fins, donc l'établissement de la communauté. Au Nord du Cap Blanc-Nez, les conditions courantologiques redeviennent favorables et permettent à nouveau son installation (SMIGIELSKI, 1976 ; DEWARUMEZ et al., 1976 ; SOUPLET, 1977). Il occupe alors une bande côtière jusqu'à la frontière belge.

Les travaux d'autres auteurs permettent de supposer la continuité de la communauté le long des côtes de la Mer du Nord: EISMA, 1966, le long des côtes hollandaises ; STRIPP, 1969, dans la baie d'Helgoland ; PETERSEN, 1919, le long des côtes danoises ; ARNTZ et BRUNSWIG, 1976 et RUMOHR, 1980 dans la baie de Kiel, ouest de la Mer Baltique.

Ce peuplement a été également décrit en zone atlantique : GLEMAREC (1969, 1973) sur le plateau continental Nord Gascogne ; WARWICK et DAVIES (1977) dans le canal de Bristol ; EAGLE (1973) en baie de Liverpool.

4. PRINCIPES DE L'APPROCHE EXPERIMENTALE

4.1. Grands traits de l'expérimentation

Il s'agit d'une expérience *in situ* de recolonisation de sédiments défaunés par des pollutions.

Le suivi de la recolonisation benthique dans un échantillon peut être fait à deux niveaux d'analyse :

- le niveau "population" (analyse par espèces de la recolonisation de l'échantillon de sédiment) ;
- le niveau "communauté" (analyse des relations qualitatives et quantitatives entre les espèces apparaissant ensemble ou se succédant).

Ces deux approches ne sont pas exclusives mais au contraire complémentaires. Dans la présente étude, nous avons surtout utilisé le niveau "communauté", notamment en lui appliquant des techniques d'analyse numérique multivariable. Toutefois, l'explication des phénomènes bioécologiques observés a dû faire appel à l'analyse des cycles biologiques des espèces particulières.

Deux méthodologies peuvent être alors développées : (1) un suivi très précis *in situ* des peuplements naturels ou (2) une étude de recolonisation d'un substrat vierge immergé durant un temps limité. C'est la deuxième approche que nous avons choisi. Des échantillons de sédiment de 5 ou 10 litres ont été prélevés, à plusieurs dates de l'année, dans des zones défaunées par la pollution et l'anoxie, et placés immédiatement dans des récipients dits "modules expérimentaux" dans une zone pas très éloignée à caractères sédimentologiques voisins, mais moins polluée. Les modules sont ensuite relevés à intervalles réguliers (environ 15 jours à 1 mois), sur des périodes variant entre 19 et 53 semaines consécutives. Ils sont alors l'objet d'inventaires faunistiques et d'analyses chimiques.

La recolonisation des modules se produisant à partir du peuplement naturel environnant, un suivi de celui-ci a été réalisé parallèlement. Les "scenarios" de recolonisation observés dans les modules sont ainsi mis en relation avec l'état général de la communauté environnante ou "communauté d'accueil" des modules : composition de cette communauté, espèces en cours de reproduction, etc.

L'expérimentation a été conduite sur deux sites :

(a) Un site dans une mer sans marée, la Méditerranée : sédiments prélevés dans l'étang de Berre et transplantés à environ 100 km, dans la Baie du Lazaret, Toulon (Fig. 1).

(b) Un site dans une mer macrotidale, le sud de la Mer du Nord : sédiment prélevé au fond de l'avant-port de Dunkerque et transplanté à environ 3 km, à la sortie de cet avant-port (Fig. 7).

Cependant les deux expériences ne sont pas exactement comparables. En effet, l'expérience méditerranéenne a été réalisée préalablement, dans le cadre d'un DEA (DIAZ-CASTANEDA, 1982) puis d'une thèse de 3ème Cycle (DIAZ-CASTANEDA, 1984). Son analyse critique nous a conduite à améliorer le protocole lors de la deuxième phase de l'étude, réalisée en Mer du Nord. Les éléments de comparaison apparaîtront cependant sans ambiguïté.

Nous allons ci-dessous exposer le détail et la justification des méthodes que nous avons employées, ainsi qu'au chapitre 9, un certain nombre de critiques de cette méthodologie.

4.2. Modes de défaunation

Un des premiers choix à faire dans les études de recolonisation benthique consiste à utiliser des sédiments défaunés "naturellement" ou artificiellement. Si on choisit la deuxième possibilité, on devra décider et choisir une méthode qui perturbe le moins possible la structure du sédiment de façon à ne pas compromettre la recolonisation ultérieure.

Les études comparant le scénario de repeuplement en fonction de la méthode de défaunation sont peu nombreuses. DEANS et al. (1977) comparent, dans l'estuaire du Clyde, les réponses d'invertébrés benthiques à des sédiments défaunés par irradiation gamma (18 H, dose 6 Mrad), à des sédiments défaunés par stérilisation à l'autoclave (30 minutes à 121°C), et au sédiment naturel passé par un tamis 750 µm (échantillons témoins). Ils constatent que les peuplements bactériens hétérotrophes diminuent de manière importante dans les sédiments irradiés (2×10^7 cel./g poids sec dans les témoins à 1×10^2 cel./g poids sec dans les sédiments irradiés). Les organismes préfèrent les témoins aux sédiments artificiellement défaunés, cependant entre les deux traitements artificiels, ils choisissent nettement les sédiments stérilisés à l'autoclave. Ce choix semble être étroitement lié au potentiel redox

(Eh \approx -110 à - 130 mV pour l'autoclave ; - 550 à - 590 mV pour les sédiments irradiés ; - 50 à 65 mV pour le sédiment naturel). Les auteurs concluent que la destruction du film bactério-algal (plus permanente dans les sédiments irradiés) retarde et limite le processus de recolonisation benthique.

C'est dans cette optique que nous avons réalisé en Méditerranée, quelques expériences préliminaires (DIAZ-CASTANEDA, 1982) en faisant varier les causes de défaunation. Les échantillons ainsi traités étaient ensuite immergés, leur recolonisation était observée et une comparaison a pu ainsi être établie entre le devenir de modules défaunés par la pollution "naturelle" et par diverses techniques artificielles.

L'expérience a débuté le 8 mars 1982 dans la baie du Lazaret (Toulon), avec des sédiments de la biocoenose des "Sables Vaseux en Mode Calme" (SVMC : PERES et PICARD, 1964). Le sédiment employé pour remplir les modules expérimentaux provenait du Golfe de Fos et avait l'avantage d'abriter le même peuplement que celui de la baie du Lazaret (BOURCIER et al., 1979). Les modules sont déposés sur le fond marin, par 5 m de profondeur.

Les méthodes de défaunation que nous avons comparées sont les suivantes :

- (a) Stérilisation à l'autoclave pendant 2 H dont 30 minutes à 120°C.
- (b) Lavage à l'eau douce avec des changements de l'eau, 3 fois par jour, pendant 6 jours.
- (c) Congélation à - 28°C pendant 6 jours.
- (d) Séchage à l'étuve durant 1 H à 100°C, ensuite à 60°C pendant 3 jours. Les sédiments ont été réhumectés progressivement à l'eau de mer.
- (e) Rayonnement gamma de 2 et 4 kg rems (expérience réalisée au Centre Nucléaire de Cadarache).

Les modules ont été immergés pendant des durées de 25, 46 et 57 jours.

Le tamisage de sédiments après la période d'immersion a été effectué avec un tamis de 0,500 mm afin de conserver les formes juvéniles et les post-larves.

L'influence de la méthode de défaunation semble avoir toute son importance au cours des premiers mois d'expérience, et en fonction du

temps les différences dans les séquences de colonisation liées aux méthodes de dépeuplement semblent se réduire.

Quelque soit la méthode de défaunation, les amphipodes et les cumacés ont été recrutés principalement sous forme d'adultes et les polychètes et les mollusques sous forme de post-larves et juvéniles. Après 25 jours d'immersion, le groupe zoologique le mieux représenté est toujours celui des crustacés, alors qu'après 2 mois d'immersion les polychètes deviennent dominants (72,3% du peuplement total). Ces derniers sont représentés (surtout dans les sédiments défaunés à l'autoclave) par des espèces opportunistes, dépositivores et moins souvent carnivores.

Les principales variations liées aux différents modes de défaunation sont les suivantes :

a) Les sédiments défaunés à l'autoclave présentaient la recolonisation la plus importante. Après 25 jours d'immersion on trouve 210 individus dans le module. Les amphipodes du genre *Corophium* sont très abondants : 170 individus (89% de l'effectif total du module) ; les polychètes en représentent 12,5% ; comprenant essentiellement des Cirratulidae et des Capitellidae. Après deux mois d'immersion on constate une diminution importante de l'effectif du milieu expérimental : 142 individus par module, les polychètes étant les mieux représentés (102 individus, 72,3%) avec principalement *Capitella capitata*, espèce détritivore de subsurface, (90 individus dont plusieurs femelles sexuellement mûres).

b) Les sédiments défaunés à l'eau douce après 25 jours en mer sont réduits avec une odeur qui indique la présence de H_2S . Le processus de recolonisation est lent, avec, après 25 jours d'immersion 26 individus dénombrés, les espèces les plus abondantes sont *Lumbrinereis latreilli* et *Capitella capitata*. Après deux mois d'immersion on retrouve 60 individus, les polychètes sont bien représentés et correspondent à 66,7% de l'effectif. *Capitella capitata* est en tête avec 31 individus/module.

Le lavage à l'eau douce paraît ne pas favoriser l'installation des amphipodés (surtout du genre *Corophium*), contrairement aux autres méthodes : stérilisation à l'autoclave et rayonnement gamma. Enfin ce traitement semble altérer la structure interne des argiles (amas phylliteux).

c) Dans les sédiments défaunés par congélation, les polychètes

représentent le groupe prédominant avec essentiellement des espèces dépositives ou détritivores qui exploitent la matière organique disponible. Après 25 jours en mer le peuplement expérimental est assez pauvre, on trouve quelques espèces (*Corbula gibba*, *Capitella capitata*, *Corophium* sp., etc.) représentés par 1 ou 2 individus. Le module qui a séjourné deux mois en mer présente un peuplement peu diversifié mais abondant (environ 140 individus/module) ; parmi les espèces dominantes on trouve *Capitella capitata* : 116 individus/module et *Corophium* sp. : 10 individus/module. Les mollusques commencent à peine à coloniser le milieu expérimental.

La défaunation par congélation semble altérer la structure interne des argiles (amas phylliteux), mais cet effet diminue au fur et à mesure que le temps passé puisque l'abondance augmente considérablement après deux mois d'immersion : 16 individus après 25 jours, 50 après 46 jours et 136 après 57 jours.

d) Dans les sédiments défaunés par séchage à l'étuve, les effectifs sont les mêmes après 25 et 57 jours d'expérience : 21 individus/module. Les amphipodés constituent le groupe zoologique le plus abondant dans ce traitement ; le peuplement qui s'est développé est pauvre, même après deux mois d'immersion et les mollusques sont pratiquement absents.

e) Finalement, les sédiments défaunés par rayonnement gamma ont été recolonisés par 153 individus (69% de polychètes) après 46 jours en mer. Le peuplement apparaît relativement diversifié avec parmi les espèces principales : *Capitella capitata* (45 individus/module), *Corophium* sp. (26 individus/module) et *Nereis caudata* (22 individus/module). Encore ici les mollusques sont pauvrement représentés, quelques individus de *Corbula gibba*, *Cardium edule*, *Nucula* sp.

CONCLUSION

Paradoxalement, bien que le film bacterio-algal soit complètement détruit, la stérilisation à l'autoclave apparaît comme la méthode la plus appropriée car elle ne destructure pas les pélites. Le lavage à l'eau douce et la congélation semblent (surtout la première méthode) modifier la structure interne des argiles et, de ce fait, retardent le processus de recolonisation. Les méthodes de séchage à l'étuve et de lavage à l'eau douce semblent être celles qui perturbent le plus la structure des sédiments, donc l'installation rapide des espèces. Au total la méthode la

plus efficace et pratique pour ce type d'étude est la stérilisation à l'autoclave, suivie par le rayonnement gamma.

Les cinq modes de défaunation testés semblent donc tous provoquer une altération des sédiments : destruction d'amas phylliteux, destruction du film microbien, modification importante du Eh. En conséquence, nous avons décidé d'utiliser pour notre expérimentation uniquement des sédiments défaunés "naturellement" c'est-à-dire par le fait d'une pollution préexistante.

4.3. Etude de la variabilité aléatoire

L'importance et l'influence de la variabilité aléatoire ont été considérées, dans la seconde phase de l'expérience (Mer du Nord), aux différentes étapes du processus expérimental. Chaque prélèvement de sédiment défauné a donné lieu à la pose de 12 à 36 modules.

A chaque date de relevé, on a récupéré au moins deux modules (jusqu'à 10 lors d'une expérience particulière), et l'étude du benthos d'accueil a été fait sur deux prélèvements à la benne en chacune des deux stations de référence (voir Fig. 7). L'influence de la variabilité d'échantillonnage a été suivie pour tous les descripteurs et jusqu'aux résultats des analyses multivariées (voir chapitre 6, 4ème partie).

4.4. Problèmes méthodologiques liés à l'échantillonnage et au tamisage

Les études concernant la recolonisation par des invertébrés benthiques de substrat meuble sont soumises à diverses contraintes spatio-temporelles. Une d'elles concerne la maille de tamisage utilisée.

REISH (1959) signalait déjà des variations de l'efficacité du tamisage sur des prélèvements de benthos marin : pour les polychètes (groupe dominante de la biocoenose étudiée), il trouve une efficacité de 30% avec une maille de 1 mm et de 88% avec une maille de 500 μ m. Au large d'Arcachon, BACHELET (1984) constate une efficacité de tamisage nettement inférieure à celle obtenue par REISH : la maille de 1 mm ne retient que 16% de polychètes, celle de 500 μ m seulement 53%, la totalité des annélides étant échantillonnée, à 160 μ m.

Dans la première expérience réalisée en Méditerranée on a utilisé une maille de 1 mm.

De manière à résoudre ce problème méthodologique on a utilisé une

maille de 500 μm en Mer du Nord afin de retenir un maximum de stades juvéniles du macrobenthos.

Une autre contrainte concerne le pas d'échantillonnage (c'est-à-dire l'intervalle de temps entre les relevés des modules expérimentaux). Nous avons essayé dans la mesure du possible d'effectuer des prélèvements réguliers, espacés chaque 15 jours en particulier pendant les premiers mois de recolonisation. La mise en oeuvre d'un tel plan d'échantillonnage pose de nombreux problèmes : difficulté d'obtenir des missions embarquées selon une périodicité inférieure au mois, expérimentations *in situ* délicates, météorologie souvent mauvaise en Mer du Nord ; enfin, la contrainte du temps imposée par le tri sous loupe binoculaire du refus d'un tamis fin.

5. PROTOCOLE OPERATOIRE EN MER

5.1. Description des "modules expérimentaux"

Les modules employés en Méditerranée sont des récipients en polyéthylène de section carrée, de 26 cm de côté et 11 cm de hauteur. Le choix de ces modules a été fait en raison de leur maniabilité en plongée ainsi que de la surface et du volume de sédiments qu'ils permettent d'utiliser, voisins de ceux de la benne "Orange-Peel" : 0,065 m^2 et d'environ 5,5 dm^3 en les remplissant sur 8 cm de hauteur. Cette surface et ce volume correspondent à une aire et un volume minimal susceptible de permettre la récolte de la majorité des espèces du peuplement SVMC en milieu perturbé (STORA, 1982). La comparaison entre l'évolution du peuplement expérimental et du milieu naturel est ainsi facilitée.

Les modules utilisés en Mer du Nord sont des récipients en polyéthylène, rectangulaires, de 36 cm x 28 cm x 13 cm. Ils présentent une surface de 0,10 m^2 et une capacité de 10 dm^3 , ces deux chiffres étant très voisins de ceux de la benne Smith-Mc-Intyre, dont nous disposons à cet endroit pour l'échantillonnage du milieu naturel.

5.2. Pose des "modules expérimentaux" en mer - Nombre de modules.

Avant leur utilisation les modules ont été immergés pendant quelques jours dans de l'eau de mer renouvelée afin d'éliminer un maximum de substances chimiques absorbées sur le plastique et risquant d'être

relaguées au contact de l'eau, de se solubiliser et d'affecter ainsi le processus de recolonisation..

En Méditerranée, 24 modules remplis de sédiment azoïque ont été placés sur le fond marin, par 5 m de fond, directement en plongée. Chaque module est fixé au fond à l'aide de deux bâtons enfoncés dans le sédiment. Le travail en mer s'effectuait en Zodiac avec l'aide technique de la Marine Nationale de Toulon.

En Mer du Nord, environ 90 modules ont été placés en mer par 8 m de fond, (Photo, Fig.18) posés sur quatre structures en acier inoxydable, contenant chacune 12 modules, et descendues à l'aide d'un treuil. Chaque structure était portée par quatre pieds partiellement enfoncés dans le sédiment, de façon telle que la surface de chaque module était maintenue à environ 50-60 cm du fond. Au total 67 modules ont été récupérés et analysés (le reste a été vidé à moitié par des causes diverses).

Le travail en mer a été réalisé à bord du navire océanographique "SEPIA II" de la Station Marine de Wimereux (CNRS).

5.3. Relevé des Modules

Dans les deux sites, la récupération séquentielle des modules a été réalisé en scaphandre autonome. Afin d'éviter toute perturbation ou perte d'organismes, les modules avant d'être remontés étaient, en Méditerranée, fermés par un couverture plastique souple, et en Mer du Nord par des couvercles plastiques rigides faits sur mesure et permettant la fermeture parfaite qui évitait toute perte lors de la remontée en surface.

5.4. Plans d'expériences

5.4.1. Modules posés en Rade de Toulon

L'expérience a comporté une seule série de 24 modules, relevés pendant un cycle annuel avec une périodicité mensuelle. A chaque date de relevé, deux modules étaient tirés au sort. L'expérience a débuté le 8 mars 1982 et s'est achevée le 11 mars 1983 (détail au tableau 14).

TABLEAU 14 : DATES DES PRELEVEMENTS EN MEDITERRANEE

| N° Prélèvement | Date | Nature des échantillons |
|----------------|----------|-------------------------|
| 1 | 2.3.82 | Benne □ ("point zéro") |
| → | 8.3.82 | Immersion des modules |
| 2 | 1.4.82 | Modules + Benne □ |
| 3 | 3.5.82 | " " |
| 4 | 1.6.82 | " " |
| 5 | 28.6.82 | " " |
| 6 | 30.7.82 | " " |
| 7 | 8.9.82 | " " |
| 8 | 12.10.82 | " " |
| 9 | 15.11.82 | " " |
| 10 | 22.12.82 | " " |
| 11 | 24.1.83 | " " |
| 12 | 11.3.83 | " " |

□ Milieu naturel (Benne).

a



b



Fig. 18 Module expérimentaux et couvercle utilisé lors de la remontée en surface (a). Structure en acier inoxydable maintenant 12 modules à environ 60 cm du fond marin (b).

5.4.2. Modules placés dans l'avant-port de Dunkerque

L'expérience a, cette fois, comporté cinq séries (notées A, B, C, D, E), chacune constituée par un ensemble de modules posés à une même date et relevés avec une périodicité variant de 15 jours à un mois (détail aux tableaux 15, 17 et figure 18). Le tableau 15 schématise l'ensemble de l'expérience, qui a duré d'avril 1985 à juillet 1986.

TABLEAU 15 : SCHEMA DE L'EXPERIENCE. LES NUMEROS CORRESPONDENT AUX MODULES RECUPERES A DIFFERENTES DATES, ET PROGRAMME D'ECHANTILLONNAGE DE LA COMMUNAUTE DE REFERENCE (0).

MER DU NORD

| | 1985 | | | | | | | | | | 1986 | | | | | | Période totale d'immersion (en semaines) |
|---|------|-----|---|------|---|----|----|----|----|----|------|----|----|----|----|----|--|
| | A | M | J | J | A | S | O | N | D | J | F | M | A | M | J | J | |
| Série A | * | 1 3 | 5 | 7 9 | | 11 | 13 | 15 | | | | | | | | | 31 |
| | | 2 4 | 6 | 8 10 | | 12 | 14 | 16 | | | | | | | | | |
| Série B | | | | * 17 | | 18 | 19 | 21 | 22 | | | | | | | | 23 |
| | | | | | | | 20 | | 23 | | | | | | | | |
| Série C | | | | | | | | * | 24 | 27 | 29 | 31 | | | | | 25 |
| | | | | | | | | | 25 | 28 | 30 | | | | | | |
| Série D | | | | | | | | | * | 32 | 34 | | 37 | 43 | 47 | 57 | |
| | | | | | | | | | | 33 | 35 | | 38 | 44 | 48 | 58 | |
| | | | | | | | | | | | 36 | | 39 | 45 | 49 | 59 | |
| | | | | | | | | | | | | | 40 | 46 | 50 | | 34 |
| | | | | | | | | | | | | | 41 | | 51 | | |
| | | | | | | | | | | | | | | | 52 | | |
| | | | | | | | | | | | | | | | 53 | | |
| | | | | | | | | | | | | | | | 54 | | |
| | | | | | | | | | | | | | | | 55 | | |
| | | | | | | | | | | | | | | | 56 | | |
| Série E | | | | | | | | | | | * | | 60 | 62 | 64 | 66 | 19 |
| | | | | | | | | | | | | | 61 | 63 | 65 | 67 | |
| Milieu environnant (échantillons benne) : | | | | | | | | | | | | | 0 | 00 | 0 | 0 | |
| | | | | | | | | | | | | | 0 | 00 | 0 | 0 | |
| | | | | | | | | | | | | | 0 | 00 | 0 | 0 | |

* : Immersion

TABLEAU 16 : DUREE D'IMMERSION DE CINQ SERIES
EXPERIMENTALES A L'AVANT PORT OUEST DE DUNKERQUE

| Séries | Début | Fin |
|--------|---------|----------|
| A | 15/4/85 | 14/11/85 |
| B | 4/7 | 9/12/85 |
| C | 18/10 | 12/4/86 |
| D | 14/11 | 5/7/86 |
| E | 20/2/86 | 5/7/86 |

5.4.3. Prélèvements du benthos naturel

A chaque date de relevé de modules, en Méditerranée comme en Mer du Nord, des prélèvements du benthos naturel environnant ont été réalisés :

- En Méditerranée : une récolte de sédiment à la benne "Orange-peel" à proximité immédiate des modules.

- En Mer du Nord : deux prélèvements à la benne Smith-McIntyre à proximité immédiate des modules (MNIP), plus deux à la station de référence située à la sortie de l'avant-port (MNEP).

En outre, dans les deux sites, un "point zéro" plus approfondi a été réalisé au moyen de plusieurs coups de benne à l'emplacement devant accueillir les séries de modules : une semaine avant la pose des modules en Méditerranée ; en Mer du Nord, 2 jours avant la pose de la série A.

5.4.4. Replicats - Etude de la variabilité aléatoire

En Méditerranée le travail faisait partie d'une collaboration entre deux laboratoires (Station Marine d'Endoume et Laboratoire d'Hydrologie et Molysmologie Aquatique de la Faculté de Pharmacie, Marseille). A chaque sortie 2 modules étaient relevés : l'un servait aux analyses physico-chimiques, réalisées à la Faculté de Pharmacie ; l'autre à l'analyse faunistique, réalisée par nous-même.

En Mer du Nord, toutes les analyses s'effectuant à la Station Marine de Wimereux et à l'Université de Lille (Laboratoire de Chimie Marine), les replicats ont servi à étudier la variabilité aléatoire, à chaque date de relevé un nombre de modules compris entre 2 et 4 étaient prélevés (après tirage au sort). Une seule fois 10 modules ont été relevés en mêmes temps.

TABLEAU 17 : DATES D'ECHANTILLONNAGE DU MILIEU NATUREL ET
EXPERIMENTAL A DUNKERQUE

Milieu naturel environnant : opérations effectuées

| Date des prélèvements | Intérieur (MNIP) | Extérieur (MNEP) | Relevés des Modules et nouvelles immersions | |
|-----------------------|------------------|------------------|---|---|
| 15/4/1985 | "Point zero" | 4 c de benne | 4 c de benne | Immersion Sér. A |
| 3/5/1985 | 2 c " | 2 c " | | Ser. A : 1, 2 |
| 23/5/1985 | 2 c " | 2 c " | | Ser. A : 3, 4 |
| 26/6/1985 | 2 c " | 2 c " | | Ser. A : 5, 6 |
| 4/7/1985 | 2 c " | 2 c " | | Ser. A : 7, 8 Immersion Sér. B |
| 24/7/1985 | 2 c " | 2 c " | | Ser. A : 9, 10 Ser. B : 17 |
| 11/9/1985 | 2 c " | 2 c " | | Ser. A : 11, 12 Ser. B : 18 |
| 18/10/1985 | 2 c " | 2 c " | | Ser. A : 13, 14 Ser. B : 19, 20 Immersion Sér. C |
| 14/11/1985 | 2 c " | 2 c " | | Ser. A : 15, 16 Ser. B : 21 Ser. C : 24, 25, 26 Immersion Sér. D |
| 9/12/1985 | 2 c " | 2 c " | | Ser. B : 22, 23 Ser. C : 27, 28 Ser. D : 32, 33 |
| 20/2/1986 | 2 c " | 2 c " | | Ser. C : 29, 30 Ser. D : 34, 35, 36 Immersion Sér. E |
| 12/4/1986 | 2 c " | 2 c " | | Ser. C : 31 Ser. D : 37 à 40 Ser. E : 60 |
| 25/4/1986 | 2 c " | 2 c " | | Ser. D : 41, 42 Ser. E : 61 |
| 14/5/1986 | 2 c " | 2 c " | | Ser. D : 43, 44 Ser. E : 62 |
| 27/5/1986 | 2 c " | 2 c " | | Ser. D : 45, 46 Ser. E : 63 |
| 16/6/1986 | 2 c " | 2 c " | | Ser. D : 47 à 56 Ser. E : 64, 65 |
| 5/7/1986 | 2 c " | 2 c " | | Ser. D : 57, 58, 59 Ser. E : 66, 67 |

Les analyses physico-chimiques et faunistiques étaient effectuées sur chaque module ainsi que sur les échantillons provenant du milieu naturel.

5.5. Constitution des échantillons destinés aux analyses chimiques

a) Sédiments

Les opérations sont schématisées à la figure 19. Un échantillon de sédiment pour analyses est préparé à partir de chaque coup de benne (deux coups de benne à chaque station, à chaque date de relevé de modules) et de chaque module relevé.

Dans tous les cas l'échantillon pour analyse est constitué à partir de quatre prélèvements pris en quatre endroits différents de la masse de sédiment relevée, et mélangées ensuite.

Dans cet échantillon préparé, caractérisant un coup de benne ou un module, deux sous-échantillons de 2 g sont à nouveau prélevés. Ils seront analysés pour la matière organique et les métaux (le spectrophotomètre donnant, à son tour, deux mesures successives pour chaque sous-échantillon : voir paragraphe 6.5.2. On retient finalement les valeurs moyennes des deux sous-échantillons de 2 g).

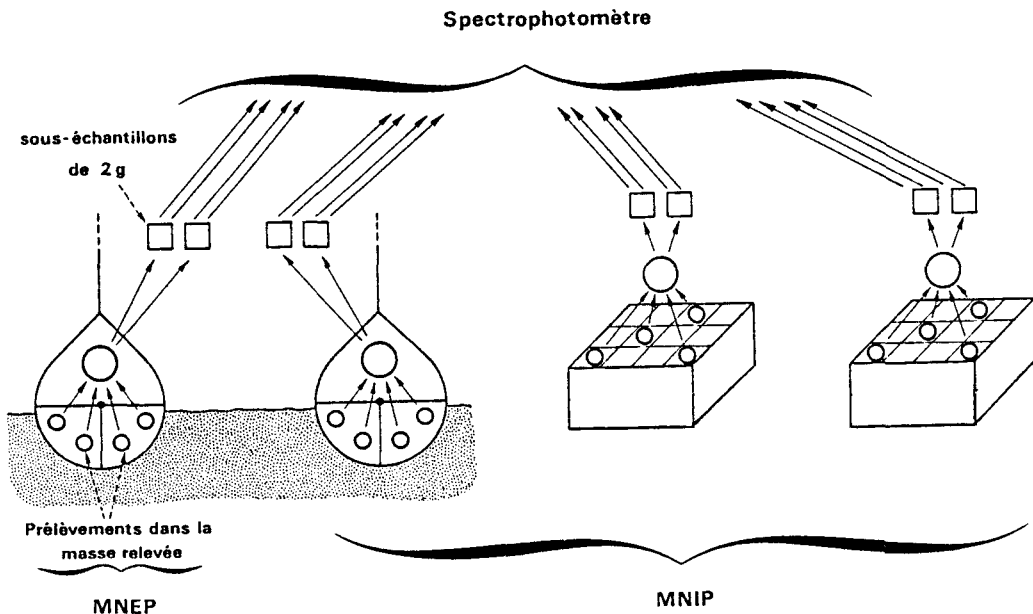


Fig. 19 : Schéma de la constitution d'échantillons de sédiments pour les analyses chimiques

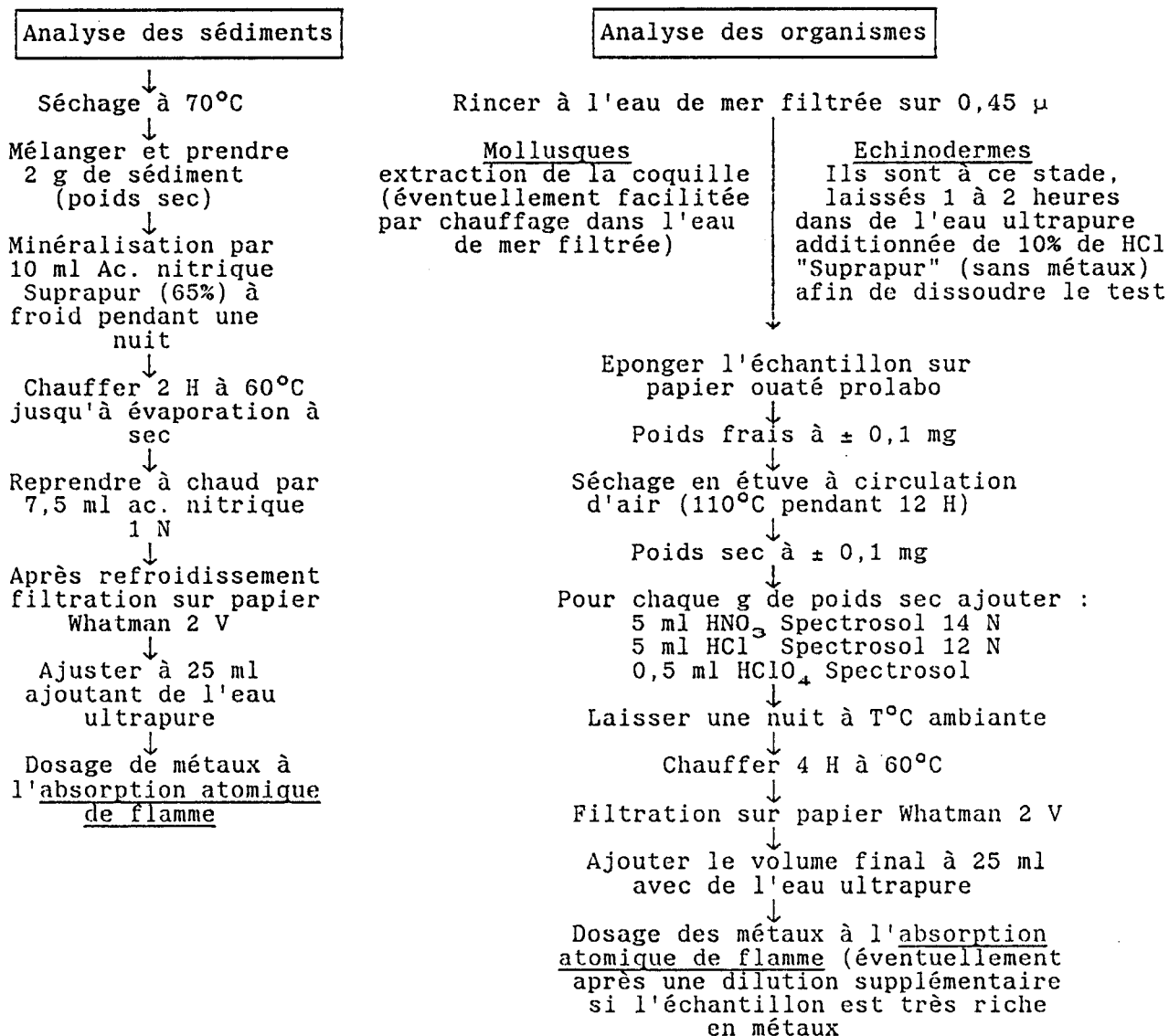
b) Organismes

Un choix d'organismes appartenant aux espèces les plus abondantes de la communauté à *Abra alba* a été fait manuellement sur le refus de tamis provenant des coups de benne. Les organismes choisis étaient placés dans des bacs remplis d'eau de mer renouvelée périodiquement, pendant 24 à 48 h, afin de permettre la vidange des appareils digestifs dont les contenus risqueraient de biaiser les analyses de métaux. Les bacs sont conservés 24 heures au laboratoire en chambre froide (15°C).

TABLEAU 18 : DIAGRAMME DES OPERATIONS POUR LES ANALYSES DE METAUX LOURDS

Mer du Nord

| |
|----------------------------------|
| Dosages : Cd, Cu, Zn, Pb, Fe, Mn |
|----------------------------------|



6. ANALYSES PHYSICO-CHIMIQUES

Les descripteurs retenus n'ont pas été exactement les mêmes en 1981-83 en Méditerranée et en 1984-86 en Mer du Nord. Nous avons en effet considéré notre expérience de Méditerranée comme une première approche, ayant permis, après dépouillement et critique, d'améliorer l'approche ultérieure. De plus, les conditions ambiantes étaient dissemblables dans les deux sites et nous avons dû adapter la liste des descripteurs les plus intéressants.

Ainsi, les dérivés azotés et phosphorés ont été dosés qu'en Méditerranée et n'ont pas été maintenus en Mer du Nord à cause de la lourdeur des analyses et des possibilités réduites du laboratoire. En revanche, les dosages de M.O. (matière organique) ont été ajoutés au protocole en Mer du Nord en raison de l'importance de la pollution organique de ce site.

Les métaux ont été dosés dans l'eau interstitielle du sédiment en Méditerranée seulement (protocole opératoire déjà "en routine au Laboratoire de la Faculté de Pharmacie, Marseille). En Mer du Nord, après le conseil des chimistes étudiant actuellement l'accumulation des métaux dans les eaux et sédiments dans le cadre du programme de la Station Marine de Wimereux, nous avons préféré doser les sédiments *in toto* ainsi qu'un choix d'organismes benthiques.

Les métaux dosés en Méditerranée étaient Pb, Cd, Cu et Zn ; nous y avons ajouté en Mer du Nord Mn et Fe car la pollution par ces deux métaux y est particulièrement importante en raison de la présence à Boulogne d'une usine de ferromanganèse traitant 10% du Mn mondial.

6.1. pH et potentiel d'oxydo-réduction (Eh ou rH)

En Méditerranée, dans le délai le plus court possible après prélèvement, le pH et le rh sont déterminés respectivement avec une électrode de verre et une électrode de platine, directement plongées dans le sédiment du module, par rapport à une électrode de référence au calomel. La mesure se fait à 2 cm sous la surface du sédiment, à mi-profondeur du module, et au fond. Le pH et l'Eh de l'eau n'ont pas été mesurés.

En Mer du Nord, juste après la récupération des modules, les mesures de pH et Eh étaient effectuées à l'aide d'une électrode Ingold combinée, Ag/AgCl couplé à un pH-mètre KNICK 651. L'électrode était préalablement

calibrée avec une solution standard présentant un

$$Eh = + 220 \text{ mV}, \text{ pH} = 10 \text{ à } 25^\circ\text{C}$$

Ces paramètres étaient aussi mesurés sur les échantillons du sédiment naturel environnant. Le pH et le Eh de l'eau étaient également mesurés à chaque sortie, sur le bateau immédiatement après la prise d'échantillons.

6.2. Analyses granulométriques

Des analyses granulométriques classiques du sédiment ont été réalisées dans l'Etang de Berre et la Baie du Lazaret par les services du Laboratoire d'Hydrologie et Molysmologie Aquatique de la Faculté de Pharmacie de Marseille.

En Mer du Nord, la granulométrie a été déterminée à chaque sortie sur les sédiments environnant les modules et sur les modules relevés. Le sédiment ramené au laboratoire est placé en chambre froide et traité le plus rapidement possible. Il est rincé plusieurs fois à l'eau douce, puis tamisé sous jet d'eau modéré sur un tamis de 50 μ afin de séparer les pélites. Il est à nouveau rincé, à l'eau douce, puis séché à l'étuve à 110°C pendant 24 à 72 h. Le sédiment sec est passé sur trois séries de colonnes de tamis (Tamiseuses Roto-Lab) en trois séries :

- 1) de 5 mm à 0,80 mm de vide de maille, pendant 10 minutes,
- 2) de 0,63 mm à 0,20 mm pendant 20 minutes,
- 3) de 0,16 mm à 0,050 mm pendant 20 minutes.

Chaque refus de tamis ainsi que les pélites sont pesés à 0,1 mg près dans des récipients plastiques dont le faible poids permet le tarage de la balance et ainsi une lecture directe. Les résultats sont ramenés, en pourcentage du poids total de l'échantillon puis classés en catégories granulométriques, selon la classification :

| Tailles des particules | Catégories granulométriques |
|------------------------|-----------------------------|
| 50 mm à 20 mm | Cailloutis |
| 20 mm à 5 mm | Graviers grossiers |
| 5 mm à 2 mm | Graviers fins |
| 2 mm à 0,5 mm | Sable grossier |
| 0,5 mm à 0,2 mm | Sable moyen |
| 0,2 mm à 0,05 mm | Sable fin |
| inférieures à 0,05 mm | Pélites |

6.3. Dérivés azotés et phosphorés (seulement en Méditerranée).

Un des modules retirés chaque mois est réservé aux déterminations chimiques et confié à la Faculté de Pharmacie de Marseille, Services du Professeur Arnoux : une partie du sédiment est centrifugée à 4000 g de manière à isoler l'eau interstitielle, qui est ensuite filtrée sur un filtre de verre Whatman GF/C préalablement lavé à l'acide nitrique Suprapur et rincé à l'eau désionisée de haute pureté. Sur l'eau filtrée sont dosés :

1. l'azote ammoniacal par formation d'indophénol (méthode phenol-hypoclorite).

2. l'azote nitreux, après action de la sulfanilamide et de la naphtyl-éthylène-diamine.

3. l'azote nitrique, après réduction en NO_2^- , sur une colonne Cd-Cu.

4. les orthophosphates et les phosphates hydrolysables par formation de bleu de molybdène. Les ions orthophosphates réagissent en milieu acide en donnant une coloration bleue. Le complexe formé est dosé par calorimétrie.

6.4. Dosage de matière organique (seulement en Mer du Nord)

La quantité de matière organique dans les sédiments marins, qui peut varier de moins de 0,1% à plus de 30%, est souvent utilisée en tant qu'indice de la qualité trophique de ce qui se dépose dans les sédiments par sédimentation à partir de l'eau sus-jacente. Elle joue un rôle très important dans l'écosystème, même à faible concentration. Sa quantification nous a donc paru essentielle lors de la présente étude.

Les méthodes les plus classiques sont fondées sur les propriétés réductrices de la matière organique, ou sur sa fragilité thermique. Nous avons appliqué la deuxième propriété, en mesurant la "perte au feu" (perte de poids par combustion). Deux grammes de sédiment finement broyé sont pesés dans une capsule en feuille aluminium, puis mis au four pendant 4 heures à une température constante de 480°C. Les échantillons sont ensuite conservés environ 15 minutes dans un dessiccateur jusqu'à refroidissement, puis repesés. On estime que la perte de poids représente la matière organique qui était présente dans l'échantillon de sédiment. Deux replicats par échantillon ont toujours été effectués ; on en a considéré la moyenne (BYERS et al., 1978).

6.5. Dosage des métaux lourds (Méditerranée et Mer du Nord)

6.5.1. En Méditerranée, le dosage a été effectué dans l'eau interstitielle des modules et du sédiment naturel environnant. Une carotte est prélevée dans le module en y plongeant un cylindre de verre de 10 cm de diamètre ; elle est ensuite divisée en 4 tranches correspondant à des épaisseurs de 2 cm, pour les trois premières et au reste du sédiment (environ 5 cm) pour la plus profonde. Les analyses ont été réalisées par le laboratoire d'Hydrologie et Molysmologie Aquatique, Faculté de Pharmacie. Après lyophilisation et broyage de chaque échantillon et digestion dans l'eau régale à 100°C, les métaux lourds Pb, Cd, Cu, Zn sont dosés par absorption atomique.

6.5.2. En Mer du Nord, le dosage a été réalisé dans les sédiments *in toto*, ainsi que dans certains organismes benthiques. Les métaux sont dosés par Spectrophotométrie d'Absorption Atomique, méthode la plus couramment utilisée aujourd'hui. permettant de doser les métaux avec une sensibilité et une précision de l'ordre de 0,02 à 0,05 µg/g (ppm). Le signal mesuré provient du nombre d'atomes non excités dans la flamme, à un moment déterminé (FORSTNER et WITTMAN, 1979). L'utilisation d'un spectre d'absorption plutôt qu'un spectre d'émission a été proposé et développé par WALSH (1955). Le spectre d'absorption atomique est formé par l'absorption de radiations de longueur d'onde connues par les atomes dont les électrons sont à l'état fondamental. En absorbant cette énergie, les atomes passent à l'état "excité". L'étendue de l'absorption dépend du nombre d'atomes à l'état stable présent sur le chemin du rayon de la radiation à tout moment. En pratique, une solution contenant l'élément à analyser est injectée dans une flamme relativement froide dans laquelle les atomes tendent à rester à l'état stable. Une radiation de longueur d'onde caractéristique provenant d'une lampe à cathode creuse est émise à travers la flamme. La baisse de l'intensité due à l'absorption d'énergie est ensuite mesurée par un spectrophotomètre (ALLEN, 1974).

Le détail des opérations est décrit dans le diagramme Tableau 18. Après minéralisation, les analyses de Cd, Cu, Zn, Mn, Fe et Pb sont réalisées à l'aide d'un appareil Perkin-Elmer modèle 2380 équipé d'une flamme air-acétylène. Deux mesures, qui durent chacune deux secondes, sont effectuées après prélèvement de l'échantillon liquide. L'appareil affiche la moyenne des deux mesures et l'écart-type. Les résultats sont

exprimés en μg de métal par gramme de poids sec d'organisme ou sédiment.

6.6. Mesures hydrologiques dans la masse d'eau entourant les modules (seulement en Mer du Nord)

Des prélèvements hydrologiques ont été effectués à chaque date de relevé, à la hauteur des modules, avec une bouteille NISKIN à clapets d'une contenance de 5 litres. Les paramètres physicochimiques suivants ont été mesurés : température, turbidité, salinité, pH, Eh et oxygène dissous.

La température est mesurée par un thermomètre à renversement protégé, logé dans un support solidaire de la bouteille.

La turbidité est mesurée par néphélogéométrie (turbidimètre modèle DRT 1000), exprimée en NTU ; la mesure est réalisée au laboratoire le jour-même ou le lendemain de la sortie, en raison du développement d'algues et bactéries, l'échantillon d'eau étant conservé entre temps en chambre froide.

Les échantillons d'eau destinés au dosage de la salinité sont conservés à la chambre froide, dans des canettes en verre hermétiquement bouchées, les dosages sont faits avec un salinomètre Beckman Modèle RS7-C.

Les mesures de pH et Eh sont réalisées avec un électrode Ingold combinée Ag/AgCl, (sur le bateau) comme le sédiment (voir paragraphe 6.1.).

Les prélèvements concernant l'oxygène dissous sont effectués avec soin : un tuyau souple adapté sur la bouteille Niskin est plongé au fond d'un flacon de verre à col rodé. On évite tout barbotage avec l'air atmosphérique. Deux réactifs sont introduits immédiatement avec une pipette automatique : une solution de manganèse II et une base forte. Les échantillons sont conservés à l'abri de la lumière et immergés dans l'eau jusqu'à leur analyse par la méthode de WINCKLER. Les résultats sont exprimés en ml d'oxygène par litre d'eau.

Les sels nutritifs et la chlorophylle α n'ont pas été échantillonnés au moment du relevé des modules, mais des valeurs nous ont été aimablement communiquées par Mme Maillard-Quisthoudt (sels nutritifs dosés avec l'Autoanalyser II Technicon et chlorophylle α au moyen d'un spectrophotomètre Beckman).

7. ANALYSES FAUNISTIQUES

7.1. Taille d'organismes définissant la "Macrofaune"

En se basant sur la taille des vides de mailles utilisés pour tamiser le sédiment et en retirer les organismes, on définit traditionnellement trois grandes catégories dimensionnelles de benthontes : le micro, meio et macrobenthos. Etablies dans un but essentiellement pratique, les limites entre ces catégories sont cependant relativement variables selon les auteurs (VALIELA, 1984 ; BACHELET, 1984).

Le **microbenthos** comprend des organismes d'une taille située entre 3 à 40 μm , c'est à dire plus grands que les bactéries et les Protozoaires, mais non retenus par les tamisages usuels. Le **meiobenthos** comprend les metazoaires retenus sur une maille de 63 à 40 μ (COULL et BELL, 1979 ; VITIELLO et DINET, 1979) ; leur taille se situe donc entre 40 et 500 μm ; ce sont essentiellement des Nématodes, des Foraminifères, des Copépodes harpacticoïdes, des Ostracodes, des Oligochètes et des Polychètes.

Enfin pour la **macrofaune** se définit par une taille variant entre 2 mm et 500 μm . Cette catégorie est très diverse et comprend surtout des Amphipodes, des Isopodes, des Cumacés, des Nemertes, des Mollusques, des Annélides Polychètes, des Echinodermes, etc.

S'il est exact que macrofaune et meiofaune constituent des entités bien séparées aux propriétés morphologiques et physiologiques particulières (WARWICK, 1984), la première des deux passe, au cours de son développement, par des phases dimensionnelles successives. THORSON (1966) a ainsi évalué à environ 70%, le nombre d'espèces de Polychètes débutant leur vie benthique dans la meiofaune, ("meiofaune temporaire" de BELL et COULL, 1980 ; WATZIN, 1986). La période pendant laquelle ils font partie de la meiofaune est de deux à plusieurs semaines (HANNERZ, 1956 ; THORSON, 1966) - période pendant laquelle, il peut avoir lieu une mortalité importante, due autant aux interactions avec la meiofaune permanente qu'à la consommation indifférenciée par les organismes de la macrofaune limnivore.

En Méditerranée, la faune analysée provenait de tamisages sur une maille de 1 mm. En Mer du Nord, afin de mieux appréhender le phénomène de recolonisation, qui commence souvent au "stade méiobenthique", nous avons utilisé un tamisage sur 0,5 mm.

7.2. Tamissage, fixation et tri

En Méditerranée après la récolte du sédiment naturel et des modules, un tamissage rapide est effectué sur le terrain sur un tamis de 1 mm de diagonale de maille. Au laboratoire, un second tamissage est opéré sur maille de 0,5 mm afin d'isoler des formes juvéniles. Cependant, une partie de ces formes juvéniles a sans doute été éliminée par le premier tamissage.

Les refus de tamis sont fixés par du formol à 10% neutralisé. Par la suite, Mollusques, Crustacés et Echinodermes sont transférés dans de l'alcool à 70°.

Les organismes sont ensuite triés sous la loupe et séparés par groupes zoologiques, puis déterminés jusqu'à l'espèce autant que faire se peut et dénombrés par espèces (rarement par taxons).

En Mer du Nord, le tamissage n'est pas effectué sur le terrain mais au laboratoire, directement sur 0,5 mm. Le refus de tamis, fixé au formol 10% neutralisé, est coloré au rose bengale. Les organismes sont triés sous la loupe binoculaire, comptés et déterminés si possible, jusqu'à l'espèce.

En outre, les proportions de larves, juvéniles et adultes sont déterminées, ce qui n'avait pas été fait en Méditerranée.

7.3. Evaluation de la biomasse (seulement en Mer du Nord)

Les organismes sont passés à l'acide chlorhydrique 10% jusqu'à décalcification complète, rincés à l'eau déminéralisée pour éliminer les sels du calcium, et passés à l'étuve à 110°C pendant 24 à 48 H. Ils sont enfin pesés à 0,10 mg près.

8. TRAITEMENT NUMERIQUE DES DONNEES

8.1. Paramètres de richesse d'un peuplement

Les paramètres classiques de description de la richesse d'un peuplement ou d'une unité biocoenotique sont :

- la densité des espèces par unité de surface ;
- le nombre d'espèces sur la surface échantillonnée ;
- la biomasse par unité de surface.
- la présence, ou la fréquence ("fidélité") des diverses espèces dans les échantillons.

L'unité d'échantillonnage utilisé dans l'expression des données

quantitatives est $0,1 \text{ m}^2$. HILY (1984) mentionne que l'extrapolation systématique des densités ou biomasses au mètre carré à partir des données sur $0,1 \text{ m}^2$ crée un biais quelquefois difficilement estimable. Ces problèmes sont liés à la surdispersion des espèces de la macrofaune et à la mauvaise adaptation de l'échantillonneur d' $0,1 \text{ m}^2$ aux espèces rares. Quant au nombre d'espèces, il n'est pas proportionnel à la surface et donc ne pourrait pas être exprimée "par unité de surface" : on parlera de "nombre (éventuellement moyen) d'espèces sur une surface constante réellement échantillonnée.

8.2. Paramètres de la diversité, de la structure et de l'organisation d'un peuplement.

L'une des caractéristiques essentielles d'un peuplement est son degré d'organisation qui se traduit notamment par le nombre d'espèces, puis par une certaine distribution des abondances spécifiques, c'est à dire un certain spectre des fréquences relatives de l'espèce la plus abondante à l'espèce la plus rare. On trouvera des exposés synthétiques sur la question dans ODUM, 1970 ; PIELOU, 1975 ; DAGET, 1976 ; LEGENDRE et LEGENDRE, 1979 ; MARGALEF, 1982 ; FRONTIER, 1985.

a) Richesse spécifique

C'est la façon la plus frustre de caractériser la diversité d'un peuplement. Voir chapitre précédent.

b) Indice de diversité spécifique

Nous avons choisi l'indice de Shannon qui reflète les quantités d'informations apportées par un échantillon sur sa composition en espèces. Toutes les fluctuations de l'indice de diversité relatifs à des échantillons d'un même peuplement et échelonnés dans le temps reflèteront des modifications de sa structure et permettront de suivre globalement son évolution durant une certaine période, ou durant un cycle de durée déterminée. De plus l'indice de diversité permettra de comparer la structure de plusieurs peuplements et voir comment celle-ci varie dans l'espace et dans le temps.

Indice de Shannon-Weaver (1963) s'écrit :

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

où

S = Nombre d'espèces

P_i = probabilité de rencontre de l'espèce i (fréquence relative observée dans l'échantillon).

Importance de la densité des "espèces rares"

Dans notre étude, la diversité et la régularité ont été calculées sans prendre en compte les espèces représentées par moins de 3 individus dans l'échantillon. Il s'agit donc de la "diversité des espèces non très rares".

"L'importance de ces espèces, dans le calcul de l'indice de diversité d'un échantillon est intéressante à considérer. Chaque espèce apporte dans l'indice le terme $-P_i \log_2 P_i$ où P_i est sa fréquence relative. En effet, si l'on étudie la fonction $Y = -X \log_2 X$ (contribution de chaque espèce à l'indice) on observe qu'elle passe par un maximum pour $X = 0,368$ et s'annule pour $X = 0$ et $X = 1$ (Fig. 20). Elle présente pour $X = 0$ une tangente verticale qui indique, en dehors de toute considération de variabilité aléatoire, que la suppression ou l'addition d'un individu à l'échantillon conduit à une variation maximale de l'indice de diversité pour les espèces de fréquences très faibles". (FRONTIER, 1983). L'ensemble des espèces rares contribue ainsi, pour une part relativement importante à l'indice de diversité.

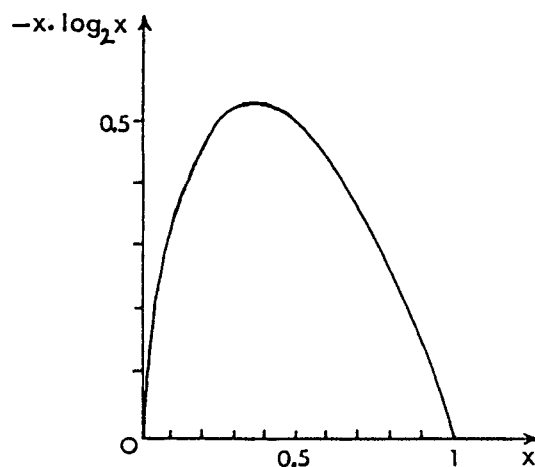


Fig. 20 : Graphe de la fonction $y = -x \log_2 x$ entre 0 et 1
(d'après FRONTIER, 1983)

c) Régularité où "Evenness"

Considérant que la diversité spécifique est une fonction de trois composantes :

1. Nombre d'espèces
2. Distribution des abondances au sein des espèces
3. Taille de l'échantillon,

PIELOU (1966, 1975) propose de relativiser les valeurs de la diversité (H) par le calcul de ce qu'il dénomme "l'evenness", qui sera à la suite des travaux de LEGENDRE et LEGENDRE (1979) appelée en français: Régularité. Elle est définie comme le rapport de la diversité réelle à la diversité maximale.

$$R = \frac{H}{H_{\max}}$$

où $H_{\max} = \log_2 S$ (peuplement où toutes les espèces auraient le même effectif). Donc :

$$R = \frac{H}{\log_2 S} \quad \text{où :}$$

H = indice de Shannon-Weaver
S = nombre d'espèces

d) Diagrammes Rangs-fréquences

Principe de la méthode

L'évolution temporelle de la structure du peuplement de chaque module ainsi que des prélèvements effectués par benne, a été appréciée par l'évolution de l'indice de diversité ainsi que par les Diagrammes Rang-Fréquence (DRF). Ce sont ces derniers qui semblent apporter le maximum d'information synthétique sur la diversité spécifique (FRONTIER, 1977, 1985). Ces types de diagrammes ont été tout d'abord utilisés dans le domaine planctonique, puis comme outil de travail par les benthologues, les entomologistes, etc... Les courbes sont obtenues en portant en abscisses le rang i des espèces classées par ordre d'abondance décroissante et en ordonnées les fréquences relatives respectives, les deux coordonnées étant portées en métrique log-log. Nous obtenons ainsi des diagrammes de distributions rétrocumulées*.

* Il s'agit du rétrocumul des pourcentages d'espèces de fréquences décroissantes.

Ce type de diagramme peut-être obtenu à partir des effectifs ou à partir des biomasses.

Dans le contexte d'une évolution naturelle d'un écosystème, FRONTIER (1976, 1983, 1985) reconnaît trois stades principaux dans la succession écologique avec des stades intermédiaires entre les deux premiers (Fig. 21) :

Stade 1 : La courbe log-log présente une allure en "S" traduisant l'abondance d'un très petit nombre d'espèces et la rareté des suivantes. La diversité est faible. Ce type de courbe s'observe dans des conditions d'enrichissement en éléments biogènes, de surexploitation ou de pollution ; il indique le développement d'une communauté pionnière (juvénile), ou stressée (éventuellement, faciès de régénération après une agression subie par l'écosystème)*.

Stade 1' : Intermédiaire entre le 1 et 2.

Stade 2 : L'allure de la courbe se rapproche du modèle du "bâton brisé" de Mac Arthur sans l'atteindre ; la diversité augmente et devient maximale. Dans un tel écosystème les interactions deviennent de plus en plus complexes, au fur et à mesure de l'arrivée de nouvelles espèces. Ce processus d'acquisition de la complexité maximum correspond à une maturation de l'écosystème.

Stade 3 : Après une diversification excessive, il arrive que l'écosystème continue à évoluer : la diversité diminue un peu pendant que le DRF tend à devenir rectiligne, au moins dans sa partie droite :

(1) Les premières espèces peuvent montrer un fléchissement sous la droite.

(2) Les espèces les plus rares constituent parfois une queue de distribution faisant plonger la courbe vers le bas à droite (cette queue est généralement plus marquée à ce stade que dans les antérieurs).

(3) Entre les deux l'alignement est rectiligne. Cette allure n'est observable qu'à certaines échelles d'échantillonnage.

* Stade zéro : Avant le stade 1 et selon les arrivées larvaires, on observe ce stade. Il correspond à la phase de latence, avant que les relations compétitives ne soient pas encore établies. Les DRF semblent alignés sur une pente - 1, ils ne montrent pas de convexité.

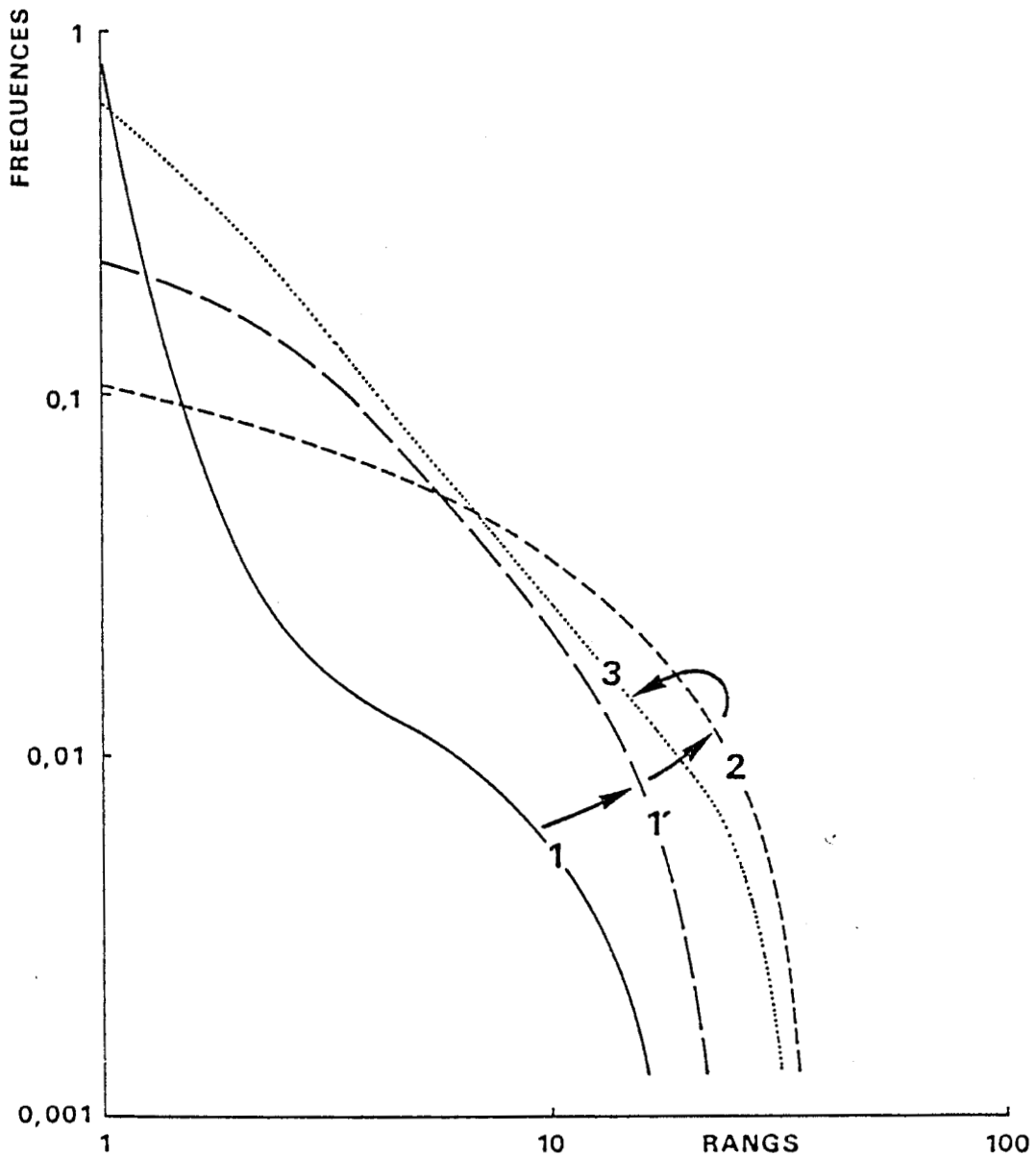


Figure 21 : Représentation de la succession écologique par les DRF : 1, premier stade correspond à un écosystème juvénile ou communauté pionnière ; 2, stade de diversité maximale (1' stade intermédiaire) ; 3, réajustement de la diversité et début de vieillissement de l'écosystème (d'après FRONTIER, 1985)

FRONTIER suggère quelques interprétations à ce dernier type de courbe. C'est le stade qui s'ajuste le mieux à une loi de Mandelbot (1953) :

$$F_r = F_0 (r + \beta)^{-\gamma}$$

où r est le rang de l'espèce après classement par abondances décroissantes, F_r sa fréquence, γ la pente de l'asymptote du graphique en log-log, β un paramètre décrivant la position de la courbe au-dessus (ou au-dessous) de l'asymptote, et F_0 un paramètre choisi de façon à ce que la somme des fréquences soit égale à 1 (Fig. 22).

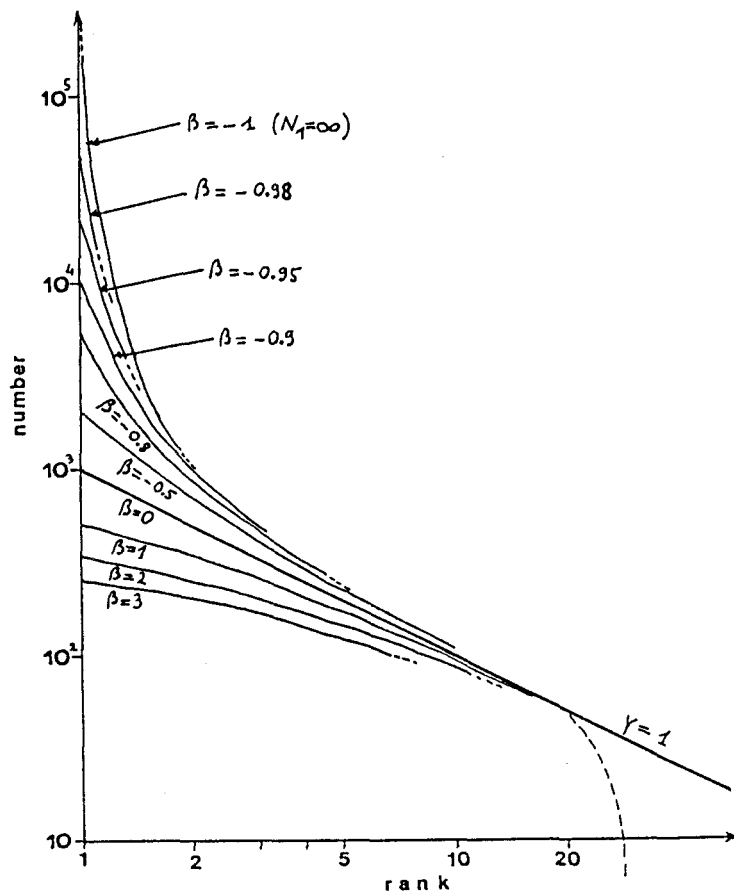


Figure 22 : Courbes de Mandelbrot dans une échelle log-log, avec $N_0 = 1000$, $\gamma = 1$ et plusieurs valeurs de β . La ligne pointillée correspond à la distribution des espèces rares (d'après FRONTIER, 1985)

Trois types d'hypothèses rendent compte de l'apparition d'un "stade 3" :

(a) la diversité optimale (réalisée en fin de succession) ne correspondrait pas à la diversité maximale : il y aurait en fin de succession, un réajustement de la diversité qui était devenue trop élevée pour permettre une stabilité à long terme du système (FRONTIER, 1985).

(b) ce "stade 3" est lié à un changement d'échelle de la diversité, terme employé pour la première fois par TRAVERS (1971). Cette hypothèse paraît vraisemblable mais ne contredit pas la première car l'évolution vers un stade 3 peut se produire à différentes échelles d'observation : à grande échelle à un stade moyen de la succession écologique et parfois à petite échelle à la fin de certaines successions, par homogénéisation de la communauté.

(c) un stade 3 pourrait correspondre à un début de vieillissement de l'écosystème, consistant dans le fait que certaines espèces échappent au contrôle des autres et tendent à monopoliser l'espace, réalisant un "faciès". On peut, à l'extrême, retrouver une courbe de même allure qu'en début de succession (stade 1), mais avec d'autres espèces.

Cependant, les diagrammes ne donnent pas toujours des courbes régulières correspondant à l'un de trois types de stades antérieurement décrits. On constate dans la plupart des diagrammes des "marches d'escalier", d'après FRONTIER (communication personnelle) ; ces types de courbes sont le résultat des stades transitoires dans le processus de la succession écologique : quelques espèces augmentent d'abondance, tandis que d'autres diminuent. Ces "marches d'escalier" peuvent être dues aussi à des fluctuations aléatoires de l'abondance, ayant comme résultat une différence entre la distribution des espèces dans un échantillon et dans le peuplement total.

L'importance de ces diagrammes réside dans le fait qu'ils apportent une information supplémentaire par rapport à un simple indice de diversité numérique : l'état de maturité du peuplement plus facile à apprécier à partir de l'allure d'une courbe qu'à partir d'un nombre qui, de surcroît dépend du nombre d'espèces.

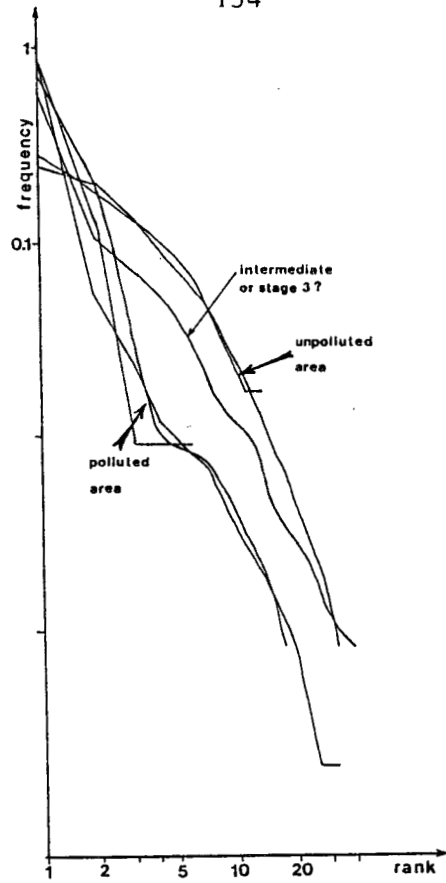


Figure 23 : DRF de la macrofaune de la baie de Brest
le long d'un gradient de pollution des sédiments
(d'après HILY, 1983)

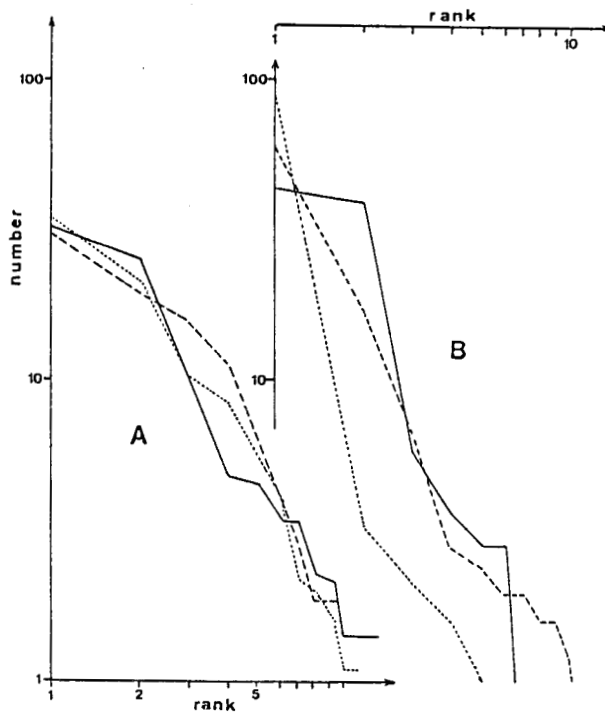


Figure 24 : DRF de la communauté à *Ophelia* dans la Manche :
A, au large ; B dans une zone polluée, près de Dunkerque
(d'après PRYGIEL, 1983)

Effets de la pollution sur les DRF

Le stade 1 dans une succession montre une structure peu évoluée du peuplement ; elle peut donc correspondre soit à un début de colonisation, soit à un peuplement dont la structure et l'organisation sont profondément affectées par des perturbations. FRONTIER (1983, 1985) mentionne qu'une pollution chronique peut entraîner la régression d'un peuplement à un stade 1. En effet, très peu d'espèces sont capables de vivre et de se développer sous de telles conditions de stress ; de ce fait, la compétition diminue et ces espèces augmentent d'abondance rapidement.

GRAY (1981) utilise un modèle log-normal des distributions des espèces, caractérisant le niveau d'agression par la pente du DRF. L'indice de diversité diminue, en même temps que la pente du DRF augmente, lors d'une forte pollution. L'outil semble donc relativement adapté à la mesure des effets de la pollution sur les peuplements.

PEARSON et ROSENBERG (1978) constatent une séquence dans les changements d'un peuplement macrobenthique. Les espèces les plus sensibles disparaissent d'abord ; puis la couche "RPDL" (Redox potential discontinuity layer) se rapproche de la surface, limitant la distribution des espèces aérobies ; enfin, quand la pollution devient sévère, le peuplement se simplifie jusqu'à se limiter à un petit nombre d'espèces résistantes ou tolérantes (*Capitella capitata*, *Nereis caudata*, *Polydora sp.*, etc).

HILY (1983) décrit les déformations subies par les DRF du macrobenthos en rade de Brest, en fonction d'un gradient spatial de pollution organique. Ses observations confirment la règle précédente : il constate une pente plus forte de la courbe et une convexité moindre dans les zones les plus polluées (Fig. 23).

Lors d'une étude du benthos des écosystèmes perturbés de la Manche, PRYGIEL (1983, 1987) constate au sein de la communauté à *Ophelia borealis* les variations subies par les DRF lorsqu'on s'approche d'une zone de pollution industrielle (Fig. 24), en l'occurrence le port de Dunkerque.

8.3. Analyses multivariées

8.3.1. Tableaux traités

Au stade actuel il semble bien que, parmi les analyses multivariées,

les techniques factorielles et les classifications hiérarchiques soient les plus utilisées par les benthologues (PLANTE, 1979).

Nos données, se présentent sous la forme de tableaux de deux types :

(a) Tableau des abondances (nombre d'individus par 0,07 m² à Toulon et par 0,1 m² à Dunkerque) des différentes espèces par échantillon du milieu naturel ou par module expérimental. Les fichiers des données construits à partir de résultats sont des tableaux à double entrée où chacune des observations (échantillons) est décrite par une série de variables (espèces benthiques) caractérisant le peuplement naturel et expérimental à un moment donné.

(b) Tableau des valeurs par station des teneurs en métaux et autres paramètres physico-chimiques : pourcentage de pélites, pourcentage de matière organique, salinité, température, oxygène dissous.

La plus grande partie des analyses numériques a été réalisée au Centre Universitaire de Traitement Informatique (C.I.T.I., Lille I).

8.3.2. Classifications hiérarchiques des échantillons et des variables (Méditerranée)

Elles ont été effectuées uniquement sur les tableaux de comptages d'espèces. Afin d'évaluer la différence ou la similarité de la composition faunistique des différents peuplements (naturels ou expérimentaux), le degré de parenté existant entre eux a été calculé à l'aide de coefficients de similarité.

La comparaison faunistique dans l'espace ou dans le temps des différents peuplements a été effectuée en utilisant le coefficient quantitatif de SANDERS (1960) et les coefficients qualitatifs de SORENSEN (1948) et d'OCHIAI (1957) (*in* LEGENDRE et LEGENDRE, 1979). Nous avons pris comme seuil d'affinité entre prélèvements la valeur de 45%.

8.3.2.1. Coefficients de similarité

L'utilisation simultanée de plusieurs coefficients va permettre de compenser leurs défauts respectifs.

(a) Coefficient quantitatif de SANDERS (1960)

Chaque espèce commune à deux prélèvements ou à deux bioceonoses est affectée d'une valeur égale à la dominance la plus faible obtenue dans l'un ou l'autre des deux prélèvements. Le degré d'affinité est obtenu en

additionnant les valeurs des dominances minimales de toutes les espèces communes. Il est exprimé en pourcentage (GUILLE, 1970 *in* : STORA, 1982).

Un des inconvénients de ce coefficient est d'abaisser le degré d'affinité entre deux prélèvements lorsqu'au sein de l'un deux une ou plusieurs espèces présentent une dominance élevée. Dans le cas présent ceci est gênant car il ne s'agit pas de regrouper les peuplements uniquement en fonction des espèces dominantes.

(b) Coefficient qualitatif de SORENSEN (1948) (CZECHANOVSKI, 1913)

Ce coefficient donne un poids deux fois plus élevé à la double présence puisque on peut considérer la présence d'une espèce comme plus informative que son absence ; car l'absence peut être due à des facteurs très divers et en reflète pas nécessairement des différences dans le milieu ; alors que ce sont ces différences du milieu que l'on essaie de mesurer par le biais des espèces.

Le facteur 2 a aussi comme utilité de rendre le rapport $2c/a+b$ égal à 1 quand toutes les espèces des deux prélèvements sont communes, donc on a le maximum de similitude ($C = 100\%$).

Sa formulation est :

$$C = \frac{2c}{a+b} \times 100$$

où

a = Nombre d'espèces du prélèvement a

b = Nombre d'espèces du prélèvement b

c = Nombre d'espèces communes aux deux prélèvements a et b.

(c) Coefficient qualitatif d'OCHIAI (1957). La mesure de similarité est la moyenne géométrique des rapports de a sur le produit du nombre d'espèces de chacun des échantillons :

$$S = \frac{C}{(c+a)(c+b)}$$

a = Nombre d'espèces du prélèvement a

b = Nombre d'espèces du prélèvement b

c = Nombre d'espèces communes aux deux prélèvements a et b.

La valeur du coefficient varie donc de 1 à 0 en fonction du nombre

d'espèces communes aux deux échantillons.

8.3.2.2. Classification hiérarchique

Les objets peuvent être classés d'après leur similarité grâce à des algorithmes de groupement dont le résultat est visualisé sous forme de "dendrogrammes".

En Méditerranée, à partir des matrices de similitude, on a calculé les dendrogrammes en utilisant la méthode d'agrégation par la distance moyenne, (SOKAL et MICHENER, 1958). Cette méthode élimine dans une certaine mesure l'effet de chaînage.

En Mer du Nord, l'algorithme de groupement utilisé a été celui de LANCE et WILLIAMS (1967).

Ce qui précède décrit les méthodes de classification des échantillons en fonction des espèces qu'ils contiennent. En permutant espèces et échantillons, les mêmes méthodes peuvent fournir des classifications hiérarchiques des espèces.

8.3.3. Méthodes d'Analyse Factorielle

Ces techniques, également appelées analyses d'inertie ou ordination en espace réduit, englobent ici l'Analyse Factorielle des Correspondances (A.F.C.) et l'Analyse en Composantes Principales (A.C.P.) (VOLLE, 1985 ; LEGENDRE et LEGENDRE, 1983). Elles ont pour objectif, de fournir des représentations géométriques qui synthétisent les données des fichiers tout en conservant le maximum d'information originelle.

On obtient une représentation, dans un sous-espace de dimension réduite (2 ou 3 dimensions en général), du nuage de points observations distribués dans l'hyper-espace des S variables (S espèces), ainsi que du nuage de points variables distribué dans l'hyper-espace des N observations (N échantillons considérés). C'est ce sous-espace qui doit contenir le maximum d'informations du nuage multidimensionnel originel.

Des deux techniques, l'ACP seule ne nécessite pas la stabilisation des variances par une transformation des données et exige la rareté des valeurs nulles dans le tableau de départ. L'AFC n'exige pas ces conditions, admet un nombre important de valeurs nulles et se réalise sur des comptages non transformés.

a) ANALYSES FACTORIELLES DES CORRESPONDANCES (AFC). Elles ont été appliquées à des tableaux croisant les prélèvements et les espèces. Les valeurs analysées sont les nombres d'individus de chaque espèce dans chaque échantillon, sans transformation des données.

Ce type d'analyse, dû à CORDIER (1965) et développé par BENZECRI (1973), permet, en plus de rassembler dans trois dimensions la plus grande partie de l'information contenue dans les tableaux faunistiques, de réaliser la "correspondance" entre la classification trouvée pour les profils de lignes et pour les profils de colonnes, puisque les deux modalités sont projetées sur les mêmes plans (DAGET, 1976 ; LEGENDRE et LEGENDRE, 1979 ; LEBART et al., 1982 ; VOLLE, 1981, LAGARDE, 1983).

Cette technique a été appliquée en Méditerranée et en Mer du Nord.

Le logiciel de traitement des données utilisé en Méditerranée est celui développé par LEPRETRE et LEPRETRE (1984).

Suite à ces analyses, nous définirons les espèces et échantillons les plus signifiants de la manière suivante :

Espèces et échantillons "Structurantes", présentant une forte contribution (au moins 20%) à l'inertie d'au moins un axe.

Espèces et échantillons "Accompagnateurs", ayant une faible contribution à l'inertie des axes retenus mais une forte corrélation (plus de 0,5) avec au moins l'un deux.

Seules ces catégories servent à l'interprétation des axes.

Après exécution d'une AFC prenant en compte toutes les espèces (sauf les sporadiques éliminées au préalable du tableau), nous avons tenté une simplification en refaisant les analyses avec les seules espèces structurantes et accompagnatrices. En Méditerranée, l'essai a été fait sur l'ensemble des échantillons "bennes" et l'ensemble des échantillons "modules" : on constate une quasi-identité des projections sur les premiers axes, (DIAZ-CASTANEDA, 1984). Nous vérifions ainsi le bien-fondé du choix de ces espèces pour rendre compte de toute la structure.

Cela cependant ne peut que rarement aboutir à une simplification de la méthode puisqu'il faut d'abord connaître les contributions de toutes les espèces. Toutefois nous avons pu, grâce aux AFC sur les deux ensembles de récoltes, exécuter ensuite une AFC performante sur l'ensemble complet des récoltes, uniquement à partir des 32 espèces reconnues signifiantes dans les deux premières analyses.

b) ANALYSE EN COMPOSANTES PRINCIPALES (en Mer du Nord seulement, sur les tableaux des valeurs des descripteurs physico-chimiques).

Une partie de ces ACP a été réalisée au Laboratoire de Chimie Marine du Professeur WARTEL à l'Université de Lille I.

Cette technique développée initialement par HOTELLING (1933) présente des propriétés qui en font un outil important pour l'analyse des données écologiques. L'ACP normée utilisée ici, est basée sur le calcul des vecteurs propres ou axes principaux indépendants de la matrice de corrélation. Lorsqu'on normalise les vecteurs propres, ils permettent de retrouver les composantes principales, formées des coordonnées des objets par rapport aux différents axes principaux. Elle peut résumer en quelques dimensions importantes la plus grande partie de la variabilité d'une matrice de dispersion d'un grand nombre de descripteurs, et permet de connaître la quantité de variance expliquée par les axes. (voir LEGENDRE et LEGENDRE, 1984 ; VOLLE, 1985).

Les angles entre les vecteurs représentant les descripteurs dans le plan réduit sont des projections de leurs angles de covariance. Il importe de ne considérer que les descripteurs bien représentés dans le plan de la projection, c'est à dire formant des angles petits avec le plan réduit.

Son utilisation demande une relative stabilité de la variance et une symétrie suffisante de la distribution des données, (des écarts à la normalité ne faussent pas nécessairement l'analyse : IBANEZ, 1971). On devra donc, avant de l'employer, transformer les données. Les variables physico-chimiques ont été transformées en racine carrée, selon la suggestion de CASSIE (1963). Pour les abondances des espèces, la transformation suggérée par FRONTIER (1973) est $\log^2 (N + 1)$, que nous avons également utilisé pour la représentation graphique des variations.

D'autre part, l'estimation de coefficients tels que la variance et le coefficient de corrélation est biaisée lorsqu'elle est calculée à partir d'échantillons présentant un trop grand nombre de valeurs nulles et surtout double zéros. On ne pourra donc, utiliser l'ACP que pour des tableaux de données ne possédant que peu de valeurs nulles.

9. DIVERSES CRITIQUES DE CETTE METHODOLOGIE

9.1. Stratégie d'échantillonnage

La fréquence d'échantillonnage est très importante car en relation avec les fréquences du phénomène étudié. Celui-ci étant un processus de recolonisation, si on ne veut pas manquer des phases particulières de la réinstallation d'un peuplement on doit essayer de respecter une périodicité d'environ 2 semaines pendant les 2 ou 3 premiers mois, et surtout au début des séquences de colonisation ; ensuite, un échantillonnage mensuel semble suffisant.

Cependant la fréquence possible dépend aussi de contingences matérielles : disponibilité de bateau, et de l'équipe de plongeurs, météorologie, etc.

A Toulon, les sorties se sont toujours faites avec une périodicité mensuelle, tandis qu'en Mer du Nord les prélèvements et les récupérations des modules ont généralement eu lieu chaque 15 jours pendant les 2 ou 3 premiers mois d'immersion, suivis par une périodicité si possible mensuelle. La méthodologie appliquée en Mer du Nord permet donc de mieux cerner les premières phases des séquences de recolonisation.

9.2. Choix des descripteurs écologiques

Les descripteurs écologiques n'ont pas été exactement les mêmes dans les deux sites. Ainsi, les nutriments (ammonium, nitrites, nitrates, orthophosphates, phosphates-hydrolysables) ont été étudiés en Méditerranée mais pas en Mer du Nord. En revanche la matière organique des sédiments a été dosée à Dunkerque et non à Toulon. Enfin, Fe et Mn n'ont été dosés qu'en Mer du Nord.

9.3. Maille de tamisage

La maille utilisée pour le tamisage influe évidemment sur la précision des résultats. L'effet de la maille sur le nombre d'individus retenu peut être important, surtout concernant les stades post-larvaires et juvéniles du macrobenthos (BACHELET, 1985).

L'utilisation inadéquate d'une maille de tamisage trop grande peut masquer certains phénomènes et certaines caractéristiques essentielles de la structure d'un écosystème. En particulier quand on se propose d'étudier les phénomènes de recrutement et la dynamique d'une

recolonisation benthique, il est très important de choisir une maille permettant la meilleure appréhension du rôle des stades juvéniles. Une maille de 500 μm paraît bien adaptée dans ce type d'étude, mais elle n'a été utilisée qu'en Mer du Nord. En Méditerranée, un tamis de 1 mm a été utilisé sur le terrain puis au laboratoire un deuxième tamisage a été effectué sur une maille de 500 μm de côté, mais à partir d'un échantillon ayant déjà perdu une partie de sa fraction fine.

9.4. Artéfacts produits par les modules expérimentaux

La construction et mise en place de l'expérience elle-même produit des artéfacts qui doivent être réduits au minimum, ou du moins dont l'effet doit être élucidé.

a) Les parois des enceintes expérimentales agissent comme un substrat dur secondaire, et peuvent attirer et fixer des espèces non typiques des substrats meubles. Nous avons ainsi trouvé dans nos échantillons quelques espèces caractéristiques des substrats durs, tels que : *Corophium sextonae*, *Corophium crassicorne*, *Ampelisca brevicornis*, *Balanus crenatus*, *Elminius modestus*, *Ciona intestinalis*, *Styela clava*, *Asterias rubens*, *Pisidia longicornis*, *Zoobothryon verticillatum*, *Scrupocellaria reptans*, *Schizoporella longirostris*.

b) Les modules peuvent provoquer des artéfacts hydrodynamiques par l'altération des flux, pouvant affecter le recrutement des larves et juvéniles nageant ou à déplacements passifs (SMITH, 1984 ; HANNAN, 1984).

c) Les espèces benthiques non très mobiles peuvent être incapables de coloniser, à partir du sédiment environnant, un module uniquement accessible par sa face supérieure, et maintenu à environ 8 cm (en Méditerranée) ou \approx 50 cm (en Mer du Nord) du fond. Les parois constituent donc une barrière.

En conclusion les modules, bien que remplis d'un sédiment peu différent du sédiment environnant, sont un milieu distinct de ce dernier, à la fois par le confinement et à cause du rôle des parois.

9.5. Validité de comparaison : Milieu naturel et Milieu expérimental. Expérience témoin en Mer du Nord

Nous nous sommes posés le problème de l'influence de l'origine du sédiment : a-t-on le droit de comparer la faune naturelle en un point

avec la recolonisation au même point d'un sédiment défauné, anoxique au départ, et venu d'ailleurs ?

En d'autres termes, le sédiment non défauné avoisinant les modules peut-il être considéré comme un témoin ?

Afin de juger de ce biais, nous avons réalisé une expérience complémentaire consistant à comparer le repeuplement dans des modules remplis d'une part du sédiment défauné en provenance du fond du port, et d'autre part de sédiment prélevé à côté des structures expérimentales, et défauné par passage sur un tamis et observation attentive (toute autre méthode de défaunation, par exemple la congélation, le passage à l'autoclave etc, aurait eu pour conséquence une accumulation de matière organique, donc une autopollution supplémentaire).

Cette double série des modules a été immergée le 14 novembre 1985 ; des relevés ont été faits chaque mois jusqu'au 5 juillet 1986 (deux à quatre modules étant relevés à chaque date). Les deux séries ont été comparées, en la circonstance uniquement sur la base des nombres d'espèces, des nombres d'individus et de la diversité.

Les nombres d'individus et la diversité montrent des évolutions remarquablement parallèles (Fig. 25a, b et c). Toutefois la vase du fond du port montre toujours ou presque toujours des nombres d'espèces et d'individus ainsi qu'une diversité plus faibles que la vase provenant des prélèvements sur place. Cela semble naturel puisque le second sédiment était (1) au départ moins perturbé que le premier (ni anoxique, ni azoïque) ; (2) défauné de sa seule macrofaune, le peuplement bacterio-algal et le méiobenthos était toujours présents, favorisant l'installation des organismes. Nous considérerons donc qu'en dépit du faible décalage quantitatif le parallélisme notable des processus dans les deux types de sédiment justifie la comparaison faite entre le peuplement des modules expérimentaux et celui du milieu naturel d'accueil. Ce dernier est un témoin satisfaisant.

9.6. Expérience mettant en évidence le rôle des gros prédateurs : comparaison des séries D et E

En ce qui concerne la prédation par les poissons, en Méditerranée nous avons observé des Gobidae dans les modules pendant les plongées (essentiellement *Gobius cruentatus*). Le régime alimentaire de cette

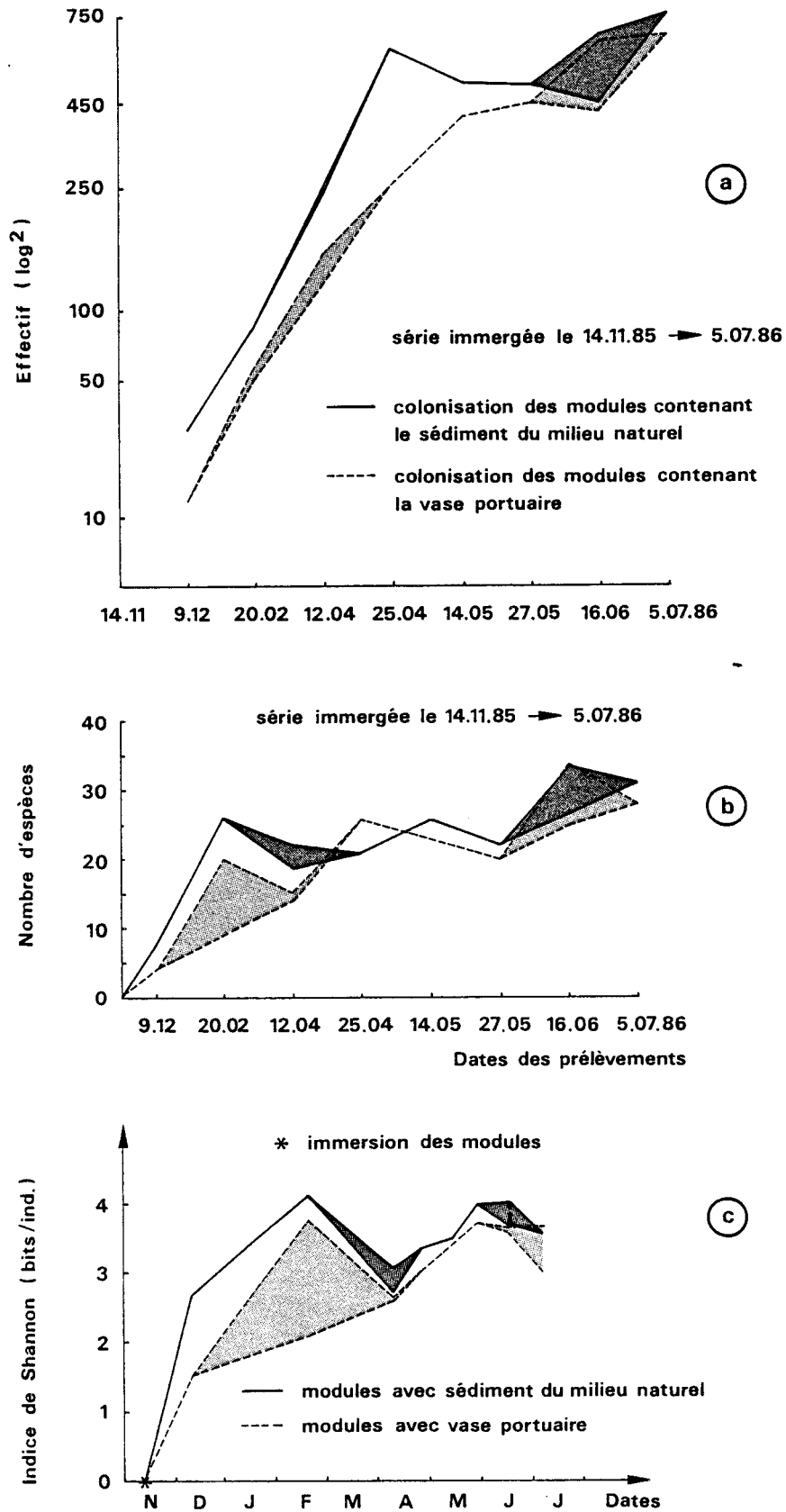


Figure 25. Expérience témoin: Comparaison du processus de colonisation entre des modules contenant le sédiment du milieu naturel et des modules contenant la vase portuaire. Les trames correspondent à la variabilité observée entre les modules relevés.

espèce est constitué principalement de mysidacés, amphipodes et polychètes (KHOURY, 1982), c'est qui peut perturber le phénomène de recolonisation.

En Mer du Nord, nous avons observé la prolifération, à certaines époques, de prédateurs de grande taille (*Asterias rubens*, *Carcinus moenas*, *Crangon crangon*, *Solea solea*, *Pleuronectes sp.*), rentrant et sortant des modules en perturbant beaucoup leur sédiment, causant la mort des larves récemment installées, consommant les adultes, et même vidant partiellement les modules (plusieurs modules, vidés à moitié, ont dû être éliminés de l'expérience).

Des expériences d'exclusion de prédateurs (crabes, crevettes, petits poissons) ont clairement montré l'augmentation des effectifs et de la richesse spécifique des zones protégées (REISE, 1978 ; CONNELL, 1983 ; BRADLEY, 1983 ; VAN BLARICOM, 1982). REISE (1985) attire toutefois l'attention sur les difficultés d'interprétation de telles expériences : les maillages utilisés comme protection peuvent attirer des stades pélagiques ou migratoires d'organismes benthiques, la maille jouant le même rôle que la végétation ou qu'un récif. De plus quand la maille n'est pas très fine, elle peut attirer des petits prédateurs qui trouveront un refuge vis-à-vis de leurs propres prédateurs de plus grande taille.

Afin de juger de l'impact des prédateurs sur le processus de recolonisation que nous étudions, nous avons comparé deux séries, l'une (série D) comprenant des modules protégés par un maillage plastique de maille 20 x 16 mm, l'autre (série E) de modules sans protection. Les deux séries n'ont malheureusement pas été posées aux mêmes dates : novembre 1985 pour la série D, février 1986 pour la série E. Malgré ce décalage de trois mois, il semble que la comparaison soit utile (Fig. 26) ; l'augmentation du nombre d'individus dans les modules, de la biomasse, du nombre d'espèces et de la diversité est plus lente, en début de recolonisation, pour la série non protégée que pour la série protégée. Les valeurs des descripteurs faunistiques deviennent comparables par la suite (et la biomasse des non protégés finit par dépasser celle des protégés). Il faut reconnaître que le maillage utilisé ne protège que des prédateurs de plus grande taille, et que l'interprétation précise de ce type de résultats est délicate en l'absence d'une analyse précise du comportement et de la biologie des organismes impliqués.

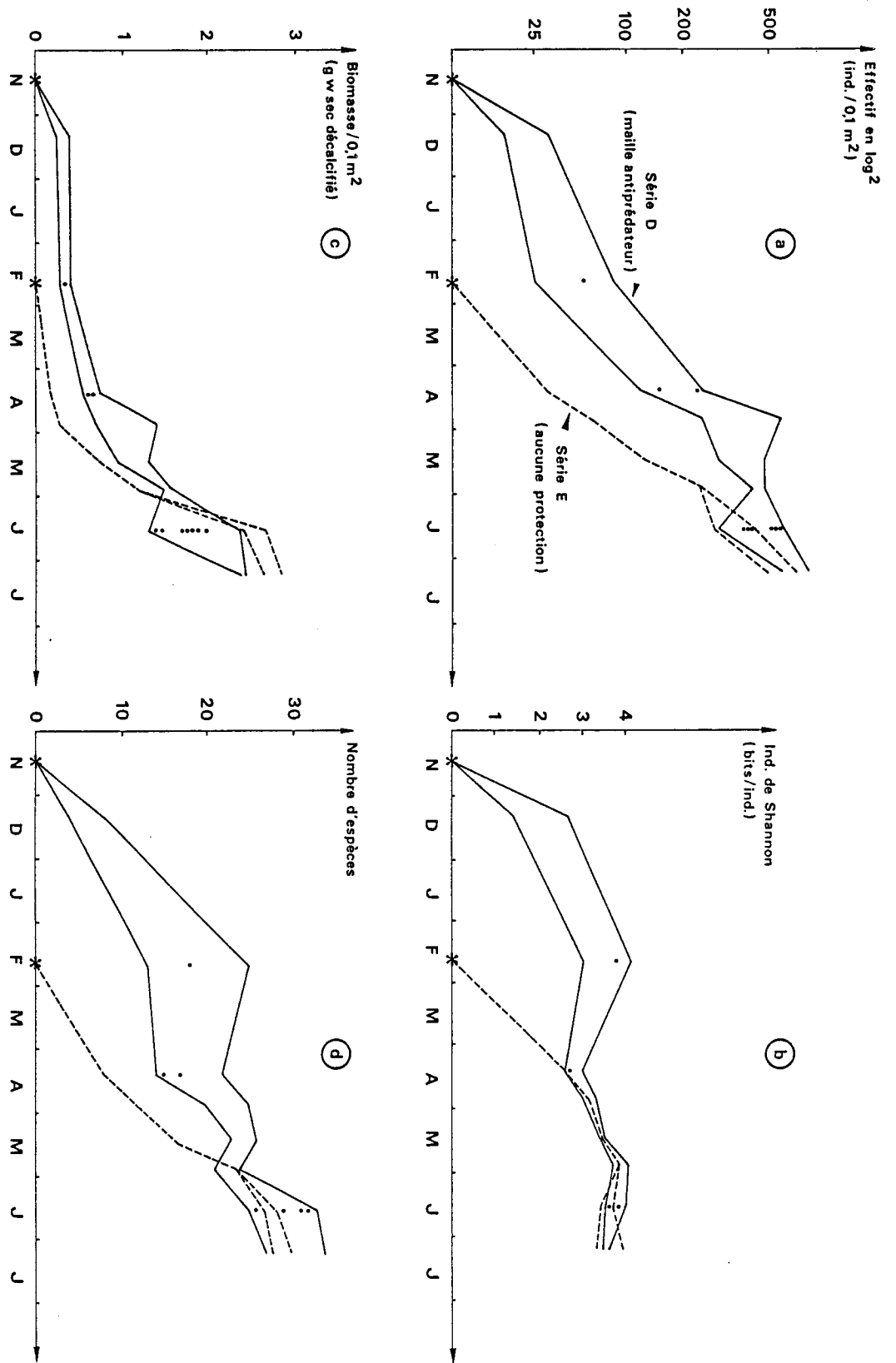


Figure 26. Comparaison de l'évolution spatio-temporelle de l'effectif (a), la diversité (b), la biomasse (c) et la richesse spécifique (d) dans une série protégée et une non protégée vis à vis des prédateurs de grande taille.

9.7. Variabilité aléatoire

a) Expérience faite en Méditerranée : homogénéité d'un échantillon

Début mars 1982, en même temps que le démarrage de l'expérience principale, une dizaine de modules contenant du sédiment défauné ont été immergés dans la baie du Lazaret et relevés entre avril et mai.

Chaque module relevé était rapidement divisé en quatre parties équivalentes par des plaques de plastique. Chaque partie était alors individuellement tamisée sur maille de 500 μm et séparément analysée (DIAZ-CASTANEDA, 1982). Les résultats ont montré que la plupart des espèces importantes présente une distribution contagieuse ou grégaire à l'échelle du module. Le module est hétérogène ; on a donc par la suite inventorié son contenu total.

b) Expérience faite en Mer du Nord : homogénéité des séries expérimentales

Afin de caractériser les fluctuations aléatoires tous les échantillons (coups de benne comme modules) ont été repliqués (2, 3, 4 ou 10 replicats : voir chapitre 5). On obtient ainsi, pour chaque date de relevé d'une série, au moins deux valeurs de tout descripteur. En joignant les valeurs supérieures et les valeurs inférieures on obtient pour chaque descripteur deux courbes de variations indiquant à la fois la tendance générale et, par leur écartement, l'importance de la variabilité aléatoire entre deux modules ou échantillons de sédiment naturel.

Pour les variables chimiques la valeur retenue pour un module ou un échantillon est, comme nous l'avons dit (chapitre 6.5.), la moyenne de deux mesures.

Dans les analyses multivariées, les données des 2, 3, 4 ou 10 replicats ont été introduites indépendamment. On obtient donc sur les plans factoriels un nombre de points projetés, égal au nombre d'échantillons analysés à chaque date, donnant ici encore une idée de la tendance générale de l'ordination et de la variabilité aléatoire. Les barycentres des modules relevés aux mêmes dates pour chaque série ont été calculés et portés sur les projections (Voir figures 103 et 109, 4ème partie). Ils sont à comparer aux points représentant les modules ou échantillons individuels. Enfin, réunissant les barycentres par ordre chronologique, nous obtenons l'évolution temporelle de chaque série.

On peut ainsi clairement, dans chaque scénario, faire la part de ce qui revient au processus étudié et ce qui représente une variabilité d'échantillonnage.

TROISIEME PARTIE :

RESULTATS DE L'EXPERIMENTATION
EN MEDITERRANEE
MARS 1982 A MARS 1983

TROISIEME PARTIE

RESULTATS DE L'EXPERIMENTATION EN MEDITERRANEE

(mars 1982 à mars 1983)

INTRODUCTION

Cette partie reprend une Thèse de 3ème Cycle effectuée à la Station Marine d'Endoume (DIAZ-CASTANEDA, 1984).

Cette première expérience a débuté le 8 mars 1982 et s'est achevée le 11 mars 1983. Nous avons ici réexaminé les données, effectué quelques critiques et améliorations de l'analyse, enfin rédigé à nouveau certaines parties avec le recul acquis. Ce recul nous a permis, comme nous l'avons indiqué au chapitre précédent, de mettre au point une meilleure méthodologie sur le terrain pour l'appliquer au site de Mer du Nord.

Dans cette 3ème partie, nous résumerons les résultats obtenus en Méditerranée et dégagerons, à l'aide des analyses multivariées (AFC) la structure et l'organisation des peuplements au cours du processus de recolonisation.

1. EVOLUTION DES PARAMETRES PHYSICO-CHIMIQUES (MILIEU NATUREL ET MILIEU EXPERIMENTAL)

Les résultats des analyses chimiques sont rassemblés dans les tableaux 19a et 19b et présentés sous forme de graphiques aux figures 27 à 32.

1.1. pH et rH

Le degré d'oxydo-réduction (rH) des sédiments et leur pH ont été mesurés pendant toute l'expérience dans le milieu naturel (2 cm sous la surface du sédiment) et dans les modules (surface, milieu et fond).

Dans les sédiments en général et tout particulièrement dans ceux des modules, on peut observer (a) une couche marron superficielle (oxydée) d'environ 1 cm d'épaisseur : (b) à sa base, une couche grise mince marquant la transition entre les conditions oxygénées et réduites, (c) au-dessous, la couche réduite (noir et sulfidique), la plus épaisse. La couche grise est classiquement appelée "redox potential discontinuity layer" et elle représente un facteur du milieu important à mesurer dans les sédiments.

Les graphiques (Fig. 27 et 28) montrent l'évolution du pH et du rH (les valeurs du début de l'année pour le milieu naturel ne sont pas disponibles).

Dans le milieu naturel on observe une diminution régulière et lente du pH sauf un accident en novembre dû très probablement à une tempête de force exceptionnelle (6 au 8 novembre 1982). Le pH et le rH atteignent des valeurs maximale en novembre : 7,62 et 22,7 respectivement. La remise en suspension du sédiment a entraîné une accélération de la dégradation du dépôt superficiel, et les valeurs maximales obtenues sont le résultat de cette phase d'oxydation. Une nouvelle remontée du pH au printemps, évoque un cycle annuel.

Le pH de surface dans les modules expérimentaux, après une acidification marquée en juin (tableau 19b, Fig. 27), montre une alcalinisation progressive, se maintenant régulièrement durant le reste du cycle annuel jusqu'à un pH maximum de 7,6 atteint en janvier 1983. Les variations sont moins nettes dans le niveau intermédiaire. Au fond, on trouve des valeurs en moyenne plus élevées qu'au milieu ou en surface.

Les variations du rH (tableaux 19a et 19b) indiquent les conditions biologiques des sédiments et le degré de décomposition de la matière

TABLEAU 19a : COMPOSITION DE L'EAU INTERSTITIELLE DES SEDIMENTS AUTOCHTONES DE LA BAIE DU LAZARET (TOULON)

| | MARS | AVRIL | MAI | JUIN | JUILLET | AOUT | SEPTEMBRE | OCTOBRE | NOVEMBRE | DECEMBRE | JANVIER | MARS |
|--|------|-------|-----|-------|---------|------|-----------|---------|----------|----------|---------|-------|
| pH | 7,48 | | | 7,46 | 7,30 | 7,40 | 7,30 | 7,26 | 7,62 | 7,12 | 7,12 | 7,66 |
| rH | 17,3 | | | 16,5 | 14,5 | 16,4 | 18,3 | 20,3 | 22,7 | 18,6 | 18,7 | 17,3 |
| NH ₄ ⁺ µatg Nxl ⁻¹ | 54,8 | | | 55,7 | 82,5 | 61,4 | 70,9 | 62,1 | 46,2 | 28,2 | 28,7 | 26,9 |
| NO ₂ ⁻ µatg Nxl ⁻¹ | 0,52 | | | 0,66 | 0,42 | 0,19 | 0,72 | 1,0 | 0,85 | 0,75 | 0,98 | 0,70 |
| OPO ₄ ⁻⁻⁻⁻ µatg Pxl ⁻¹ | 1,30 | | | 1,66 | 2,25 | 3,7 | 2,1 | 2,9 | 2,8 | 2,5 | 3,1 | 1,7 |
| PO ₄ ⁻⁻⁻⁻ hydrosol. µatg Pxl ⁻¹ | 1,74 | | | 1,54 | 0,88 | 0,10 | 0,5 | 0 | 0 | 0,4 | 0 | 0 |
| Zinc µg xl ⁻¹ | 464 | | | 68,2 | 320 | 285 | 396 | 216 | 75 | 187 | 217 | 223 |
| Plomb " | 5,4 | | | 4,5 | 12,6 | 20,6 | 8,1 | 2,6 | 7,4 | 3,2 | 2,3 | 4,9 |
| Cuivre " | 290 | | | 2,4 | 6,9 | 6,1 | 6,6 | 4,1 | 2,8 | 1,3 | 1,9 | 3,4 |
| Cadmium " | 1,6 | | | < 0,1 | 0,46 | 1,5 | 0,75 | < 0,1 | 2,8 | 0,6 | < 0,1 | < 0,1 |

TABLEAU 19b : COMPOSITION DE L'EAU INTERSTITIELLE DES SEDIMENTS DES MODULES IMPLANTES DANS LA BAIE DU LAZARET (TOULON)

| MODULES | MARS 1 | AVRIL 2 | MAI 2 | JUIN 4 | JUILLET 5 | AOÛT 6 | SEPTEMBRE 7 | OCTOBRE 8 | NOVEMBRE 9 | DECEMBRE 10 | JANVIER 11 | MARS 12 |
|---|-----------|----------------------|----------------------|----------------------|-----------------------|----------------------|----------------------|----------------------|----------------------|----------------------|----------------------|------------------------|
| Surface pH Milieu Fond | 7,47 | 7,50 7,20 | 7,49 7,46 | 7,04 7,26 | 7,10 7,20 | 7,10 7,30 | 7,30 7,16 | 7,36 7,10 | 7,50 7,44 | 7,51 7,24 | 7,60 7,66 | 7,60 7,42 |
| rH Surface Milieu Fond | 11,5 | 20,0 16,7 15,9 | 19,9 17,5 16,4 | 19,5 16,5 14,7 | 18,5 (9,0) 15,3 | 19,9 19,3 17,9 | 21,0 17,3 15,2 | 21,2 14,2 14,1 | 26,3 21,7 19,8 | 22,2 19,2 18,6 | 20,9 19,9 17,2 | 19,70 16,25 9,90 |
| NH ₄ ⁺ µatg Nxl ⁻¹ | 410 | 174 | 202 | 158 | 85 | 36,8 | 30,6 | 18,2 | 38,3 | 21,5 | 28,7 | 20,25 |
| NO ₂ ⁻ µatg Nxl ⁻¹ | 0,24 | 0,48 | 0,64 | 0,26 | 0,24 | 0,19 | 0,43 | 0,83 | 0,80 | 1,08 | 0,98 | 1,47 |
| OPO ₄ ⁻⁻⁻⁻ µatg Pxl ⁻¹ | 25,8 | 12,1 | 15,7 | 9,75 | 11,1 | 8,9 | 4,9 | 6,6 | 5,7 | 2,9 | 3,1 | 2,05 |
| PO ₄ ⁻⁻⁻⁻ hydrosol. µatg Pxl ⁻¹ | 7,2 | 1,8 | 1,9 | 5,5 | 0 | 0 | 0,3 | 0,4 | 0 | 0 | 0 | 0,35 |
| Zinc µg xl ⁻¹ | 468 | 355 | 894 | 653 | 170 | 258 | 266 | 115 | 170 | 154 | 162 | 224 |
| Plomb " | 9,4 | 2,4 | 6,6 | 7,7 | 13,1 | 6,5 | 8,2 | 5,0 | 2,3 | 6,0 | 7,5 | 4,85 |
| Cuivre " | 1,45 | 3,9 | 4,9 | 3,1 | 2,0 | 3,1 | 4,3 | 6,9 | 3,7 | 1,25 | 1,5 | 2,70 |
| Cadmium " | 6,1 | 0,52 | < 0,1 | < 0,1 | 0,40 | 0,60 | 0,33 | 0,30 | 0,30 | 0,50 | 1,3 | 0,55 |

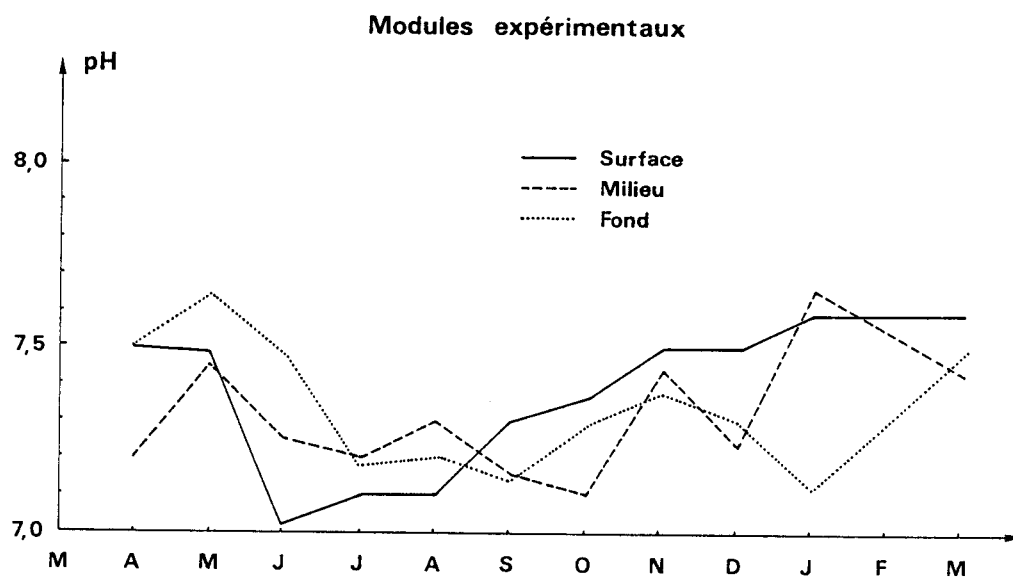
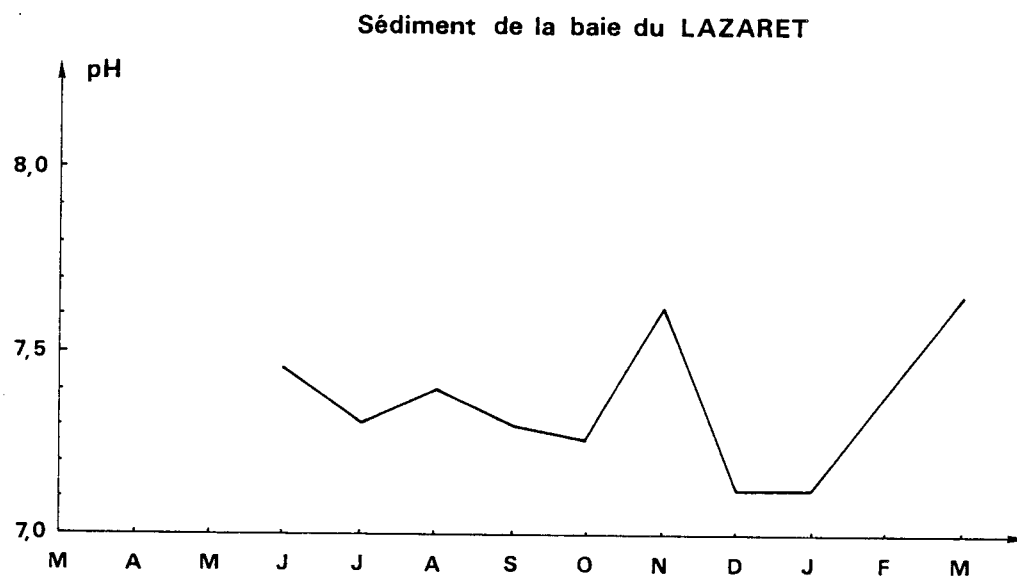


Figure 27. Evolution du pH de l'eau interstitielle des sédiments de la baie du Lazaret et des modules expérimentaux.

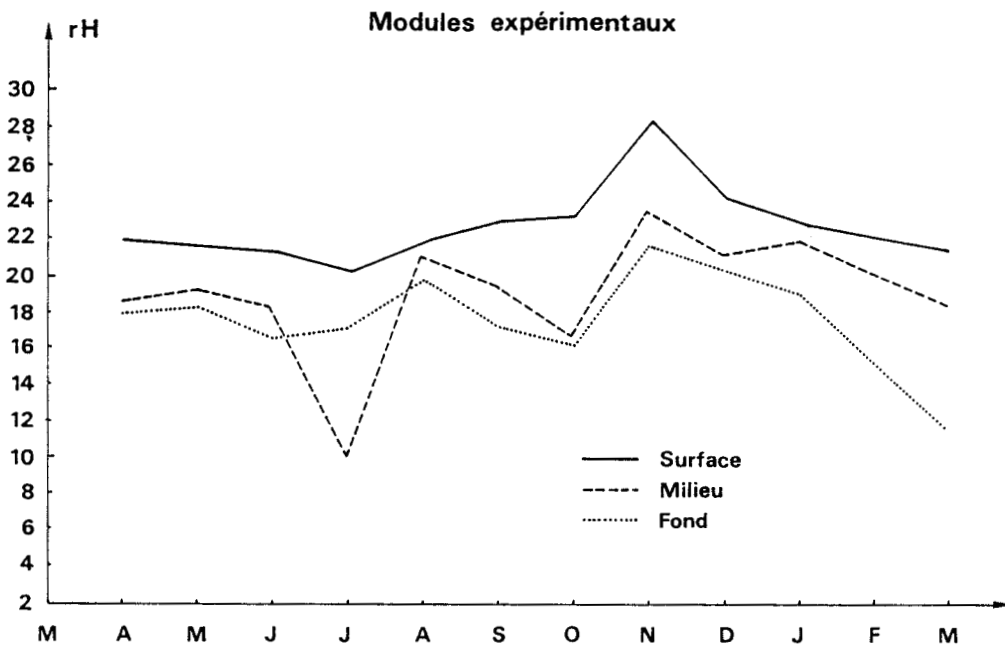
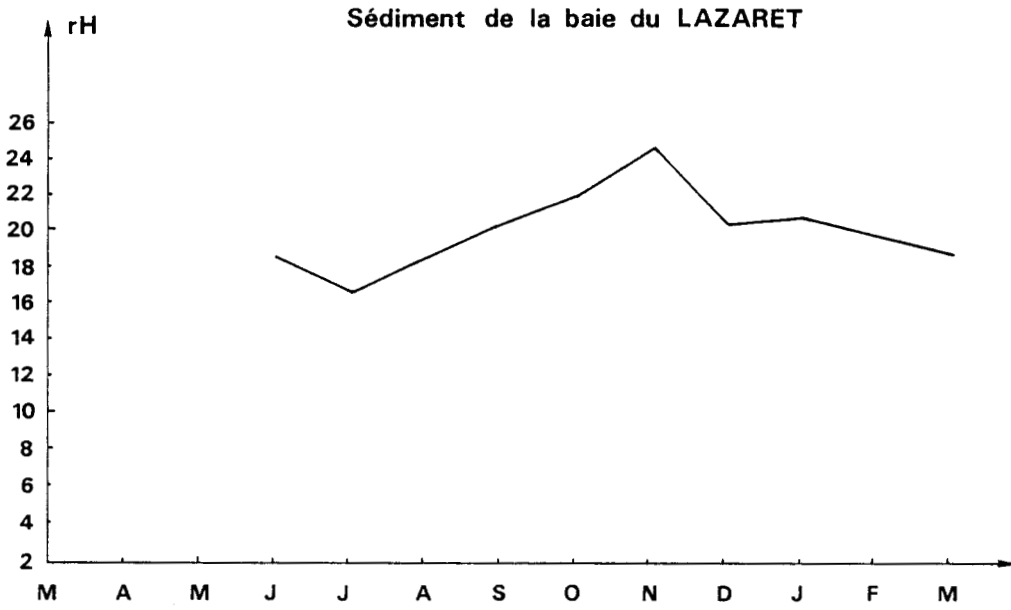


Figure 28. Evolution du rH de l'eau interstitielle des sédiments de la baie du Lazaret et des modules expérimentaux.

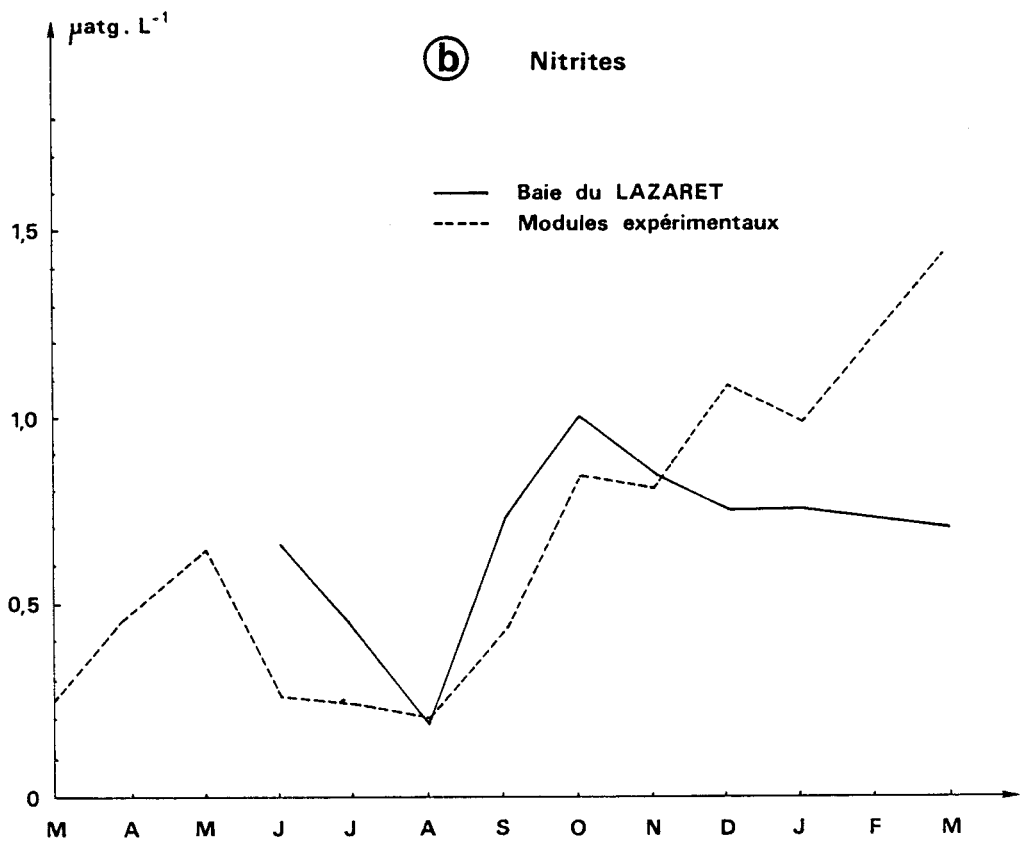
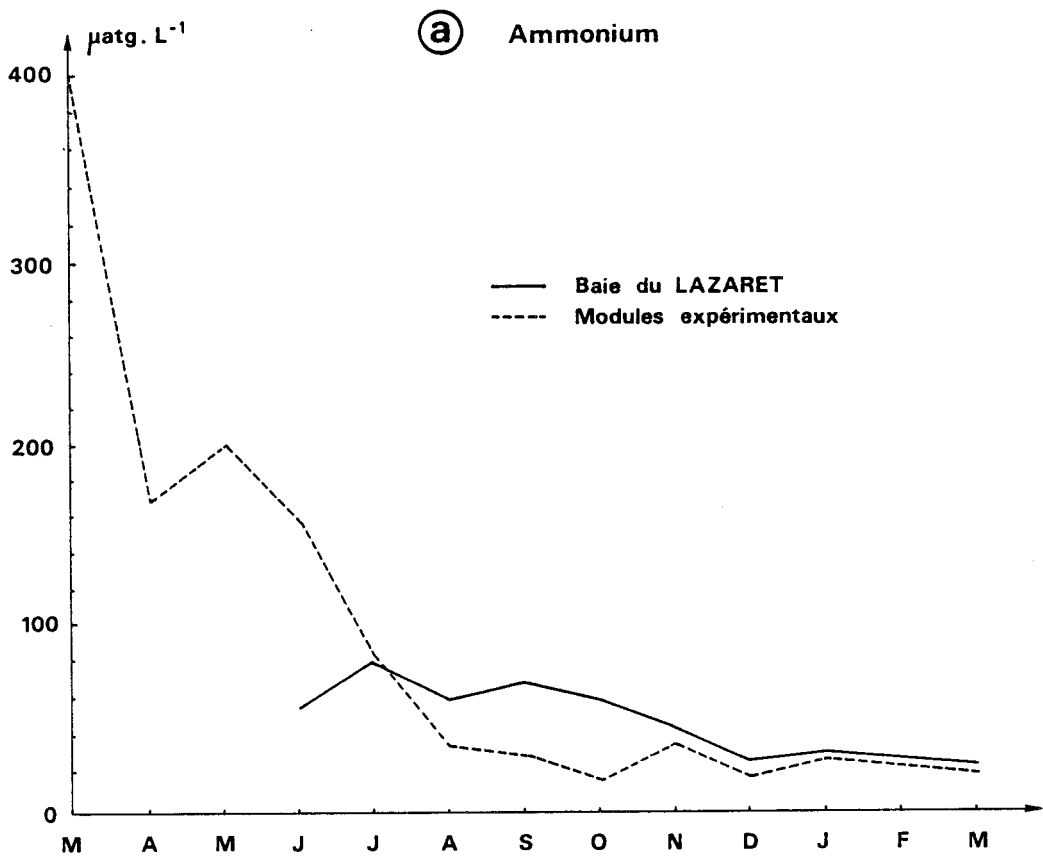


Figure 29. Variations de l'ammonium et de nitrites dans les sédiments du milieu naturel et les modules expérimentaux.

organique. Le rH du milieu naturel présente des valeurs de l'ordre de 16 à 20 en période estivale, et légèrement supérieures en hiver (environ 20 à 26).

Le rH des modules (Fig. 28) évolue de manière similaire en surface (maximum à 26,3 en automne, et une chute hivernale). Au milieu et dans la partie la plus profonde les variations sont plus chaotiques et très parallèles sauf un minimum intermédiaire en juillet.

En définitive le pH et le rh constituent des indicateurs de l'état des sédiments reflétant les conditions de stabilité du milieu physique. L'hydrodynamisme, dépendant des vents dominants, joue un rôle déterminant surtout dans les zones de faible profondeur comme la notre. Les évolutions du pH dans le milieu naturel et le milieu expérimental sont distinctes, ce qui indique que ces deux milieux sont différents - comme vont le confirmer les autres paramètres.

1.2. Dérivés azotés (eau interstitielle)

En ce qui concerne l'ammonium (Fig. 29a), le sédiment de la baie du Lazaret suit une évolution saisonnière, avec maximum en été et minimum en hiver. Les teneurs observées dans le milieu naturel se maintiennent à des valeurs très inférieures à celles que présentaient les modules au début de l'expérience.

Dans les modules, le taux d'ammonium est d'abord considérablement plus élevé que dans le milieu naturel, puis il diminue brutalement et ensuite progressivement jusqu'à tomber au dessous des valeurs du milieu naturel en août ; il reste alors stable, étant rejoint par les valeurs du milieu naturel en hiver.

On constate ainsi la diminution progressive de l'ammonium jusqu'à l'équilibre avec le milieu naturel, évoquant un phénomène d'élimination se poursuivant jusqu'à équilibre de l'eau interstitielle avec le milieu ambiant.

En ce qui concerne les nitrites (Fig. 29b), en milieu naturel, après le minimum d'août puis le pic observé en octobre, le taux décroît légèrement et se stabilise. Dans les modules, les nitrites sont présents dès le début de l'expérience ; la période printanière se traduit par un commencement de nitrification, suivie par un effondrement du taux en début d'été et une remontée en fin d'été, presque parallèlement aux variations en milieu naturel. Après novembre, le taux de nitrites des

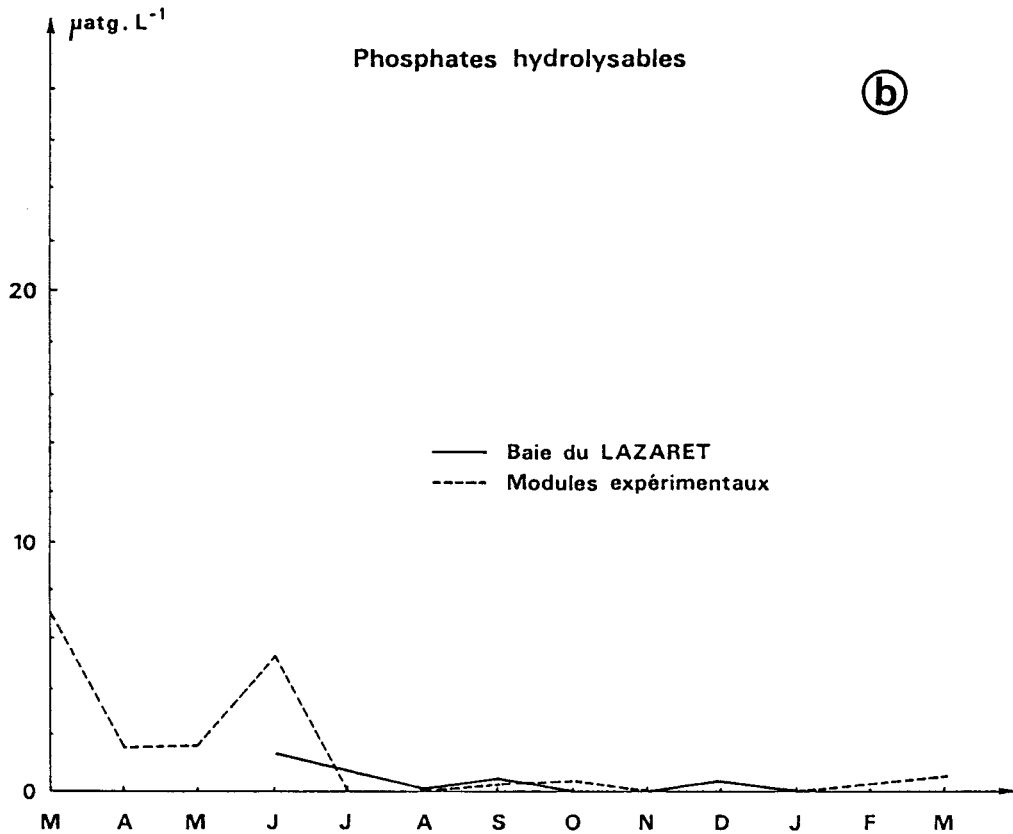
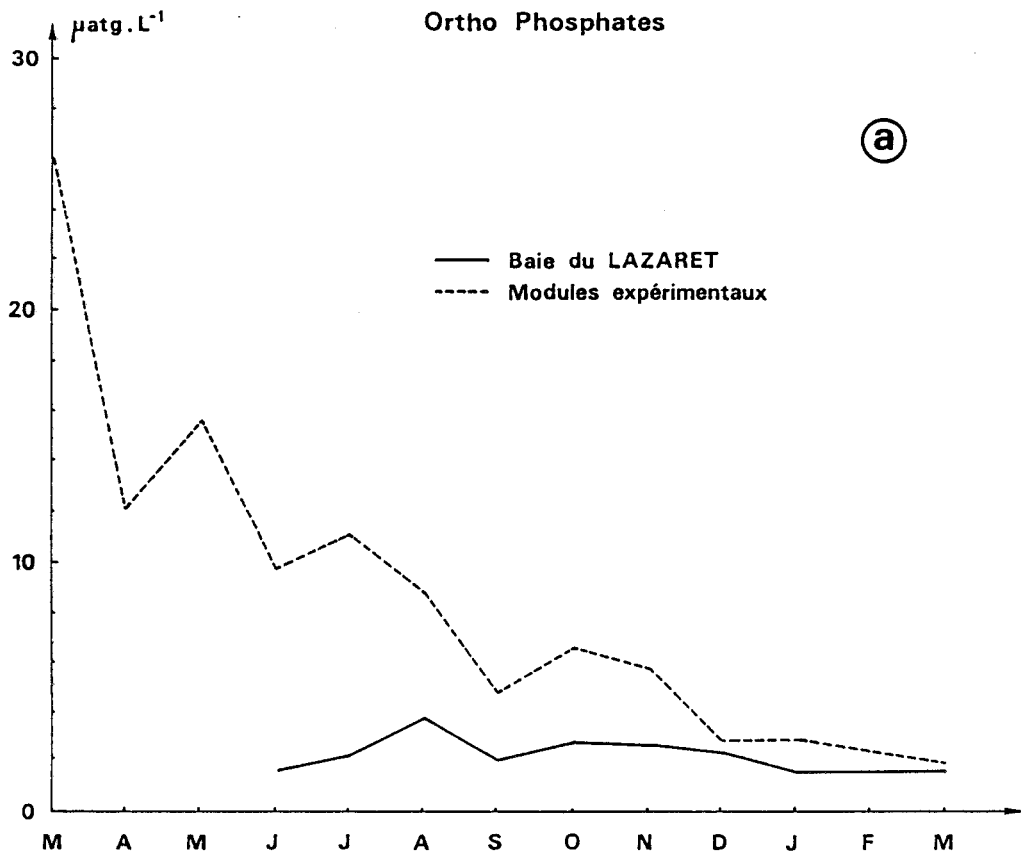


Figure 30. Variations des ortho-phosphates et des phosphates hydrolysables dans les sédiments du milieu naturel et les modules expérimentaux.

modules continue à augmenter alors que celui du milieu naturel diminue légèrement.

1.3. Dérivés phosphorés (eau interstitielle)

Le milieu naturel est très pauvre en dérivés phosphorés (orthophosphates : maximum 3,7 $\mu\text{at.g P/l}$ en août). Les phosphates hydrolysables diminuent en période estivale jusqu'à atteindre des valeurs très faibles, de l'ordre de 0,4 $\mu\text{at.g/l}$.

Les orthophosphates (Fig. 30a) présentent une évolution rappelant celle de l'ammonium, tant en milieu naturel qu'expérimental.

Dans les modules expérimentaux on observe une décroissance régulière tout au long de l'année. D'autre part, les phosphates hydrolysables (Fig. 30b) sont présents presque exclusivement dans les modules, pendant la période printanière.

1.4. Métaux lourds (eau interstitielle)

L'évolution des quatre métaux lourds étudiés : zinc, cuivre, plomb et cadmium est beaucoup plus heurtée (Fig. 31 et 32). En outre la comparaison entre modules et milieu naturel est plus délicate car la charge métallique des sédiments de la Baie du Lazaret reflète la pollution subie par la région toulonnaise, qui n'est pas identique à celle de l'étang de Berre.

Par exemple la Rade-Abri de Toulon constitue un milieu touché par des ateliers de dégraissage, les chantiers navals, les ateliers de peinture et métallisation qui induisent une pollution particulière par le zinc. En outre, les dosages ayant été effectués sur l'eau interstitielle, les variations de teneurs en métaux peuvent refléter des réactions d'adsorption-désorption sur les particules, en particulier selon les valeurs de Eh et pH (WARREN, 1981 ; RAINBOW, 1985 ; WALDICHUK, 1985). Dans une première phase, le sédiment se libère de ses métaux, en les relarguant depuis les amas phylliteux dans l'eau interstitielle. En conséquence la première phase de la dépollution se caractérisera paradoxalement par une augmentation des teneurs en métaux dans l'eau interstitielle.

Dans le milieu environnant, on constate deux corrélations : l'une entre l'évolution du Zn et celle du Cu, l'autre entre celles du Pb et du Cd. Dans les modules, aucune corrélation n'est évidente : les divers

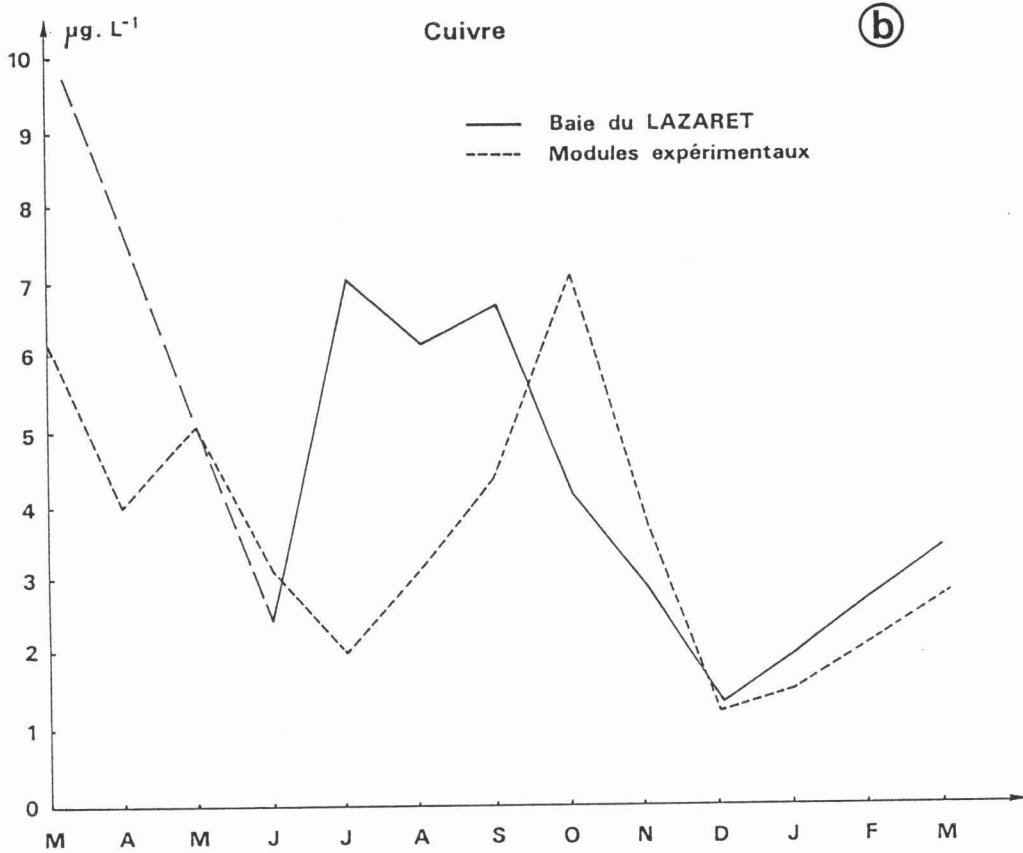
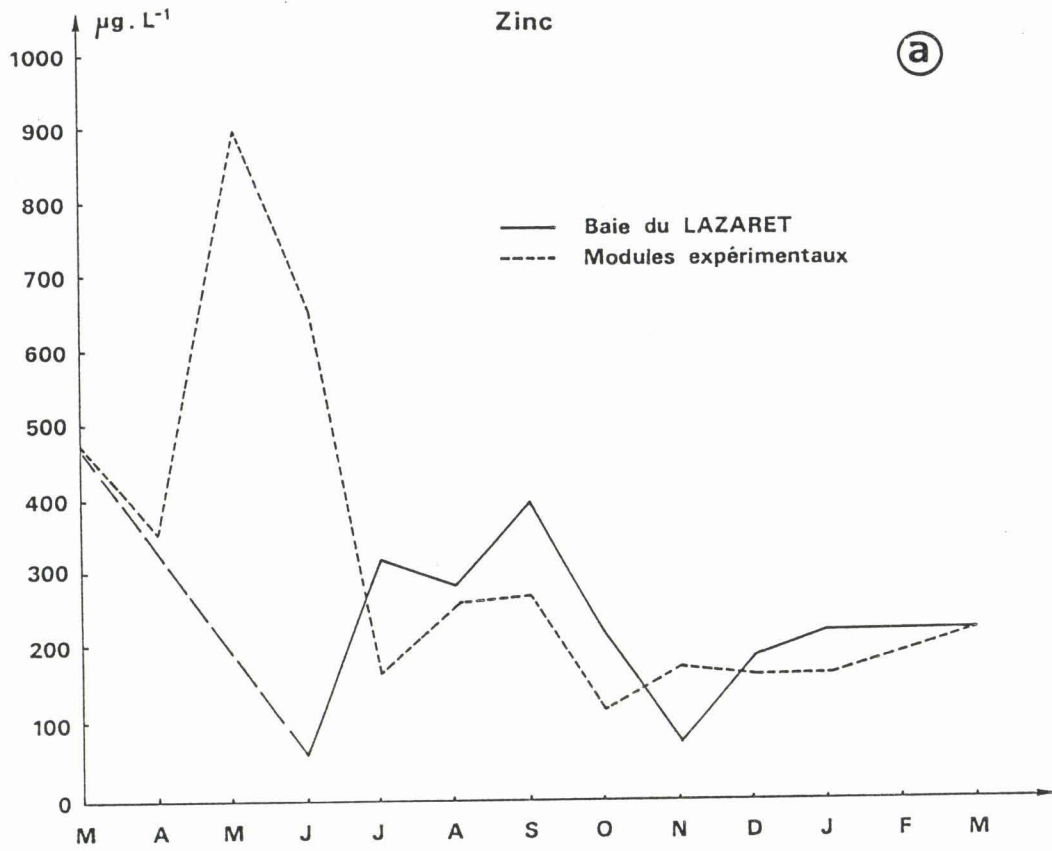


Figure 31. Variations du Zinc et du Cuivre dans l'eau interstitielle des sédiments du milieu naturel (B. du Lazaret) et les modules expérimentaux.

métaux présentent des pics à des dates différentes et décalées par rapport aux pics du milieu naturel.

L'évolution du Zinc (Fig. 31a) dans les modules expérimentaux montre d'abord une augmentation, signe d'un relargage dans l'eau interstitielle au printemps, atteignant un taux maximum en mai (894 $\mu\text{g/l}$). En été on observe une légère augmentation dans les modules ainsi que dans le milieu naturel. Il semble qu'à partir de juillet les teneurs des deux milieux suivent des variations parallèles. Néanmoins la tempête de novembre ne se marque par un minimum de Zn que dans le milieu naturel.

Le Cuivre (Fig. 31b), présente en milieu expérimental une phase de diminution modérée pendant les premiers mois de l'expérience. En fin de période estivale on constate une phase d'enrichissement assez importante, jusqu'à un pic de 6,9 $\mu\text{g/l}$ en octobre : le relargage dans l'eau interstitielle serait tardif. A partir d'octobre les variations sont parallèles dans les deux milieux. La tempête de novembre ne montre pas d'effet.

Le relargage initial du Plomb (Fig. 32a) dans l'eau interstitielle des modules est plus lent que celui du Zinc et débute en avril ; il atteint un maximum en juillet (13,1 $\mu\text{g/l}$) ; une période de diminution y fait suite jusqu'en novembre avec des variations erratiques. En ce qui concerne le milieu naturel, il n'atteint des concentrations très élevées qu'en période estivale (20,6 $\mu\text{g/l}$ en août). La tempête de novembre se marque par un second maximum.

Enfin la teneur en Cadmium (Fig 32b) diminue rapidement dans les modules, jusqu'à être pratiquement nulle dans l'eau interstitielle et remonte ensuite jusqu'à atteindre 1,3 $\mu\text{g/l}$ en hiver. Le sédiment du milieu naturel présente une évolution analogue à celle du Pb, avec un pic en août et un autre (2,8 $\mu\text{g/l}$) après la tempête de novembre et des valeurs presque nulles en juin, octobre et en hiver.

En conclusion on observe des phénomènes de relargages des métaux dans l'eau interstitielle des modules pour Zn, Cu, Pb (mais non Cd) suivis par des fluctuations parfois parallèles, parfois non, à celles observées dans le milieu naturel environnant. Ces relargages massifs se produisent à des dates différentes pour les différents métaux. La tempête de novembre, qui avait affecté le pH et le rH, se traduit dans le milieu naturel par un pic de teneur de l'eau interstitielle en Pb et Cd, mais au contraire par un minimum de Zn et aucun effet dans l'évolution du Cu. Les

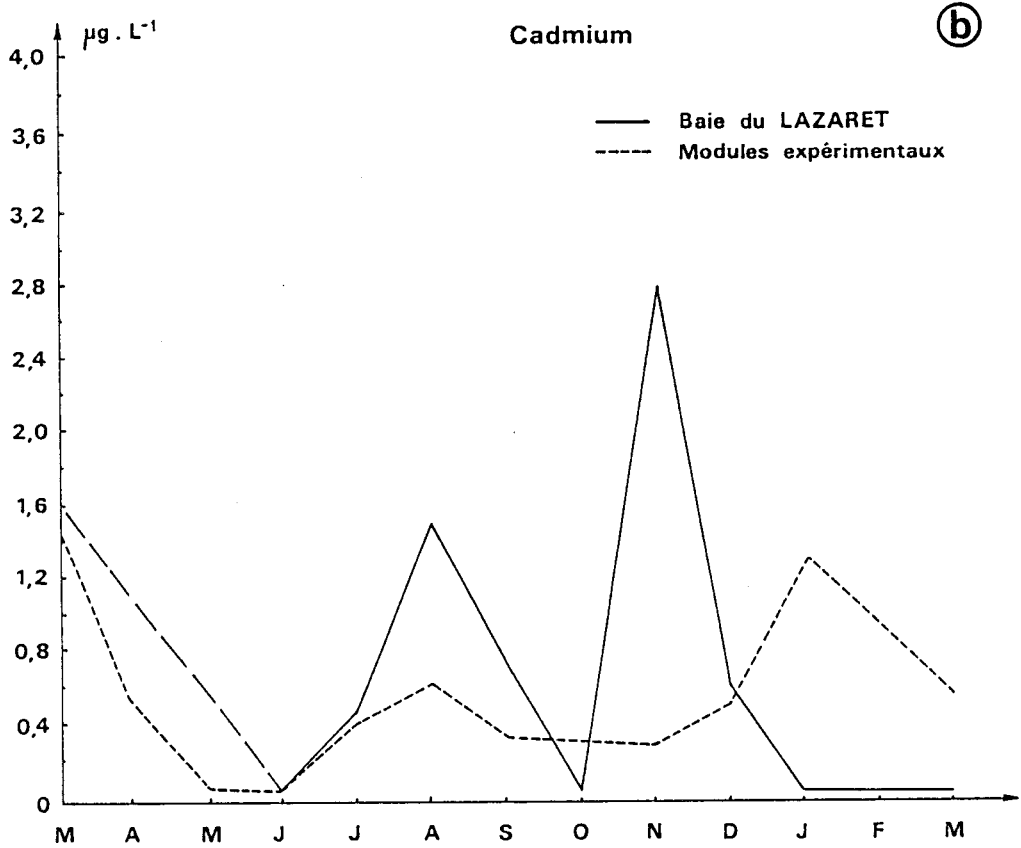
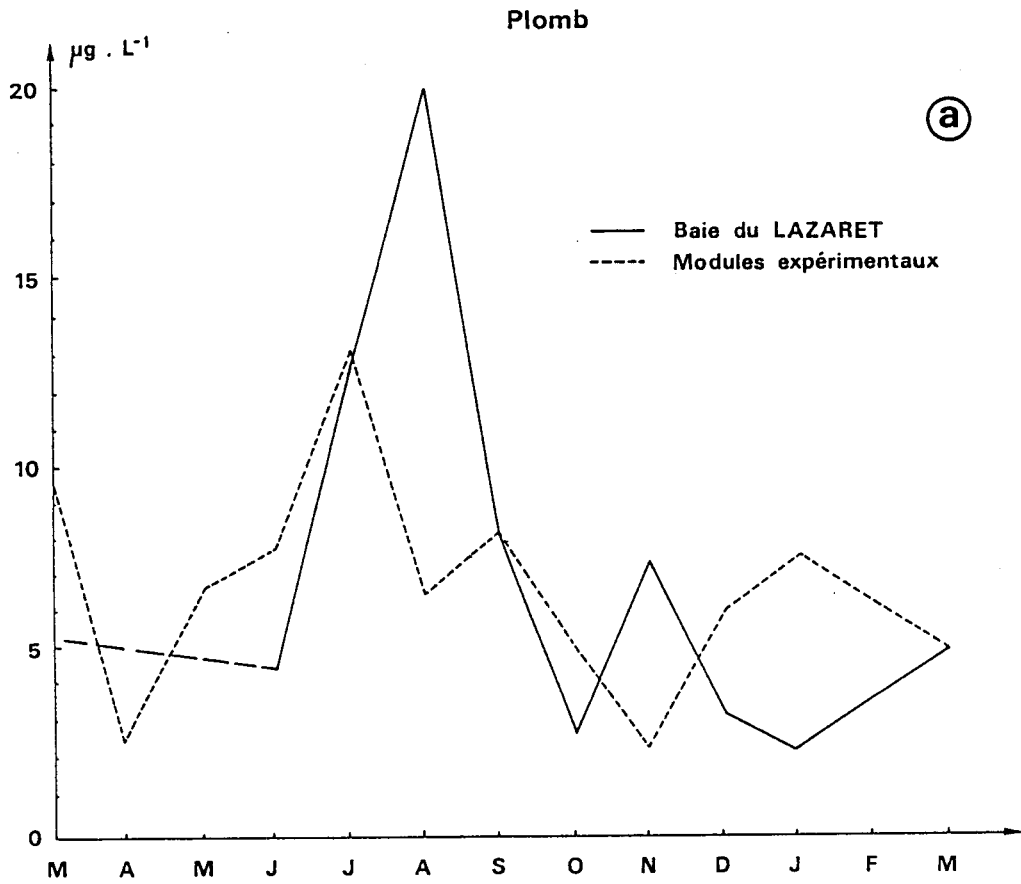


Figure 32. Variations du Plomb et du Cadmium dans l'eau interstitielle des sédiments du milieu naturel et des modules expérimentaux.

modules ne semblent pas affectés par cette tempête, qui pourtant a oxydé leur sédiment de la surface jusqu'au fond (cf. Fig. 28), sauf peut-être par une diminution de la teneur en Pb (alors que celle du milieu environnant montre un maximum).

Au total, la dynamique du relargage des métaux adsorbés semble complexe, variable selon les métaux, et n'a pu être réellement explicitée par le plan d'expérience adopté - d'autant que l'absence de replicats interdit de se rendre compte de l'importance de la variabilité aléatoire. Ces problèmes seront abordés d'une meilleure façon dans l'expérimentation menée en Mer du Nord (4ème partie).

1.5. Conclusion concernant l'évolution des paramètres physico-chimiques

On constate une évolution très variable d'un élément de la composition chimique à l'autre, aussi bien dans l'eau interstitielle des modules expérimentaux que dans celle du sédiment de la Baie de Lazaret.

D'une façon générale, on trouve deux phases :

- dans une première phase (3 mois) de l'évolution, la teneur du sédiment des modules en ammonium et en phosphates tend à diminuer et à s'équilibrer avec celle du milieu extérieur ; c'est pendant cette phase que l'on observe des relargages de certains métaux, décelables par une augmentation de leur teneur dans l'eau interstitielle. Les nitrites apparaissent pendant cette période printanière. Cette première phase correspond à une phase de latence de la recolonisation benthique.

- dans la seconde phase, les paramètres chimiques montrent des oscillations souvent parallèles dans les deux milieux et reflètent parfois des actions externes telles que la tempête de novembre ayant agi sur l'hydrodynamisme et l'oxydation du sédiment.

2 - EVOLUTION DES PEUPEMENTS

2.1. Généralités

2.1.1. Espèces et groupes inventoriés

Rappelons que les organismes inventoriés en Méditerranée sont ceux retenus par un tamis de maille 1 mm ; il y a donc des pertes, en particulier parmi les post-larves.

Les modules expérimentaux ont permis de récolter 87 espèces et 1273 individus, répartis en 15 groupes zoologiques ; les prélèvements de

TABLEAU 20 : RICHESSE SPECIFIQUE DES DIFFERENTS GROUPES ZOOLOGIQUES

| GROUPES ZOOLOGIQUES | NOMBRE D'ESPECES | | | Total |
|---------------------|---------------------------|--------------------------------|---------------------------|-------|
| | Propres au milieu naturel | Propres au milieu expérimental | Communes aux deux milieux | |
| POLYCHETES | 27 | 7 | 32 | 66 |
| PELECYPODES | 4 | 2 | 6 | 12 |
| GASTEROPODES | 3 | | | 3 |
| POLYPLACOPHORES | | | 1 | 1 |
| OPISTHOBRANCHES | 1 | | | 1 |
| AMPHIPODES | 5 | 8 | 13 | 26 |
| CUMACES | 1 | 1 | | 2 |
| DECAPODES | 2 | 3 | 2 | 7 |
| ISOPODES | 2 | 1 | | 3 |
| MYSIDACES | 2 | 1 | | 3 |
| TANAIDACES | 4 | 1 | | 5 |
| LEPIDOSTRACES | 1 | | | 1 |
| CIRRIPEDES | 1 | | | 1 |
| ECHINODERMES | | 1 | 1 | 2 |
| BRYOZOAIRES | | 3 | | 3 |
| SIPUNCULIDES | | | 1 | 1 |
| NEMATODES | | | 1 | 1 |
| UROCHORDES | | 1 | | 1 |
| POISSONS | | 1 | | 1 |
| | 53 | 30 | 57 | 140 |

TABLEAU 21. LISTE FAUNISTIQUE DU MILIEU NATUREL (BAIÉ DU LAZARET).

| MILIEU NATUREL (Prélèvements à la benne) | 1 | | 2 | | 3 | | 4 | | 5 | | 6 | | 7 | | 8 | | 9 | | 10 | | 11 | | 12 | | Am | Dm | P | | |
|---|---------|-------|---------|-------|---------|-------|---------|-------|----------|-------|----------|------|---------|-------|----------|------|----------|------|----------|------|----------|------|----------|------|------|------|------|------|---|
| | 2-03-82 | | 1-04-82 | | 3-05-82 | | 1-06-82 | | 28-06-82 | | 30-07-82 | | 8-09-82 | | 12-10-82 | | 15-11-82 | | 22-12-82 | | 24-01-83 | | 11-03-83 | | | | | | |
| | A | D | A | D | A | D | A | D | A | D | A | D | A | D | A | D | A | D | A | D | A | D | A | D | | | | | |
| Cerithium vulgatum | | | | | | | | | 2 | 0,61 | 1 | 0,55 | | | | | | | | | | | | | 0,25 | 0,11 | 2 | | |
| Calyptra sinensis | | | 1 | 0,43 | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | 0,08 | 0,03 | 1 | | |
| Heliotidae ind. | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | 0,08 | 0,03 | 1 | | |
| Chiton ind. | 1 | 0,24 | 1 | 0,43 | | | | | 4 | 1,23 | | | | | | | 1 | 0,52 | | | | | | | 0,67 | 0,29 | 5 | | |
| Modiolus sp. | 1 | 0,24 | | | 1 | 0,22 | 1 | 0,45 | 2 | 0,61 | | | | | | | | | | | | | | | 0,42 | 0,18 | 4 | | |
| Loripes lacteus | | | | | | 0,22 | | | | | | | | 2 | 1,07 | | | | | | | | | | 0,25 | 0,11 | 2 | | |
| Mysella bidentata | | | | | 9 | 1,98 | 3 | 1,36 | 2 | 0,61 | | | 3 | 5,00 | | | | | | | | | | 1 | 1,50 | 0,64 | 5 | | |
| Cardium exiguum | 2 | 0,47 | 3 | 1,28 | 8 | 1,76 | | | 1 | 0,31 | 1 | 0,55 | 2 | 3,33 | 2 | 1,07 | | | | | 1 | 0,39 | 1 | 0,51 | 1,67 | 0,71 | 8 | | |
| Gouldia minima | | | | | | | | | 1 | 0,31 | | | | | | | 1 | 0,52 | | | | | | | 0,17 | 0,07 | 2 | | |
| Venus verrucosa | 3 | 0,71 | 1 | 0,43 | 1 | 0,22 | | | 1 | 0,31 | 2 | 1,10 | 1 | 1,67 | 1 | 0,53 | | | | | | | | 1 | 0,92 | 0,39 | 8 | | |
| Venerupis aurea | 2 | 0,47 | 2 | 0,85 | 15 | 3,30 | 3 | 1,36 | 37 | 11,35 | 2 | 1,10 | | | | | 3 | 1,56 | | | | | | 1 | 5,42 | 2,32 | 8 | | |
| Abra alba | 36 | 8,49 | 32 | 13,68 | 71 | 15,64 | 37 | 16,74 | 23 | 7,06 | 2 | 5,49 | 9 | 15,00 | 7 | 3,74 | 4 | 2,08 | | | | | | 1 | 1,39 | 1,17 | 6 | | |
| Corbula gibba | 2 | 0,47 | 9 | 3,85 | 30 | 6,61 | 9 | 4,07 | 8 | 2,45 | 7 | 3,85 | | | 2 | 1,07 | 1 | 5,73 | | 1 | 1,39 | 2 | 0,78 | 2 | 1,02 | 6,92 | 2,96 | 11 | |
| Irus irus | | | | | 1 | 0,22 | | | 1 | 0,31 | | | | | | | | | | | | | | | 0,17 | 0,07 | 2 | | |
| Opisthobranchia ind. | 1 | 0,24 | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | 0,08 | 0,03 | 1 | | |
| Nannastacus unguiculatus | | | 1 | 0,43 | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | 0,08 | 0,03 | 1 | | |
| Tanaïs cavolini | 1 | 0,24 | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | 0,08 | 0,03 | 1 | | |
| Tanaidacés | 2 | 0,47 | 3 | 1,28 | 4 | 0,88 | 1 | 0,45 | 1 | 0,31 | | | | | | | 2 | 1,04 | | | | | | 2 | 0,78 | 1,25 | 0,53 | 7 | |
| Leptochelia sp. | | | | | | | | | 2 | 1,10 | | | | | | | | | | | | | | | 0,17 | 0,07 | 1 | | |
| Leptomysis linguura | | | | | | | 7 | 3,17 | | | | | | | | | | | | | | | | | 0,58 | 0,25 | 1 | | |
| Siriella jaltensis | | | | | | | | | 1 | 0,55 | | | | | | | | | | | | | | | 0,08 | 0,03 | 1 | | |
| Cymodoce sp. | | | 1 | 0,43 | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | 0,25 | 0,11 | 3 | | |
| Gnathica sp. | | | | | | | | | 2 | 0,61 | | | | | | | | | | | | | | | 0,17 | 0,07 | 1 | | |
| Chaerocratus sundevalli | | | 2 | 0,85 | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | 0,17 | 0,07 | 1 | | |
| Corophium runcicorne | | | 1 | 0,43 | 3 | 0,66 | | | | | | | | | 1 | 0,53 | | | | | | | | | 0,50 | 0,21 | 4 | | |
| Corophium sp. | | | | | | | | | | | | | | | | | 1 | 0,52 | | | | | | | 0,08 | 0,03 | 1 | | |
| Erichthonius cf. brasiliensis | 1 | 0,24 | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | 0,08 | 0,03 | 1 | | |
| Erichthonius punctatus | | | | | | | 3 | 1,36 | 6 | 1,84 | | | | | | | | | | | | | | | 0,75 | 0,32 | 2 | | |
| Gammarus aequicauda | | | | | 1 | 0,22 | | | 1 | 0,55 | | | | | | | | | | | | | | | 0,17 | 0,07 | 2 | | |
| Jassa falcata | | | | | | | | | 1 | 0,31 | | | | | | | | | | | | | | | 0,08 | 0,03 | 1 | | |
| Leucothoë pachycera | 1 | 0,24 | | | 9 | 1,98 | | | 2 | 0,61 | | | 2 | 3,33 | 2 | 1,07 | 2 | 1,04 | | | | | | 3 | 1,53 | 1,75 | 0,75 | 7 | |
| Leucothoë sp. | 1 | 0,24 | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | 0,08 | 0,03 | 1 | | |
| Maera grossimana | | | 6 | 2,56 | 3 | 0,66 | 1 | 0,45 | 6 | 1,84 | | | | | 7 | 3,74 | 8 | 4,17 | | | | | 3 | 1,17 | 1 | 0,51 | 2,92 | 1,25 | 8 |
| Melita palmata | | | | | | | | | 1 | 0,31 | | | | | | | | | | | | | | | 0,08 | 0,03 | 1 | | |
| Metaphoxus pectinatus | 1 | 0,24 | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | 0,17 | 0,07 | 2 | | |
| Microdeutopus bifidus | 5 | 1,18 | | | | | 3 | 1,36 | 8 | 2,45 | 14 | 7,69 | 3 | 5,00 | 8 | 4,28 | 19 | 9,90 | 1 | 1,39 | 6 | 2,33 | | | | 5,58 | 2,39 | 9 | |
| Microdeutopus versiculatus | 2 | 0,47 | 1 | 0,43 | 1 | 0,22 | 1 | 0,45 | 2 | 0,61 | | | 3 | 5,00 | 1 | 0,53 | | | | | | | | | 0,92 | 0,39 | 7 | | |
| Microdeutopus sp. | | | | | 2 | 0,44 | | | | | | | | | | | | | | | | | | | 0,17 | 0,07 | 1 | | |
| Phtisica marina | | | | | 1 | 0,22 | | | 3 | 0,92 | 2 | 1,10 | | | 3 | 1,60 | 8 | 4,17 | | | | | | 1 | 0,51 | 1,50 | 0,64 | 6 | |
| Caprella sp. | 1 | 0,24 | 8 | 3,42 | 1 | 0,22 | | | 2 | 1,10 | | | | | | | | | 2 | 1,04 | | | | | | | 1,17 | 0,50 | 5 |
| Amphipodes ind. | 2 | 0,47 | 4 | 1,71 | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | 0,50 | 0,21 | 2 | | |
| Athanas nitescens | | | | | | | | | | | | 1 | 0,55 | | | | | | | | | | | | 0,58 | 0,25 | 4 | | |
| Macropipus sp. | | | | | | | | | | | | | | | | | | | 2 | 1,04 | | 1 | 1,39 | 3 | 1,17 | | 0,17 | 0,07 | 1 |
| Oxyrinche sp. | | | | | | | | | | | | | 1 | 1,67 | 1 | 0,53 | | | | | | | | | 0,17 | 0,07 | 2 | | |
| Upogebia cf. graciliceps | 1 | 0,24 | | | | | | | | | | | 1 | 1,67 | 2 | 1,07 | 1 | 0,52 | | | | | | | 0,42 | 0,18 | 4 | | |
| Balanus sp. | 1 | 0,24 | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | 0,08 | 0,03 | 1 | | |
| Nebalia sp. | | | 1 | 0,43 | 1 | 0,22 | | | | | | | | | | | | | | | | | | | 0,25 | 0,11 | 3 | | |
| Harmathoë sp. | 2 | 0,47 | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | 1 | 0,51 | 0,33 | 0,14 | 3 | |
| Aphroditidae ind. | 2 | 0,47 | | | | | | | 4 | 1,23 | | | | | 1 | 0,53 | | | | | | | | 1 | 0,39 | 0,58 | 0,25 | 3 | |
| Sthenelais boa | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | 1 | 0,51 | 0,08 | 0,03 | 1 |
| Phyllodoce mucosa | | | 1 | 0,43 | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | 1 | 0,51 | 0,08 | 0,03 | 1 |
| Phyllodoce vittata | | | | | 1 | 0,22 | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | 0,08 | 0,03 | 1 | |
| Phyllodoce sp. | | | | | | | | | 1 | 0,31 | | | | | 1 | 0,53 | | | | | | | | | | 0,17 | 0,07 | 2 | |
| Syllis gracilis | | | | | | | 3 | 1,36 | | | 3 | 1,65 | | | | | | | | | | | | | | 0,50 | 0,21 | 2 | |
| Syllis hyalina | | | | | 3 | 0,66 | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | 0,25 | 0,11 | 1 | |
| Syllis prolifera | 44 | 10,38 | 5 | 2,14 | | | | | 11 | 3,37 | 4 | 2,20 | | | 1 | 0,53 | | | | | | | 4 | 1,56 | 1 | 0,51 | 5,83 | 2,49 | 7 |
| Syllis spongicola | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | 2 | 1,02 | 0,17 | 0,07 | 1 |
| Syllidae ind. | | | 4 | 1,71 | 2 | 0,44 | | | | | | | | | | | | | | | | | | | 0,50 | 0,21 | 2 | | |

| MILIEU NATUREL (Prélèvements à la benne) | 1 | | 2 | | 3 | | 4 | | 5 | | 6 | | 7 | | 8 | | 9 | | 10 | | 11 | | 12 | | Am | Dm | P | | |
|---|---------|-------|---------|------|---------|-------|---------|-------|----------|-------|----------|-------|---------|-------|----------|-------|----------|-------|----------|-------|----------|-------|----------|-------|-------|------|------|------|---|
| | 2-03-82 | | 1-04-82 | | 3-05-82 | | 1-06-82 | | 28-06-82 | | 30-07-82 | | 8-09-82 | | 12-10-82 | | 15-11-82 | | 22-12-82 | | 24-01-83 | | 11-03-83 | | | | | | |
| | A | D | A | D | A | D | A | D | A | D | A | D | A | D | A | D | A | D | A | D | A | D | A | D | | | | | |
| Nereis caudata | 11 | 2,59 | 17 | 7,26 | 47 | 10,35 | 14 | 6,33 | 18 | 5,52 | 25 | 13,74 | 16 | 26,67 | 23 | 12,30 | 35 | 18,23 | 14 | 19,44 | 30 | 11,67 | 13 | 6,63 | 21,92 | 9,38 | 12 | | |
| Nereis sp. | | | 1 | 0,43 | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | 0,08 | 0,03 | 1 | | |
| Nereidae ind. | 20 | 2,36 | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | 0,83 | 0,36 | 1 | | |
| Glycera convoluta | | | 1 | 0,43 | | | | | 1 | 0,31 | | | | | 2 | 1,07 | 2 | 1,04 | 1 | 1,39 | 2 | 0,78 | 1 | 0,51 | 0,83 | 0,36 | 7 | | |
| Eunice vittata | 2 | 0,47 | 1 | 0,43 | 2 | 0,44 | 1 | 0,45 | 3 | 0,92 | 3 | 1,65 | | | | | 3 | 1,56 | 1 | 1,39 | 3 | 1,17 | | | 1,58 | 0,68 | 9 | | |
| Eunice sp. | | | | | | | | | 2 | 0,61 | | | | | | | | | | | | | | | 0,17 | 0,07 | 1 | | |
| Eunicidae ind. | 1 | 0,24 | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | 0,08 | 0,03 | 1 | | |
| Ophryotrocha puerilis | | | | | | | | | 1 | 0,31 | | | | | | | 3 | 1,56 | | | | | | | 0,25 | 0,11 | 1 | | |
| Marphysa sanguinea | 1 | 0,24 | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | 1 | 0,39 | | | 0,25 | 0,11 | 3 | |
| Nematonereis unicornis | 2 | 0,47 | | | 1 | 0,22 | | | | | | | | | | | | | | | | | | | 0,25 | 0,11 | 2 | | |
| Lumbrinereis latreilli | 34 | 8,02 | 19 | 8,12 | 37 | 8,15 | 24 | 10,86 | 17 | 5,21 | 10 | 5,49 | 8 | 13,33 | 15 | 8,02 | 14 | 7,29 | 7 | 9,72 | 18 | 7,00 | 17 | 8,67 | 18,33 | 7,84 | 12 | | |
| Drilonereis sp. | | | | | 1 | 0,45 | | | | | | | | | 1 | 0,53 | | | | | | | | | 0,17 | 0,07 | 2 | | |
| Staurocephalus rudolphi | 6 | 1,42 | 5 | 2,14 | 2 | 0,44 | 1 | 0,45 | | | 9 | 4,95 | 1 | 1,67 | 3 | 1,60 | 1 | 0,52 | 8 | 11,11 | 6 | 2,33 | 24 | 12,24 | 5,50 | 2,35 | 11 | | |
| Aricia foetida | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | 4 | 2,04 | 0,33 | 0,14 | 1 | | |
| Aricia sp. | | | 2 | 0,85 | | | | | 1 | 0,31 | | | | | | | | | | | | | | | 0,25 | 0,11 | 2 | | |
| Scololepis sp. | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | 0,08 | 0,03 | 1 | | |
| Aonides oxycephala | 15 | 3,54 | 20 | 8,55 | 9 | 1,98 | 17 | 7,69 | 21 | 6,44 | 5 | 2,75 | | 19 | 10,16 | 1 | 0,52 | 4 | 5,56 | 22 | 8,56 | 8 | 4,08 | 11,75 | 5,03 | 11 | | | |
| Spio decoratus | | | 1 | 0,22 | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | 0,08 | 0,03 | 1 | | |
| Spio sp. | 5 | 1,18 | | | 4 | 1,81 | | | 3 | 1,65 | 3 | 5,00 | 1 | 0,53 | | | | | | | 4 | 1,56 | 2 | 1,02 | 1,83 | 0,78 | 7 | | |
| Prionospio malmgreni | 37 | 8,73 | 13 | 5,56 | 22 | 4,85 | 13 | 5,88 | 1 | 0,31 | 6 | 3,30 | | 2 | 1,07 | | | | | 1 | 1,39 | 2 | 0,78 | | 8,08 | 3,46 | 9 | | |
| Prionospio sp. | | | 3 | 0,66 | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | 0,25 | 0,11 | 1 | | |
| Spionidae ind. | 9 | 2,12 | 4 | 1,71 | | | | | 4 | 1,23 | 2 | 1,10 | | 4 | 2,14 | 10 | 5,21 | | | | 7 | 2,72 | 23 | 11,73 | 5,25 | 2,25 | 8 | | |
| Cirrophorus cf. furcatus | 63 | 14,86 | 7 | 2,99 | 2 | 0,44 | 6 | 2,71 | 6 | 1,84 | 9 | 4,95 | | 15 | 8,02 | 2 | 1,04 | 3 | 4,17 | 32 | 12,45 | 22 | 11,22 | 13,92 | 5,96 | 11 | | | |
| Cirratulidae sp 1 | 14 | 3,30 | | | | | | | | | | | | | | | | | | | 1 | 1,39 | 19 | 7,39 | 6 | 3,06 | 3,83 | 1,64 | 5 |
| Cirratulidae sp 2 | | | 9 | 3,85 | | | 11 | 4,98 | 20 | 6,13 | | | 4 | 6,67 | | | | | | | | | | | 3,67 | 1,57 | 4 | | |
| Cirratulidae ind. | 17 | 4,01 | 1 | 0,43 | 27 | 5,95 | 4 | 1,81 | | | 11 | 6,04 | | | 14 | 7,49 | 2 | 1,04 | | | | | | | 6,33 | 2,71 | 7 | | |
| Flabelligera diplochaitos | 1 | 0,24 | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | 0,08 | 0,03 | 1 | | |
| Stylarioides eruca | 1 | 0,24 | | | | | 1 | 0,45 | | | | | | | | | 2 | 1,04 | | | | | | | 0,33 | 0,14 | 3 | | |
| Stylarioides plumosa | | | | | 1 | 0,22 | | | | | | | | | | | | | | | | | | | 0,08 | 0,03 | 1 | | |
| Stylarioides sp. | | | | | | | | | | | | | | 1 | 0,53 | | | | | | | | 1 | 0,52 | 0,17 | 0,07 | 2 | | |
| Armandia cirrosa | 15 | 3,54 | 3 | 1,28 | 9 | 1,98 | | | | | | | | | | | | | | | 1 | 0,39 | | | 2,33 | 0,99 | 4 | | |
| Notomastus latericerus | 22 | 5,19 | 11 | 4,70 | 45 | 9,91 | 14 | 6,33 | 31 | 9,51 | 12 | 6,59 | | 15 | 8,02 | 13 | 6,77 | 12 | 16,67 | 37 | 14,40 | 17 | 8,67 | 19,08 | 8,16 | 11 | | | |
| Heteromastus filiformis | 9 | 2,12 | 7 | 2,99 | 11 | 2,42 | 6 | 2,71 | 11 | 3,37 | 4 | 2,20 | | 4 | 2,14 | 5 | 2,60 | 4 | 5,56 | 14 | 5,45 | 6 | 3,06 | 6,75 | 2,89 | 11 | | | |
| Capitella capitata | | | | | 7 | 1,54 | | | | | | | | | | | | | 4 | 5,56 | | | | | 0,33 | 0,14 | 1 | | |
| Capitellidae ind. | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | 0,92 | 0,39 | 2 | | |
| Pectinaria koreni | 1 | 0,24 | 1 | 0,43 | | | | | 1 | 0,31 | | | | | | | | | | | | | | | 0,25 | 0,11 | 3 | | |
| Clymene lumbricoïdes | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | 0,08 | 0,03 | 1 | | |
| Amphitrite variabilis | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | 0,08 | 0,03 | 1 | | |
| Amphitrite sp. | | | | | | | 1 | 0,45 | | | | | | | 1 | 0,53 | 1 | 0,52 | | | | | | | 0,25 | 0,11 | 3 | | |
| Pista cristata | 6 | 1,42 | 4 | 1,71 | | | | | | | | | | | 2 | 1,04 | | | 5 | 6,94 | 9 | 3,50 | 4 | 2,04 | 2,50 | 1,07 | 6 | | |
| Polycirrus medusa | | | 1 | 0,43 | 12 | 2,64 | 1 | 0,45 | 1 | 0,31 | 28 | 15,38 | | | 22 | 11,76 | | | | | | | 23 | 11,73 | 7,33 | 3,14 | 7 | | |
| Polycirrus sp. | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | 0,08 | 0,03 | 1 | | |
| Terebellidae ind. | | | 13 | 5,56 | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | 0,267 | 1,14 | 4 | | |
| Ampharetidae ind. | | | | | | | | | | | | | | | 1 | 0,53 | | | 2 | 2,78 | | 2 | 1,02 | | 2,67 | 1,14 | 4 | | |
| Nicolea venustula | 26 | 6,13 | | | 44 | 9,69 | 26 | 11,76 | 51 | 15,64 | | | | | | | | | | | 20 | 7,78 | | | 0,08 | 0,03 | 1 | | |
| Sabellidae ind. | | | | | 2 | 0,44 | | | 2 | 0,61 | | | | | | | | | | | | | | | 0,33 | 0,14 | 2 | | |
| Pomatoceros triqueter | 1 | 0,24 | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | 0,17 | 0,07 | 2 | | |
| Serpulidae ind. | | | 3 | 1,28 | 1 | 0,22 | | | 2 | 0,61 | 1 | 0,55 | | 1 | 0,53 | | | | | | | | | | 0,67 | 0,29 | 5 | | |
| Amphiura chiajei | | | | | | | | | 1 | 0,31 | | | | | | | | | | | | 1 | 0,39 | | | 0,25 | 1,11 | 3 | |
| Nematodes | | | 2 | 0,85 | | | 4 | 1,81 | | | | | 3 | 5,00 | | | | | | | | | | | 0,75 | 0,32 | 3 | | |
| Golfingia elongata | | | 2 | 0,85 | | | | | 1 | 0,31 | | | | | | | | | | | | | | | 0,25 | 0,11 | 2 | | |
| TOTAL : | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| Nombre d'espèces | 47 | | 43 | | 42 | | 30 | | 45 | | 30 | | 15 | | 35 | | 37 | | 19 | | 31 | | 30 | | | | | | |
| Nombre d'individus | 424 | | 234 | | 454 | | 221 | | 326 | | 182 | | 60 | | 187 | | 192 | | 72 | | 257 | | 196 | | | | | | |

TABLEAU 22. LISTE FAUNISTIQUE DU MILIEU EXPERIMENTAL (MODULES TRANSPLANTES EN BAIE DU LAZARET).

| MILIEU EXPERIMENTAL (Modules) | 1 | | 2 | | 3 | | 4 | | 5 | | 6 | | 7 | | 8 | | 9 | | 10 | | 11 | | 12 | | Am | Dm | P | | |
|----------------------------------|---------|---|---------|---|---------|---|---------|---|----------|---|----------|---|---------|---|----------|---|----------|---|----------|---|----------|----|----------|------|-------|------|------|------|---|
| | 2-03-82 | | 1-04-82 | | 3-05-82 | | 1-06-82 | | 28-06-82 | | 30-07-82 | | 8-09-82 | | 12-10-82 | | 15-11-82 | | 22-12-82 | | 24-01-83 | | 11-03-83 | | | | | | |
| | A | D | A | D | A | D | A | D | A | D | A | D | A | D | A | D | A | D | A | D | A | D | A | D | | | | | |
| Chiton ind. | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | 0,18 | 0,16 | 2 | |
| Myzella bidentata | | | | | | 1 | 1,79 | | | | | | | | | | | | | | | | 1 | 0,29 | | 0,09 | 1 | | |
| Acanthocardia paucicostata | | | | | | 2 | 3,57 | | | | | | | | | | | | | | | | 1 | 0,29 | | 0,18 | 2 | | |
| Cardium exiguum | | | | | | 2 | 3,57 | | | | | | | | | | | | | | | 9 | 4,15 | 4 | 1,16 | 2 | 0,16 | 4 | |
| Gouldia minima | | | | | | 4 | 7,14 | | | | | | | | | | | | | | | 1 | 0,46 | 1 | 0,09 | 1 | 0,08 | 4 | |
| Venerupia aurea | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | 13 | 5,99 | 12 | 3,49 | 5 | 0,08 | 5 | |
| Tellina serrata | | | | | | 2 | 3,57 | | | | | | | | | | | | | | | 11 | 5,67 | 12 | 3,49 | 5 | 0,08 | 1 | |
| Abra alba | | | | | | 1 | 2,44 | | | | | | | | | | | | | | | 15 | 12,71 | 36 | 10,47 | 12 | 0,09 | 8 | |
| Corbula gibba | | | | | | 1 | 2,44 | | | | | | | | | | | | | | | 7 | 3,61 | 33 | 9,59 | 8 | 0,08 | 8 | |
| Iplinoë ferrilla | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | 12 | 0,09 | 6 | |
| Tanaidacés ind. | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | 7,00 | 6,04 | 6 |
| Mysidacés ind. | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | 0,09 | 0,08 | 1 |
| Isopodes ind. | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | 0,18 | 0,16 | 2 |
| Amphitoe ramondi | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | 0,09 | 0,08 | 1 |
| Caprellia acanthifera | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | 0,09 | 0,08 | 1 |
| Caprellia sp. | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | 0,09 | 0,08 | 1 |
| Corophium cf. runcicorne | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | 0,36 | 0,31 | 3 |
| Dexamine spinosa | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | 0,09 | 0,08 | 1 |
| Ericthonius punctatus | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | 0,09 | 0,08 | 1 |
| Gammarus aequicauda | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | 0,09 | 0,08 | 1 |
| Gammarus insensibilis | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | 0,09 | 0,08 | 1 |
| Lembos spiniventris | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | 0,09 | 0,08 | 1 |
| Maera grossimana | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | 0,09 | 0,08 | 1 |
| Melita palmata | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | 0,09 | 0,08 | 1 |
| Metaphoxus pectinatus | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | 0,09 | 0,08 | 1 |
| Microdeutopus bifidus | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | 0,64 | 0,55 | 5 |
| Microdeutopus versiculatus | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | 0,18 | 0,16 | 1 |
| Microdeutopus sp. | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | 0,18 | 0,16 | 2 |
| Pereionotus testudo | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | 6,09 | 5,26 | 9 |
| Phtisica marina | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | 0,64 | 0,55 | 3 |
| Stenothoe monoculofides | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | 1,18 | 1,02 | 1 |
| Synchelidium sp. | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | 0,09 | 0,08 | 1 |
| Leucothoe pachycera | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | 0,54 | 0,47 | 6 |
| Corophium sp. | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | 0,09 | 0,08 | 1 |
| Crangonidae ind. | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | 0,09 | 0,08 | 1 |
| Macropipus sp. | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | 0,09 | 0,08 | 1 |
| Macropodia rostrata | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | 0,09 | 0,08 | 1 |
| Upogebia cf. graciliceps | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | 3,64 | 3,14 | 7 |
| Decapodes ind. | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | 0,09 | 0,08 | 1 |
| Polydora medusa | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | 5,36 | 4,63 | 8 |
| Sabellidae ind. | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | 0,09 | 0,08 | 1 |
| Stylarionides eruca | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | 0,09 | 0,08 | 1 |
| Lambirineris latreilli | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | 0,45 | 0,39 | 3 |
| Mercierella enigmatica | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | 2,09 | 1,80 | 7 |
| Syllis hyalina | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | 0,18 | 0,16 | 1 |
| Cirratulidae ind. | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | 0,27 | 0,23 | 2 |
| Eunice vittata | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | 0,27 | 0,23 | 2 |
| Pista cristata | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | 0,82 | 0,71 | 4 |
| Pista maculata | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | 1,18 | 1,02 | 6 |
| Staurocephalus rudolphii | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | 0,09 | 0,08 | 1 |
| Spio sp. | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | 0,82 | 0,71 | 4 |
| Prionospio malmgreni | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | 0,09 | 0,08 | 1 |
| Spio decoratus | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | 1,09 | 0,94 | 4 |
| Spionidae ind. | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | 0,82 | 0,71 | 3 |
| Aricia foetida | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | 3,00 | 2,59 | 5 |
| | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | 0,18 | 0,16 | 1 |

peuplement naturel ont réuni 110 espèces et 2842 individus, répartis aussi en 15 groupes zoologiques (Tableau 20, Fig. 36). Le nombre total d'espèces présentes répertoriées est de 140 : 53 espèces ont été rencontrées uniquement dans le milieu naturel, ce qui représente 37,8% du nombre total tandis que 30 (21,4%) étaient présentes exclusivement dans les modules expérimentaux. 57 espèces (40,7%) sont communes aux deux peuplements étudiés.

On observe donc généralement une plus grande richesse du milieu naturel, avec toutefois quelques exceptions : les prélèvements 7, 10 et 12 (septembre, décembre et mars 1983) montrent l'inverse, ce qui pourrait s'expliquer par un effet de protection des modules vis à vis de l'arrachement du sédiment de surface et/ou par la moindre compétition pour des ressources à certains stades de la colonisation.

Les Annélides Polychètes constituent le groupe le mieux représenté tant en nombre d'espèces qu'en nombre d'individus (Tableaux 21 et 22). En milieu naturel nous avons récolté 2104 individus de ce groupe, représentant 73,03% du peuplement total répartis en 59 espèces. En milieu expérimental, 745 individus (58,5%) répartis en 39 espèces, 32 espèces sont communes aux deux peuplements (Tableau 20).

Les Mollusques présentent une dominance globale de 16,5% en milieu naturel et 22,1% en milieu expérimental et les Crustacés, respectivement 8,8% et 18,27%. Le dernier groupe est mieux représenté en nombre d'espèces que celui des Mollusques (voir tableau ci-dessous).

Tableau 23 : Dominances globales, c'est-à-dire sur l'ensemble des échantillons des principaux groupes macrobenthiques

| | MILIEU NATUREL | MILIEU EXPERIMENTAL |
|------------|----------------|---------------------|
| POLYCHETES | 73% | 59% |
| MOLLUSQUES | 17% | 22% |
| CRUSTACES | 9% | 18% |

On n'observe pas de changement saisonnier notable dans la composition du peuplement naturel. En revanche, le peuplement des modules montre une évolution très nette dans le temps, qui traduit la colonisation de ce milieu expérimental. Cette succession est étudiée en détail au chapitre 2.3.1.

Tableau 24 : Nombre d'espèces répertoriées dans les milieux naturels et expérimentaux et communs aux deux

| | | Milieu naturel | | |
|---------------------|----------|----------------|----|----------|
| | | + | - | Σ |
| Milieu expérimental | + | 57 | 30 | 87 |
| | - | 53 | X | 53 |
| | Σ | 110 | 30 | 140 |

2.1.2. Espèces caractéristiques et indicatrices

Un "indicateur biologique" a été défini par BONIN et VEDRENNE (1980) comme "un être vivant inféodé à un type de milieu suffisamment restreint pour le caractériser, ou à un état précis d'un facteur du milieu qu'il permette d'identifier par sa présence". Les indicateurs des biocoenoses benthiques sont classiquement appelés "espèces caractéristiques".

Les espèces caractéristiques exclusives de la biocoenose SVMC sont les Polychètes *Aonides oxycephala*, *Aricia foetida*, *Chone collaris*, *Armandia cirrosa*, *Heteromastus filiformis*, les Crustacés *Upogebia cf. graciliceps*, et les Mollusques *Venerupis aurea* et *Loripes lacteus*. Ces espèces sont rencontrées dans nos deux types de milieux (naturel et expérimental), sauf la dernière, qui n'a pas été trouvée dans les modules.

Les espèces vasicoles et vasicoles tolérantes sont relativement bien représentées : on trouve les Polychètes *Notomastus latericeus*, *Polycirrus medusa*, *Marphysa sanguinea*, *Pista cristata*, *Pectinaria auricoma* (milieu expérimental) et *Flabelligera diplochaitos* (uniquement en milieu naturel) ; les Crustacés *Iphinoë tenella* et *Macropodia rostrata* (milieu expérimental) ainsi que les Mollusques *Abra alba*, *Acanthocardia paucicostata* et *Cerithium vulgatum*. Les Echinodermes sont représentés par l'ophiure *Amphiura chiajei*.

Parmi les espèces indicatrices de pollution trouvées dans les deux milieux on note :

- les Polychètes *Capitella capitata*, *Nereis caudata*, *Ophryotrocha pucrillis* et *Staurocephalus rudolphii*

- le Crustacé *Jassa falcata* présent dans nos récoltes seulement en milieu naturel et en juin

- le Mollusque *Cardium exiguum*

Il s'y ajoute des espèces "tolérantes" à la pollution :

- le Bryozoaire *Schizoporella longirostris* signalé comme espèce tolérante à la pollution par HONG (1980) et trouvé ici uniquement en milieu expérimental

- les Polychètes *Marphysa sanguinea*, *Phyllodoce mucosa*, *Glycera convoluta* et *Syllis sp.*

Les espèces indicatrices de matière organique sont représentées dans nos échantillons par les Polychètes *Heteromastus filiformis*, *Lumbrinereis latreilli* ; *Spio decoratus*, les Crustacés *Ericthonius punctatus*, *Microdeutopus versiculatus* et les Mollusques *Venerupis aurea* et *Corbula gibba*.

Les espèces tolérantes sont *Notomastus latericerus* et *Prionospio malmgreni* ainsi que le Lamelibranche *Abra alba* (HILY, 1983).

Parmi les espèces qui au contraire, sont sensibles à un excès de matière organique on note : *Pista cristata*, *Stylarioïdes eruca* et *Nematonereis unicornis*.

Outre les espèces caractéristiques de la bioceonose ou indicatrice de certains facteurs ambiants, nous trouvons dans nos échantillons des espèces à large répartition écologique, de substrats meubles, on note la présence des Polychètes *Notomastus latericerus*, *Lumbrinereis latreilli*, *Eunice vittata*, *Cirrophorus cf. furcatus* et *Pomatoceros triqueter* (ce dernier uniquement en milieu naturel) ; des Crustacés *Phtisica marina*, *Maera grossimana*, *Caprella acanthifera*, *Dexamine spinosa* et *Macropodia rostrata*. Ces trois dernières étaient présentes uniquement dans les modules expérimentaux et en faible nombre. Le Mollusque *Calyptrea sinensis* apparaît uniquement en milieu naturel.

TABLEAU 25 : ESPECES DOMINANTES ET SUB-DOMINANTES DES POLYCHETES DANS LE MILIEU NATUREL ET EXPERIMENTAL

| BENNE | B1 2/3/82 | B2 1/4/82 | B3 3/5/82 | B4 1/6/82 | B5 28/6/82 | B6 30/7/82 | B7 8/9/82 | B8 12/10/82 | B9 15/11/82 | B10 22/12/82 | B11 24/1/83 | B1 11/03/83 |
|------------------------|---|---|--|---|---|---|---|---|--|---|--|--|
| Espèces Dominantes | <i>C.cf.furcatus</i> <i>S.prolifera</i> <i>P.malmgreni</i> <i>N.latericerus</i> | <i>Aoxycephala</i> <i>L.latreilli</i> <i>N.latericerus</i> | <i>N.latericerus</i> <i>N.caudata</i> <i>N.venustula</i> <i>L.latreilli</i> | <i>N.venustula</i> <i>L.latreilli</i> <i>N.latericerus</i> | <i>N.venustula</i> <i>N.latericerus</i> | <i>P.medusa</i> <i>N.caudata</i> <i>N.latericerus</i> | <i>N.caudata</i> <i>L.latreilli</i> | <i>N.caudata</i> <i>P.medusa</i> <i>N.latericerus</i> <i>Aoxycephala</i> | <i>N.caudata</i> <i>N.latericerus</i> | <i>N.latericerus</i> <i>N.caudata</i> <i>S.rudolphi</i> <i>L.latreilli</i> | <i>N.latericerus</i> <i>C.cf.furcatus</i> <i>N.caudata</i> <i>Aoxycephala</i> | <i>N.latericerus</i> <i>P.medusa</i> <i>S.rudolphi</i> <i>C.cf.furcatus</i> <i>L.latreilli</i> |
| Espèces Sub-Dominantes | <i>L.latreilli</i> <i>N.venustula</i> <i>A.cirrosa</i> <i>Aoxycephala</i> <i>Cirratulidae</i> sp2 | <i>N.caudata</i> <i>P.malmgreni</i> <i>Cirratulidae</i> sp2 <i>C.cf.furcatus</i> | <i>P.malmgreni</i> <i>P.medusa</i> <i>Aoxycephala</i> <i>A.cirrosa</i> | <i>Aoxycephala</i> <i>N.caudata</i> <i>P.malmgreni</i> <i>Cirratulidae</i> sp2 | <i>Cirratulidae</i> sp2 <i>Aoxycephala</i> <i>N.caudata</i> <i>L.latreilli</i> <i>S.prolifera</i> | <i>L.latreilli</i> <i>S.rudolphi</i> <i>C.cf.furcatus</i> | <i>Cirratulidae</i> sp2 <i>Spio</i> sp. | <i>L.latreilli</i> <i>C.cf.furcatus</i> | <i>L.latreilli</i> <i>Terebellidae</i> <i>Spionidae</i> <i>Cirratulidae</i> sp1 | <i>P.cristata</i> <i>C.capitata</i> <i>Aoxycephala</i> | <i>Cirratulidae</i> sp2 <i>L.latreilli</i> <i>N.venustula</i> | |
| EXPERIMENTAL | | E2 1/4/82 | E3 3/5/82 | E4 1/6/82 | E5 28/6/82 | E6 30/7/82 | E7 8/9/82 | E8 12/10/82 | E9 15/11/82 | E10 22/12/82 | E11 24/1/83 | E12 11/3/83 |
| Espèces Dominantes | | <i>P.medusa</i> <i>Sabellidae</i> | <i>S.eruca</i> | <i>M.enigmatica</i> | <i>P.medusa</i> <i>P.malmgreni</i> | <i>P.medusa</i> | <i>Tharyx</i> sp | <i>Tharyx</i> sp | <i>Tharyx</i> sp <i>N.caudata</i> | <i>Tharyx</i> sp <i>N.caudata</i> | <i>Tharyx</i> sp | <i>N.latericerus</i> |
| Espèces sub-Dominantes | | | | <i>L.latreilli</i> <i>S.hyalina</i> | <i>S.eruca</i> <i>P.cristata</i> | <i>P.malmgreni</i> <i>C.capitata</i> <i>S.decoratus</i> <i>A.foetida</i> | <i>N.caudata</i> <i>Gconvoluta</i> <i>N.latericerus</i> | <i>E.vittata</i> <i>P.medusa</i> <i>N.caudata</i> <i>G.convoluta</i> <i>L.latreilli</i> | <i>C.capitata</i> <i>L.latreilli</i> | <i>P.medusa</i> <i>N.latericerus</i> <i>C.cf.furcatus</i> | <i>N.latericerus</i> <i>N.caudata</i> <i>P.cristata</i> | <i>Tharyx</i> sp <i>N.caudata</i> <i>Spio decoratus</i> |

Le simple examen des listes faunistiques (Tableau 21 et 22) montre une évolution des peuplements vers une similitude croissante, qui sera confirmée dans ce qui suit par les analyses numériques. Nous constatons une colonisation progressive essentiellement par un stock d'espèces communes appartenant à la biocénose SVMC, et d'espèces indicatrices de pollution ou d'enrichissement du milieu en matière organique.

2.1.3. Espèces dominantes et subdominantes des deux types de milieux Milieu naturel

La faune présente dans le milieu naturel est constituée fondamentalement des espèces les plus couramment présentes dans les biocénoses des sables vaseux de mode calme (SVMC) : en position dominantes ou sub-dominante on trouve :

- Polychètes (tableau 25) : *Cirrophorus cf. furcatus*, *Syllis prolifera*, *Prionospio malmgreni*, *Lumbrinereis latreilli*, *Notomastus latericerus*, *Aonides oxycephala*, *Nereis caudata*, *Nicolea venustula*, *Cirratulidae sp1*, *Cirratulidae sp2*, *Polycirrus medusa*, *Staurocephalus rudolphii*, *Armandia cirrosa*, *Capitella capitata* et les familles Spionidae et Terebellidae.

- Crustacés (tableau 26) : *Caprella sp.*, *Microdeutopus bidifus*, *Maera grossimana*, *Leucothoë pachycera*, *Leptomysis linguira*, *Microdeutopus versiculatus*, *Metaphoxus pectinatus* et *Athanas nitescens* (dominants), *Erichthonius punctatus*, *Phtisica marina*, *Corophium runcicorne* et Tanaïdés indéterminés (sub-dominants)

- Mollusques (tableau 27) (dominants) *Abra alba* et *Corbula gibba* (dominants) ; *Cardium exiguum*, *Mysella bidentata*, *Venus verrucosa* et *Venerupis aurea* (sub-dominants).

Milieu expérimental

Le peuplement colonisateur se réfère également en grande partie à la biocénose SVMC. On observe en position dominante chez les Polychètes (tableau 25) *Polycirrus medusa* et *Notomastus latericerus* (vasicoles tolérantes), *Stylarioïdes eruca* (mixticole), *Mercierella enigmatica* (indicatrice de dessalure), *Prionospio malmgreni*, *Tharyx sp.*, *Nereis caudata* (indicatrices de pollution) ainsi que la famille Sabellidae. En position sub-dominante les mieux représentés sont *Lumbrinereis latreilli*, *Pista cristata*, *Syllis hyalina* et *Capitella capitata*. Ce dernier est une

TABLEAU 26 : ESPECES DOMINANTES ET SUB-DOMINANTES DE CRUSTACES DANS LE MILIEU NATUREL ET EXPERIMENTAL

| BENNE | B1 2/3/81 | B2 1/4/82 | B3 3/5/82 | B4 1/6/82 | B5 28/6/82 | B6 30/7/82 | B7 8/9/82 | B8 12/10/82 | B9 15/11/82 | B10 22/12/82 | B11 24/1/83 | B12 |
|------------------------|--|--|--|--|---|---|---|---|--|--|---|---|
| Espèces Dominantes | <i>M. bifidus</i> <i>Tanaiidacés</i> | <i>Caprella sp</i> <i>Mgrossimana</i> | <i>L. pachycera</i> | <i>L. linguura</i> | <i>M. bifidus</i> | <i>M. bifidus</i> | <i>M. bifidus</i> <i>M. versicu-</i> <i>latus</i> <i>P. marina</i> | <i>M. bifidus</i> <i>P. marina</i> <i>M. grossimana</i> | <i>M. grossimana</i> <i>M. bifidus</i> | <i>M. pectinatus</i> <i>M. bifidus</i> <i>A. nitescens</i> | <i>M. bifidus</i> | <i>L. pachycera</i> |
| Espèces Sub-dominantes | <i>Caprella sp</i> <i>M. versicu-</i> <i>latus</i> | <i>C. sundevalli</i> <i>Tanaiidacés</i> | <i>M. grossimana</i> <i>C. runcicorne</i> | <i>E. punctatus</i> <i>M. bifidus</i> | <i>E. punctatus</i> <i>M. grossimana</i> <i>P. marina</i> | <i>P. marina</i> <i>Leptoche-</i> <i>lia sp</i> <i>Caprella sp</i> | <i>L. pachycera</i> | <i>L. pachycera</i> <i>U. cf. graci-</i> <i>licepts</i> | <i>L. pachycera</i> <i>Tanaiidacés</i> <i>Caprella sp</i> <i>A. nitescens</i> <i>Macropipus sp</i> | | <i>M. grossimana</i> <i>A. nitescens</i> | <i>M. grossimana</i> <i>C. runcicorne</i> <i>P. marina</i> <i>Nebalia sp</i> |

| EXPERIMENTAL | E2 1/4/82 | E3 3/5/82 | E4 1/6/82 | E5 28/6/82 | E6 30/7/82 | E7 8/9/82 | E8 12/10/82 | E9 15/11/82 | E10 22/12/82 | E11 24/1/83 | E12 |
|------------------------|---|---|---|---|--|---|--|----------------------|-------------------|---|---|
| Espèces Dominantes | <i>M. bifidus</i> <i>G. aequicauda</i> | <i>M. bifidus</i> <i>G. aequicauda</i> | <i>M. bifidus</i> <i>M. palmata</i> | <i>M. bifidus</i> | <i>M. bifidus</i> <i>Caprella sp</i> | <i>M. bifidus</i> <i>U. cf. graci-</i> <i>licepts</i> | <i>U. cf. graci-</i> <i>licepts</i> | <i>M. bifidus</i> | <i>M. bifidus</i> | <i>Caprella sp</i> | <i>U. cf. graci-</i> <i>licepts</i> <i>C. runcicorne</i> <i>Caprella sp</i> <i>Microdeu-</i> <i>topus sv</i> |
| Espèces Sub-Dominantes | | | <i>P. marina</i> <i>A. ramondi</i> <i>Mysidacés</i> | <i>P. marina</i> <i>E. punctatus</i> <i>G. aequicauda</i> <i>M. grossimana</i> <i>M. versiculatus</i> <i>Tanaiidacés</i> | <i>P. marina</i> <i>C. runci-</i> <i>corne</i> <i>U. cf. graci-</i> <i>licepts</i> | <i>Caprella sp</i> | <i>P. marina</i> <i>Macropi-</i> <i>pus sp</i> | <i>M. grossimana</i> | <i>A. ramondi</i> | <i>M. bifidus</i> <i>U. cf. graci-</i> <i>licepts</i> | <i>M. versicu-</i> <i>latus</i> <i>L. pachycera</i> |

TABLEAU 27: ESPECES DOMINANTES ET SUB-DOMINANTES DE MOLLUSQUES DANS LE MILIEU NATUREL ET EXPERIMENTAL

| BENNE | B1 2/3/81 | B2 1/4/82 | B3 3/5/82 | B4 1/6/82 | B5 28/6/82 | B6 30/7/82 | B7 8/9/82 | B8 12/10/82 | B9 15/11/82 | B10 22/12/82 | B11 24/1/83 | B12 11/3/83 |
|------------------------|---|---|--|---|---|---|---|---|--|--------------------------------------|---|---|
| Espèces Dominantes | <i>A. alba</i> | <i>A. alba</i> | <i>A. alba</i> | <i>A. alba</i> | <i>V. aurea</i> | <i>A. alba</i> | <i>A. alba</i> | <i>C. gibba</i> | <i>A. alba</i> | <i>A. alba</i> <i>C. gibba</i> | <i>A. alba</i> <i>C. gibba</i> | <i>A. alba</i> <i>C. gibba</i> |
| Espèces Sub-Dominantes | <i>V. verrucosa</i> <i>C. gibba</i> <i>V. aurea</i> | <i>C. gibba</i> <i>C. exiguum</i> <i>V. aurea</i> | <i>C. gibba</i> <i>V. aurea</i> <i>M. bidentata</i> <i>C. exiguum</i> | <i>C. gibba</i> <i>V. aurea</i> <i>M. bidentata</i> | <i>A. alba</i> <i>C. gibba</i> | <i>C. gibba</i> <i>V. aurea</i> <i>V. verrucosa</i> | <i>M. bidentata</i> <i>C. exiguum</i> <i>V. verrucosa</i> | <i>C. gibba</i> <i>C. exiguum</i> <i>L. lacteus</i> | <i>A. alba</i> <i>V. aurea</i> <i>G. minima</i> <i>Chiton</i> | <i>A. alba</i> <i>C. gibba</i> | <i>V. verrucosa</i> <i>C. exiguum</i> <i>Chiton</i> | <i>V. aurea</i> <i>Heliotidae</i> <i>M. bidentata</i> |
| EXPERIMENTAL | E2 1/4/82 | E3 3/5/82 | E4 1/6/82 | E5 28/6/82 | E6 30/7/82 | E7 8/9/82 | E8 12/10/82 | E9 15/11/82 | E10 22/12/82 | E11 24/1/83 | E12 11/3/83 | |
| Espèces Dominantes | | | | <i>A. alba</i> | <i>V. aurea</i> | <i>A. alba</i> | <i>A. alba</i> | <i>A. alba</i> | <i>A. alba</i> | <i>A. alba</i> <i>C. gibba</i> | <i>A. alba</i> <i>C. gibba</i> | <i>A. alba</i> <i>C. gibba</i> |
| Espèces Sub-Dominantes | | | | <i>C. gibba</i> | <i>A. alba</i> <i>C. gibba</i> <i>C. exiguum</i> <i>Chiton</i> | <i>A. alba</i> <i>C. gibba</i> <i>C. exiguum</i> <i>Chiton</i> | | <i>C. gibba</i> <i>V. aurea</i> | <i>V. aurea</i> <i>C. exiguum</i> <i>C. gibba</i> | <i>V. aurea</i> <i>C. exiguum</i> | <i>V. aurea</i> <i>C. exiguum</i> | <i>V. aurea</i> <i>C. exiguum</i> |

espèce indicatrice classique de pollution.

Pour les Crustacés (Tableau 26) on trouve en position dominante, *Melita palmata* et *Gammarus aequicauda* (indicatrices de dessalure) ainsi que *Corophium runcicorne*, *Microdeutopus bifidus*, *Caprella sp.*, *Microdeutopus sp.* et *Upogebia cf. graciliceps*. En position subdominante, *Phtisica marina*, *Amphitoe ramondi*, *Maera grossimana* et *Microdeutopus versiculatus* (indicatrice de matière organique).

Pour les Mollusques (tableau 27) on a en position dominante et subdominante *Abra alba* (vasicole tolérante), *Corbula gibba* (indicatrice de matière organique), *Cardium exiguum* (indicatrice de pollution), *Venerupis aurea* et un Chiton indéterminé.

On constate que les espèces communes aux deux milieux sont généralement en position dominante ou subdominante.

2.1.4. Evolution des paramètres faunistiques globaux

a) Abondance

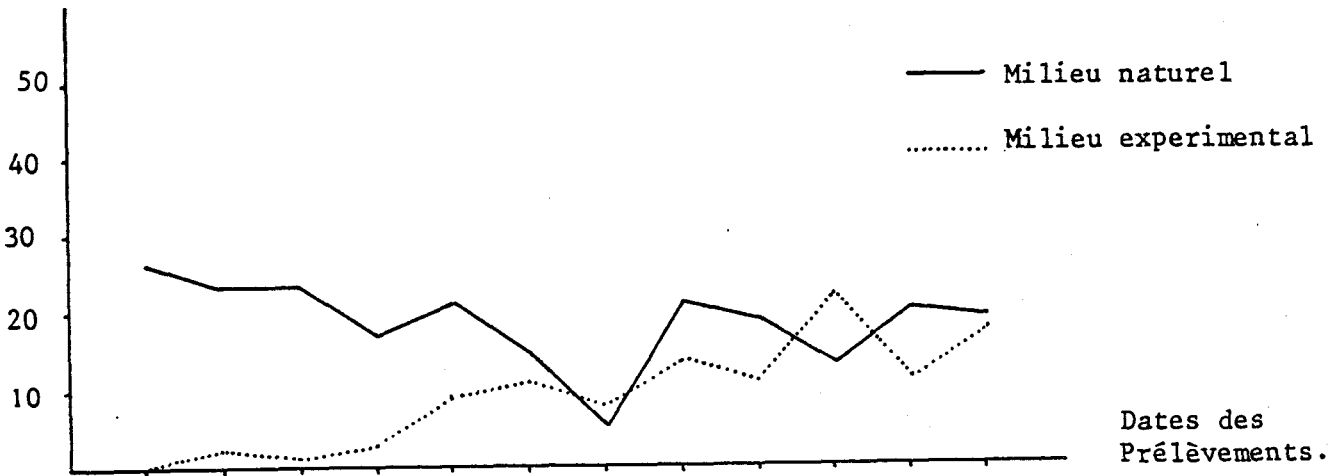
Les variations d'abondance (nombre d'individus, représentés en métrique \log^2) dans le milieu naturel et dans les modules, pour les Polychètes, les Crustacés et les Mollusques, sont représentées aux figures 33, 34, 35.

Pour les Polychètes, on observe dans le milieu naturel un cycle annuel d'abondance, avec un minimum en septembre. Le peuplement des modules commence à apparaître en juin et augmente régulièrement, jusqu'à atteindre à partir d'octobre (soit 8 mois après l'immersion) le niveau du milieu naturel à cette saison. L'abondance maximale est observée en mars 1983, 12 mois après l'immersion.

Pour les Mollusques, le milieu naturel montre une diminution irrégulière mais constante au cours de la période d'observation (maximum en mai 82, minimum en décembre). En milieu expérimental les Mollusques apparaissent en juin et leur abondance augmente régulièrement, comme pour les Polychètes, dépassant l'abondance dans le milieu naturel à partir de novembre.

Les Crustacés ne montrent dans le milieu naturel que des fluctuations d'abondance erratiques. Le milieu expérimental se peuple progressivement à partir d'avril (avec deux accidents : un maximum en septembre et une chute en octobre) ; l'abondance est constamment

Nombre d'espèces



Effectif en \log^2

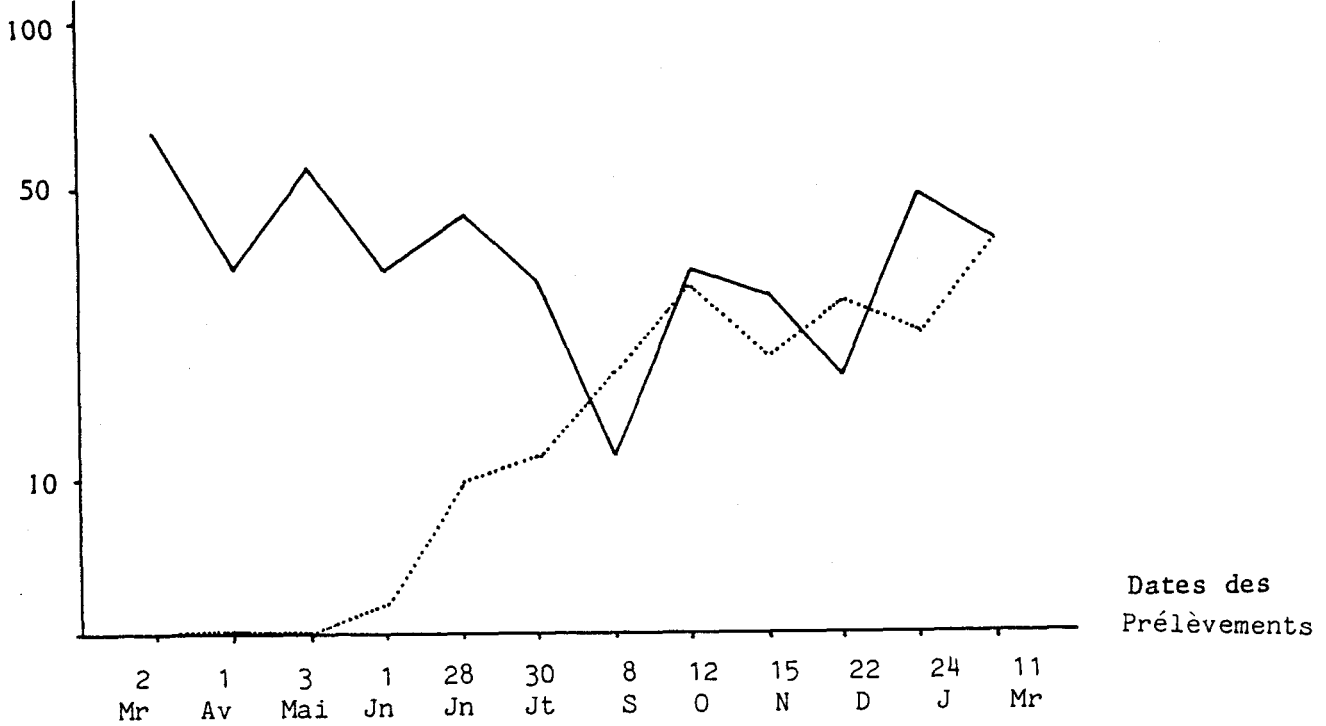


Fig. 33 : Evolution annuelle de la richesse spécifique et de l'effectif des Annélides Polychètes dans les milieux naturel (Benne) et expérimental (Modules).

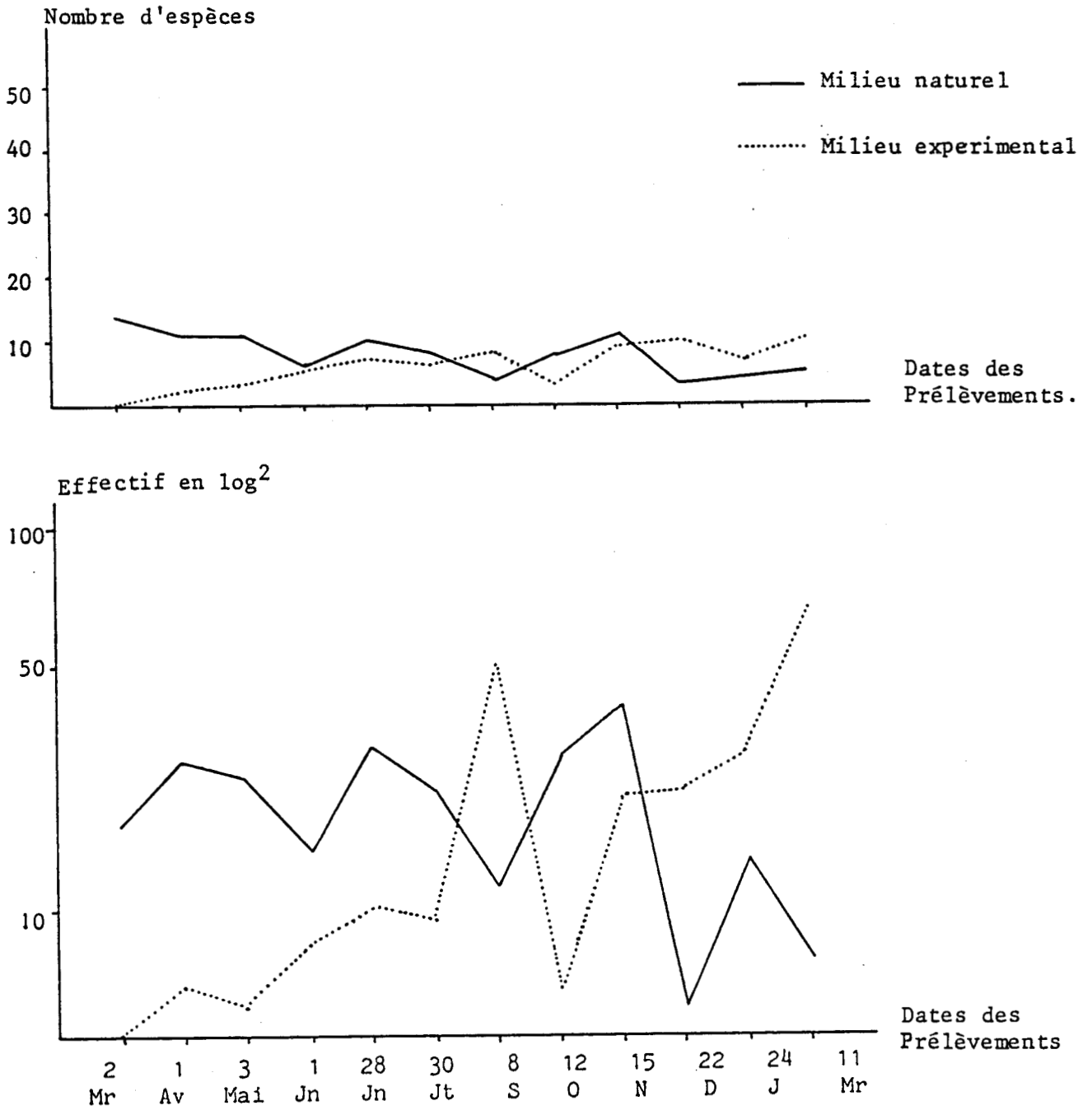


Fig. 34 : Evolution annuelle de la richesse spécifique et de l'effectif des Crustacés dans les milieux naturel (Benne) et expérimental (Modules).

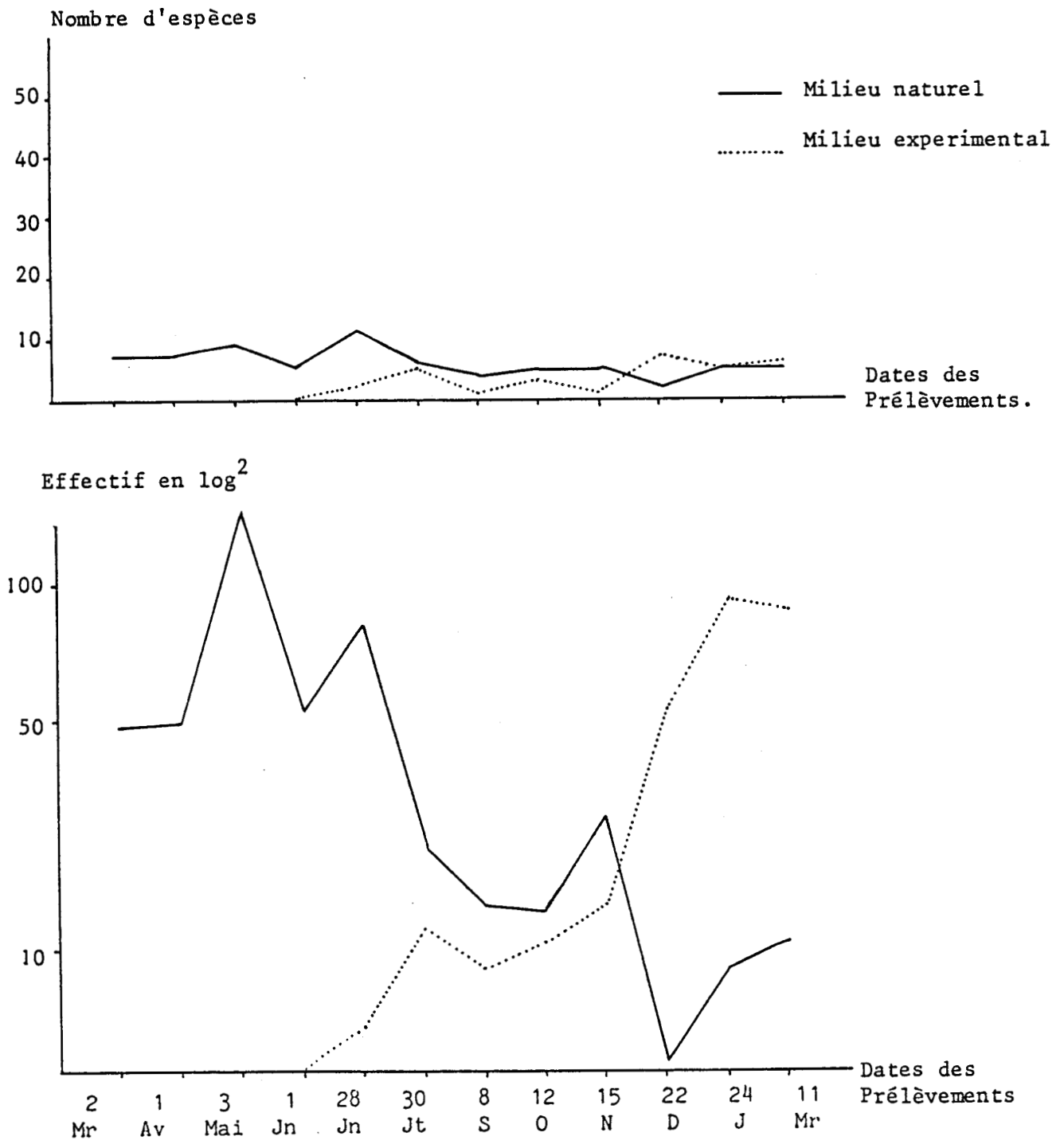


Fig. 35 : Evolution annuelle de la richesse spécifique et de l'effectif des Mollusques dans les milieux naturel (Benne) et expérimental (Modules).

supérieure à celle du milieu naturel à partir de décembre 82. Il se pourrait que la faible abondance de crustacés notée en octobre soit à relier au maximum observé pour la teneur en cuivre de l'eau interstitielle (Fig. 31b) ; en effet la teneur du milieu en cuivre affecte le métabolisme des crustacés par l'intermédiaire du pigment respiratoire qui est une cuproprotéine (PINTA et GIDHALIA, 1978).

En conclusion, les peuplements en différents groupes des modules expérimentaux apparaissent après une phase de latence (un mois pour les Crustacés, deux pour les Polychètes, près de cinq pour les Mollusques), puis augmentent régulièrement d'abondance (avec parfois quelques accidents) jusqu'à la fin de l'expérience. L'abondance atteint alors celle du milieu naturel dans le cas des Polychètes, et la dépasse très nettement pour les deux autres groupes (en particulier, l'évolution de Mollusques apparaît opposée dans les deux milieux).

b) Richesse spécifique

Ce paramètre de diversité, calculé en incluant les espèces rares, évolue progressivement dans les deux milieux.

Dans le milieu naturel, le nombre d'espèces (tous les groupes confondus) diminue, avec des fluctuations erratiques, de mars au début de l'automne, peut-être en relation avec le cycle annuel (Fig. 36). Les valeurs les plus élevées s'observent en période printanière : mars à mai (40 à 47 espèces). Cette variation, toutefois, n'est pas nette au niveau des groupes individuels.

Dans le milieu expérimental (Fig. 36), le printemps 82 correspond au début de la recolonisation des modules et le nombre d'espèces de chaque groupe augmente régulièrement pour atteindre, à partir de septembre-octobre (ou de décembre pour les Mollusques), le niveau du peuplement naturel à cette saison, soit en moyenne une trentaine d'espèces pour l'ensemble des groupes.

Pour les Polychètes (Fig. 33), les variations du nombre d'espèces reflètent celles de l'ensemble des groupes. Dans le milieu naturel, une richesse spécifique minimale (5 espèces) s'observe en septembre, mais la valeur se situe autour de 23 à 26 espèces au printemps et autour d'une moyenne de 18 à partir d'octobre. Le peuplement des modules montre une augmentation progressive jusqu'à un maximum de 22 espèces atteint en décembre.

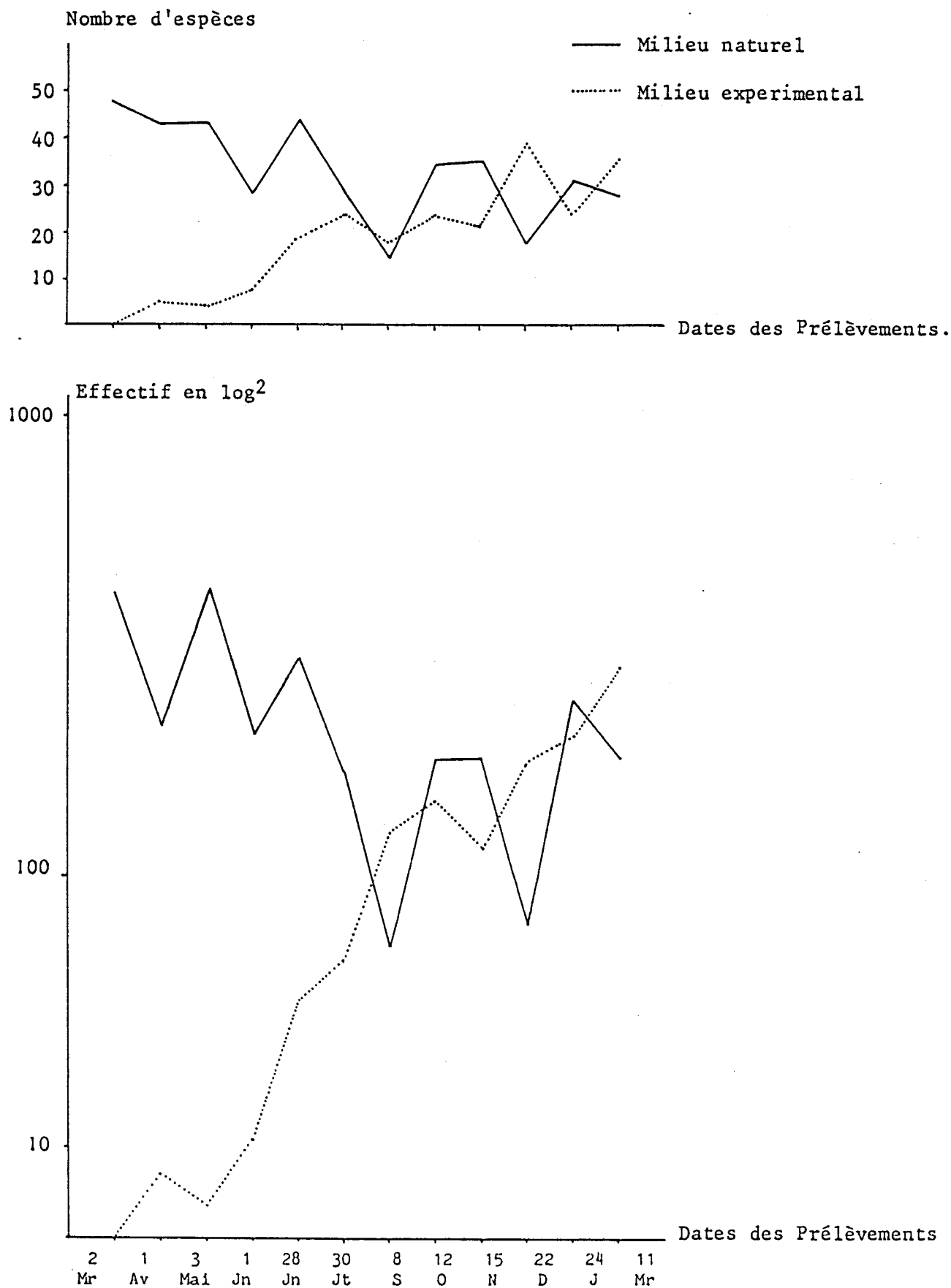


Fig. 36. Evolution annuelle de la richesse spécifique et de l'effectif du peuplement total (tous groupes compris) en milieu naturel et expérimental.

Le maximum de nombre d'espèces en période printanière s'observe de la même façon pour les Crustacés et les Mollusques. Ceci est probablement lié à un recrutement larvaire maximal dès février.

c) Diversité et régularité

Rappelons que l'indice de diversité de Shannon et la régularité ("evenness") de PIELOU ont été calculés sans prendre en compte les espèces représentées par moins de 3 individus dans l'échantillon. Il s'agit donc de la "diversité des espèces non-très-rares" ; la présence ou l'absence des espèces les plus rares n'est pas négligée mais considérée séparément.

Diversité spécifique tous groupes confondus

Dans le peuplement naturel (Fig. 37), l'indice de Shannon présente un maximum de 4,034 bits/individu au début de la période d'étude (mars 1982), puis une diminution progressive jusqu'à environ 3,5 à la fin de la période d'étude (mars 1983), avec deux accidents : l'un début septembre (2,99), l'autre mi-décembre (2,762), n'ayant pas pu être mis en relation avec une modification de la charge polluante.

Dans le milieu expérimental (Fig. 37) on ne trouve des valeurs "calculables" qu'à partir du cinquième mois d'immersion (fin juin) ; 2,100 bits/individu. On observe ensuite un minimum de diversité en octobre (1,817), suivi par une remontée rapide jusqu'à 3,590 en décembre (date de la plus faible valeur de diversité en milieu naturel !), puis une stabilisation.

L'augmentation de l'indice de diversité dans les modules jusqu'à une valeur égale à celle trouvée dans le milieu environnant, 10 mois après l'immersion, s'est donc effectuée en deux étapes séparées par une chute passagère en octobre.

Diversité spécifique des Annélides Polychètes

Dans le milieu naturel environnant, la diversité diminue de mars 1982 (3,7) à décembre 1982 (2,7) avec un seul accident en septembre (1,704), puis réaugmente en janvier-mars 83 (3,3). Voir Figure 38.

Dans le milieu expérimental, la diversité n'est calculable qu'à partir de fin juin et la même oscillation s'observe que pour la diversité tous groupes compris, un minimum apparaissant en octobre. Toutefois la diversité n'atteint pas tout à fait, à la fin de la période d'étude, les

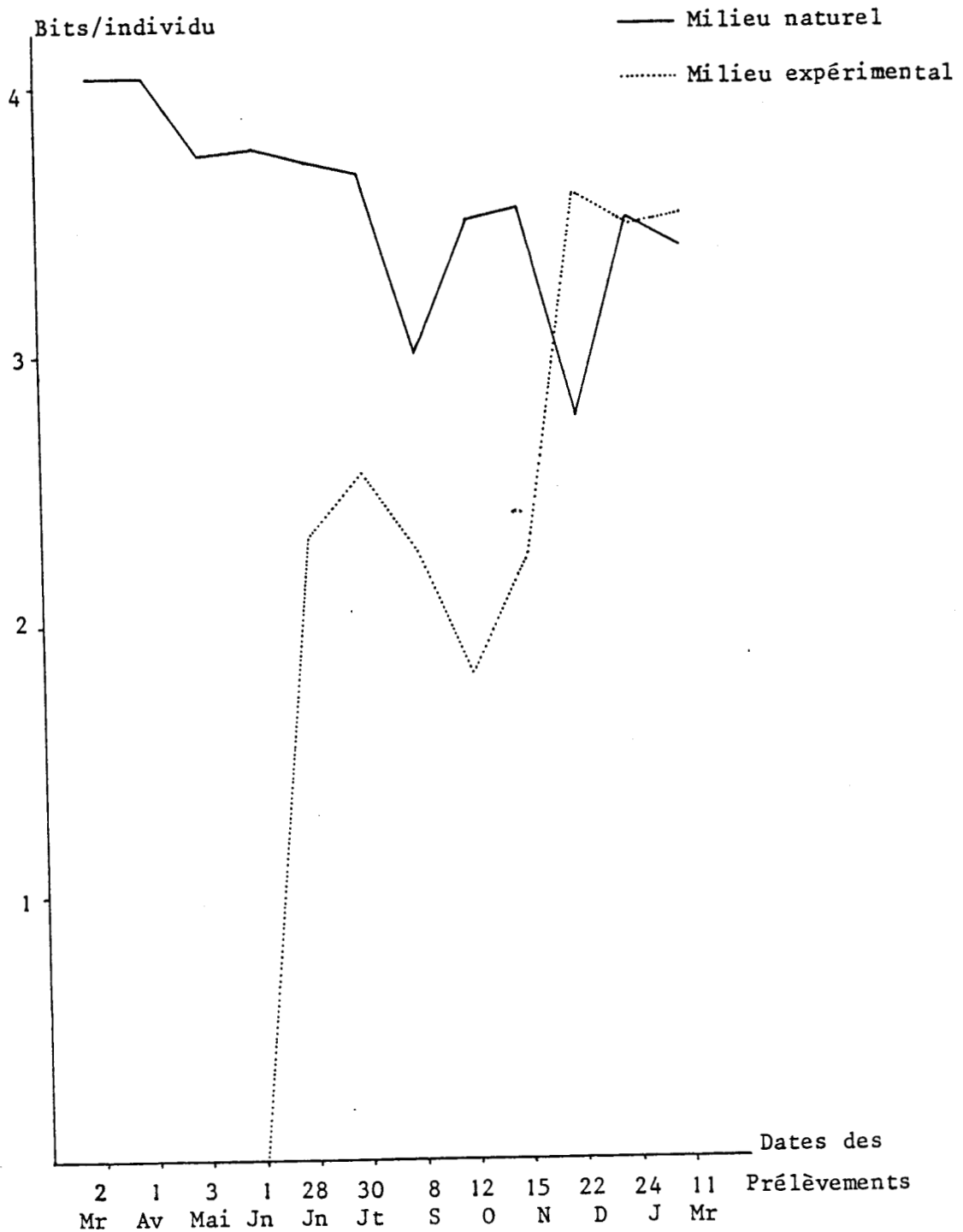


Fig. 37 : Variation annuelle de la diversité des peuplements calculée par l'indice de SHANNON .

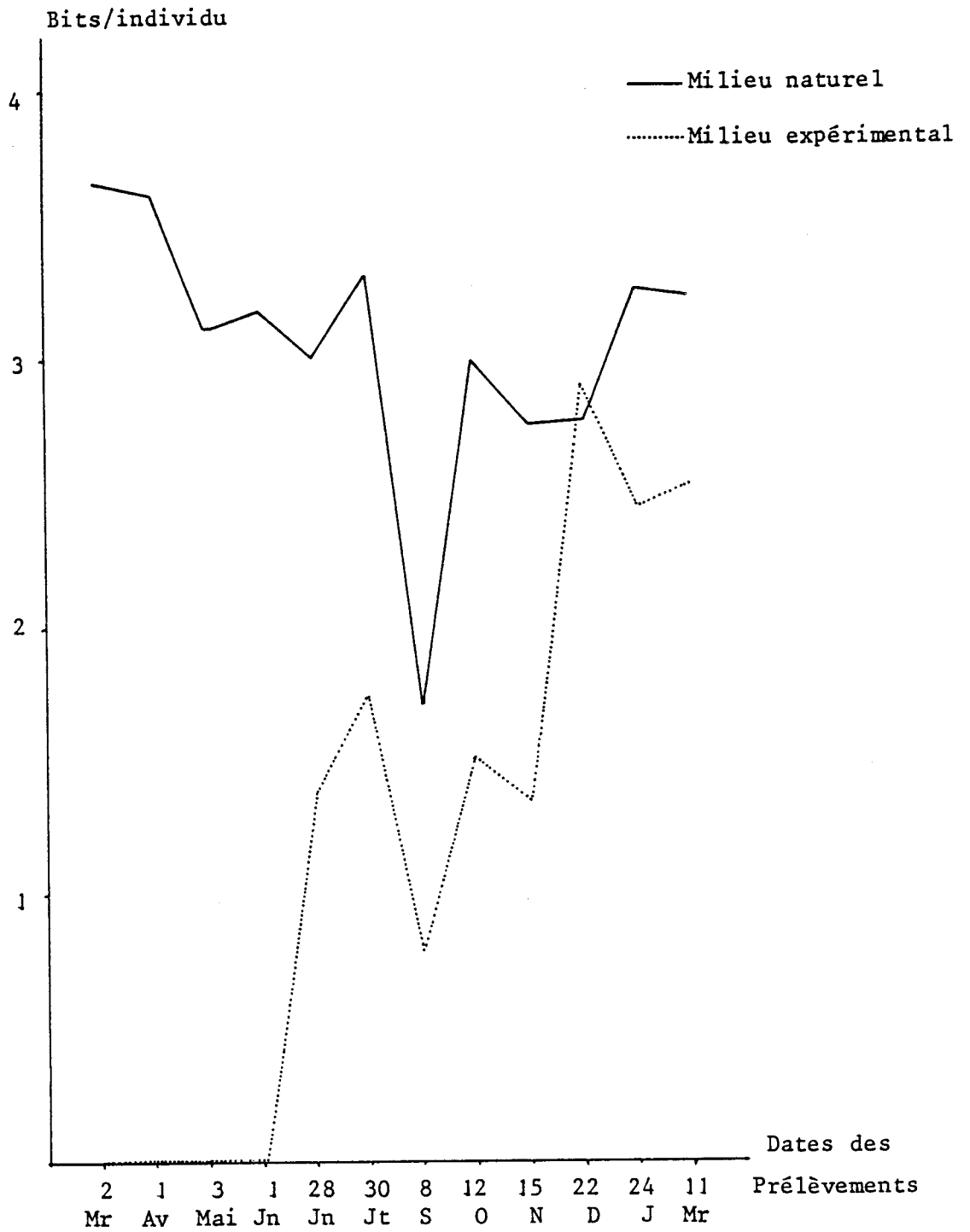


Fig. 38 : Evolution annuelle de l'indice de SHANNON pour les Annélides Polychètes.

TABLEAU 28 : CYCLE ANNUEL DE VARIATION DE LA RICHESSE SPECIFIQUE, L'INDICE DE DIVERSITE
ET DE LA REGULARITE (EVENNESS) DANS LE MILIEU NATUREL ET EXPERIMENTAL

| DATE DE PRELEVEMENTS | 2.3.82 | 1.4.82 | 3.5.82 | 1.6.82 | 28.6.82 | 30.7.82 | 8.9.82 | 12.10.82 | 15.11.82 | 22.12.82 | 24.1.83 | 11.3.83 |
|----------------------------|--------|--------|--------|--------|---------|---------|--------|----------|----------|----------|---------|---------|
| <u>MILIEU NATUREL</u> | | | | | | | | | | | | |
| RICHESSE SPECIFIQUE | 47 | 43 | 42 | 30 | 45 | 30 | 15 | 35 | 37 | 19 | 31 | 30 |
| I. DE SHANNON | 4,034 | 4,030 | 3,750 | 3,775 | 3,714 | 3,671 | 2,998 | 3,491 | 3,533 | 2,762 | 3,494 | 3,392 |
| REGULARITE | 0,892 | 0,918 | 0,868 | 0,889 | 0,874 | 0,918 | 0,902 | 0,943 | 0,904 | 0,921 | 0,855 | 0,917 |
| <u>MILIEU EXPERIMENTAL</u> | | | | | | | | | | | | |
| RICHESSE SPECIFIQUE | | 5 | 4 | 8 | 19 | 24 | 18 | 24 | 22 | 40 | 24 | 38 |
| I. DE SHANNON | | | | | 2,100 | 2,547 | 2,258 | 1,817 | 2,230 | 3,590 | 3,466 | 3,513 |
| REGULARITE | | | | | 0,900 | 0,907 | 0,804 | 0,573 | 0,790 | 0,898 | 0,887 | 0,813 |

valeurs du milieu naturel.

La diversité des Mollusques et des Crustacés, quand elle est calculable, ne montre que des variations erratiques.

Régularité ("Evenness" de PIELOU, 1966)

Comme le montre le tableau 28, le peuplement naturel est relativement constant et la régularité est forte (toujours supérieure à 0,855), ce qui est généralement considéré comme l'indice d'un peuplement équilibré.

Par contre, le peuplement des enceintes expérimentales présente des oscillations marquées : la régularité varie entre 0,573 en octobre et 0,907 en fin juillet. Ceci, ajouté à des valeurs de l'indice de diversité relativement faibles en début de colonisation, caractérise un peuplement jeune avec dominance d'un petit nombre d'espèces.

2.2. Variations des abondances des espèces principales

Rappelons que les abondances sont représentées en métriques \log^2 . Le plus souvent les évolutions numériques diffèrent entre le milieu naturel et le milieu expérimental.

Parmi les faits notables, on constate dans la figure 39 que le Lamellibranche *Abra alba* présente des évolutions opposées dans les deux milieux étudiés. En fin d'expérience ce Mollusque est nettement plus abondant dans le milieu expérimental, alors que dans le milieu environnant il est pauvrement représenté.

En ce qui concerne *Corbula gibba*, on observe des densités importantes dans le milieu naturel d'avril à juillet 1982 ; à cette même période l'espèce est pratiquement absente du milieu expérimental. A partir de novembre 1982 on constate dans ce dernier une augmentation importante, dépassant largement le niveau du milieu naturel et se poursuivant jusqu'en mars 1983 (fin de l'expérimentation).

Venerupis aurea (Fig. 39) est relativement bien représentée au printemps et début de la saison estivale 1982 dans le milieu naturel. Elle colonise tardivement les modules expérimentaux, dépassant pendant la deuxième moitié de l'expérience les valeurs du milieu naturel environnant. Notons aussi que *Cardium exiguum* (Fig. 39), représenté au printemps dans le milieu naturel, pratiquement absent des deux milieux en période estivale, apparaît brusquement à la fin 1982 uniquement dans le

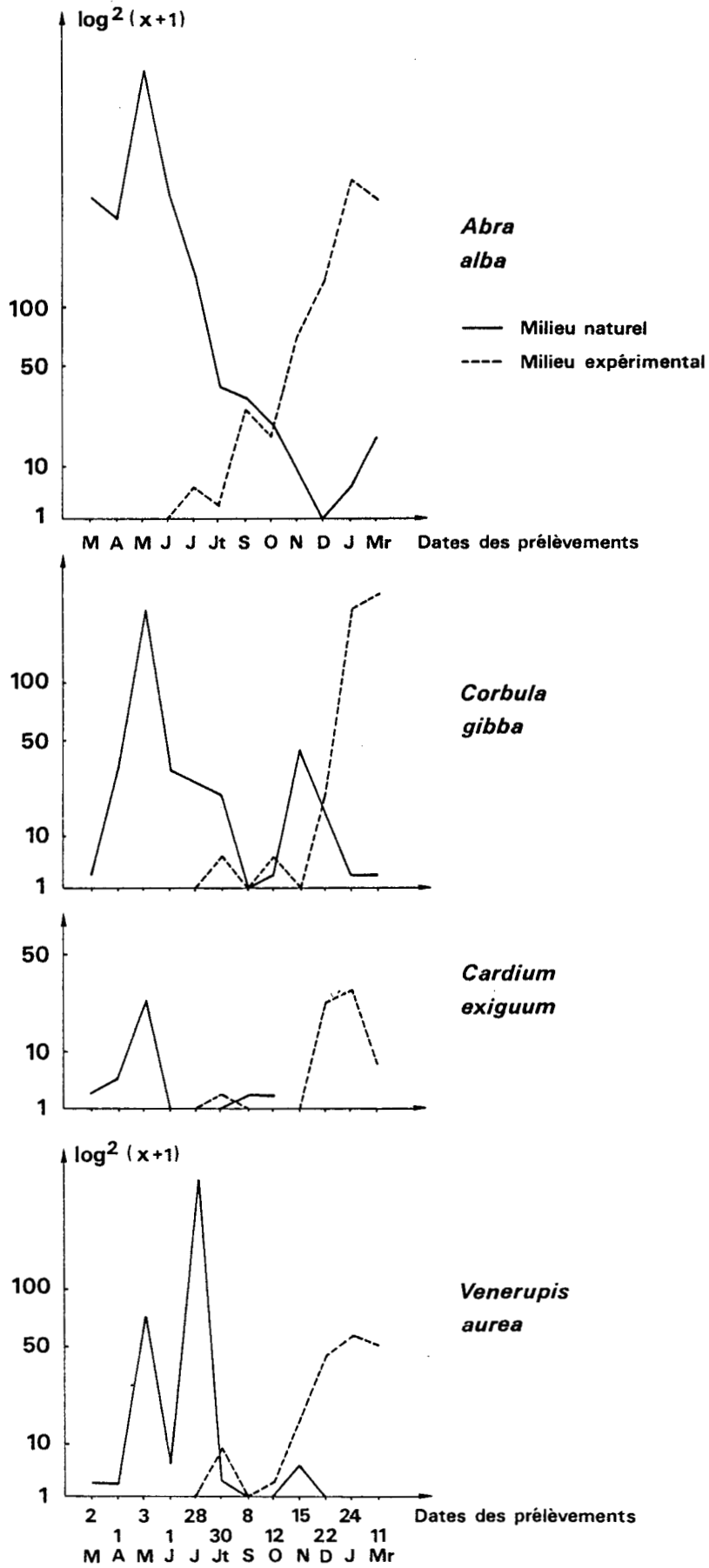


Figure 39. Variations d'abondance exprimées en $\log^2(X + 1)$ de quelques mollusques rencontrés dans notre expérience.

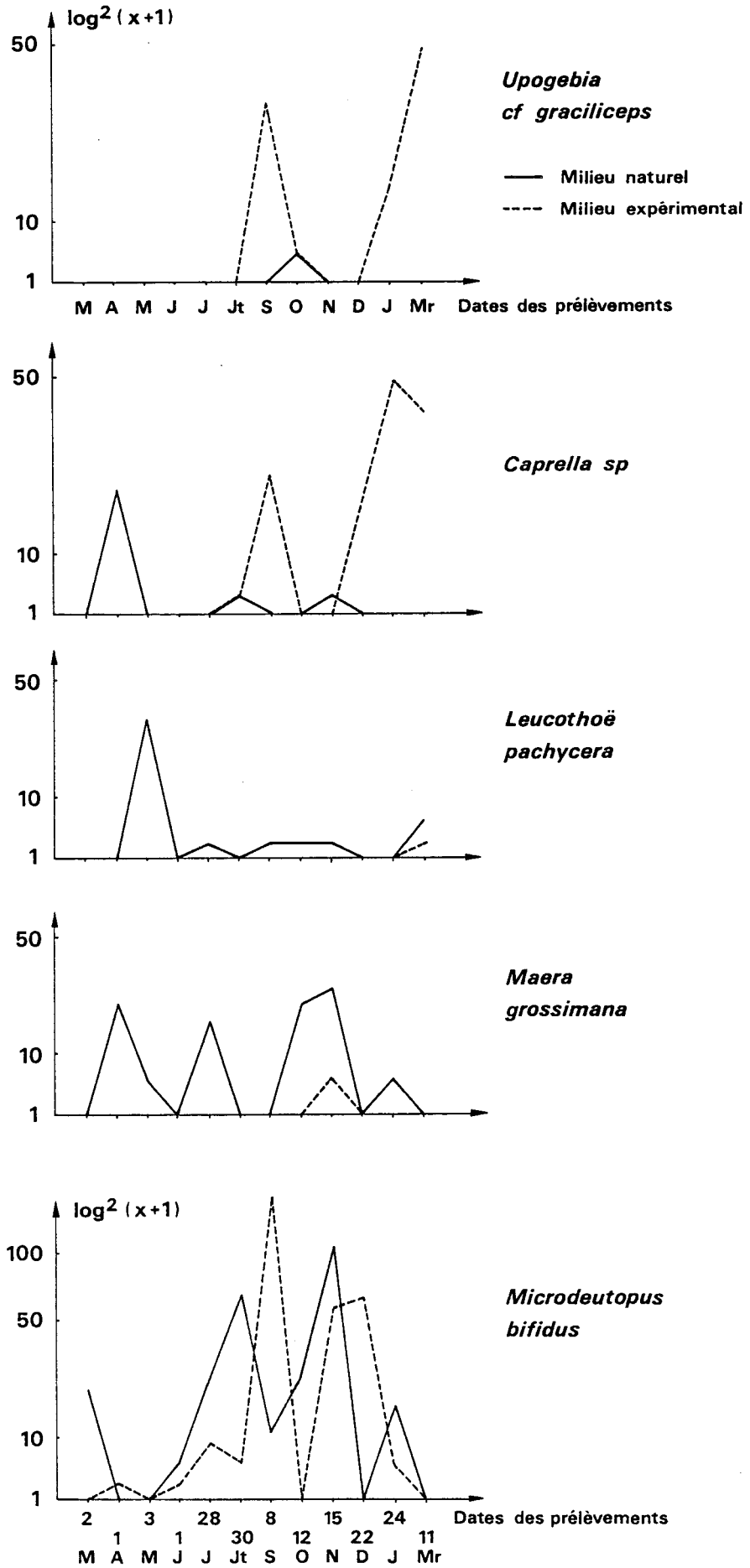


Figure 40. Variations d'abondance des espèces principales de crustacés.

milieu expérimental.

D'autre part, les crustacés *Upogebia* cf *graciliceps* et *Caprella* sp. (Fig. 40) réalisent, dans la deuxième période de l'expérience, quelques colonisations importantes mais ponctuelles du milieu expérimental (essentiellement par migration de juvéniles et d'adultes).

Leucothoë pachycera et *Maera grossimana* (Fig. 40) n'ont pratiquement pas colonisé les modules expérimentaux alors qu'ils sont présents toute l'année dans le milieu naturel. L'amphipode *Microdeutopus bifidus* (Fig. 41) est bien représenté dans les deux milieux pendant toute l'expérience ; néanmoins, les densités les plus importantes se situent en été et au début de l'automne.

En ce qui concerne les annélides polychètes, on constate dans la figure 41 que *Cirrophorus* cf. *furcatus* et *Aonides oxycephala* sont représentées dans le milieu naturel pendant toute l'année, tandis qu'elles colonisent tardivement le milieu expérimental : seulement à partir de novembre/décembre 1982 respectivement et avec des faibles densités.

Nereis caudata et *Lumbrinereis latreilli* (Fig. 41) sont très bien représentées dans le milieu naturel. Néanmoins elles colonisent tardivement le milieu expérimental (deuxième semestre de l'expérience : à partir de septembre) avec des abondances toujours inférieures à celles du milieu naturel environnant. Par ailleurs, *Notomastus latericeus* et *Staurocephalus rudolphii* présentent un comportement similaire à celui des espèces précédentes (Fig. 42) ; cependant *N. latericeus* montre une colonisation progressive très importante à partir de décembre 1982, dépassant au début 1983 les valeurs du milieu naturel.

La Terebellide *Polycirrus medusa* est relativement bien représentée dans le milieu naturel ; elle a colonisé après 3 mois d'immersion le milieu expérimental, atteignant des densités importantes dans les modules, ne dépassant toutefois pas les valeurs trouvées en milieu naturel. Enfin *Prionospio malmgreni* (Fig. 42) présente une diminution progressive le long du cycle annuel dans le milieu naturel ; elle colonise le milieu expérimental uniquement en période estivale et au début du printemps 1983, avec des faibles abondances.

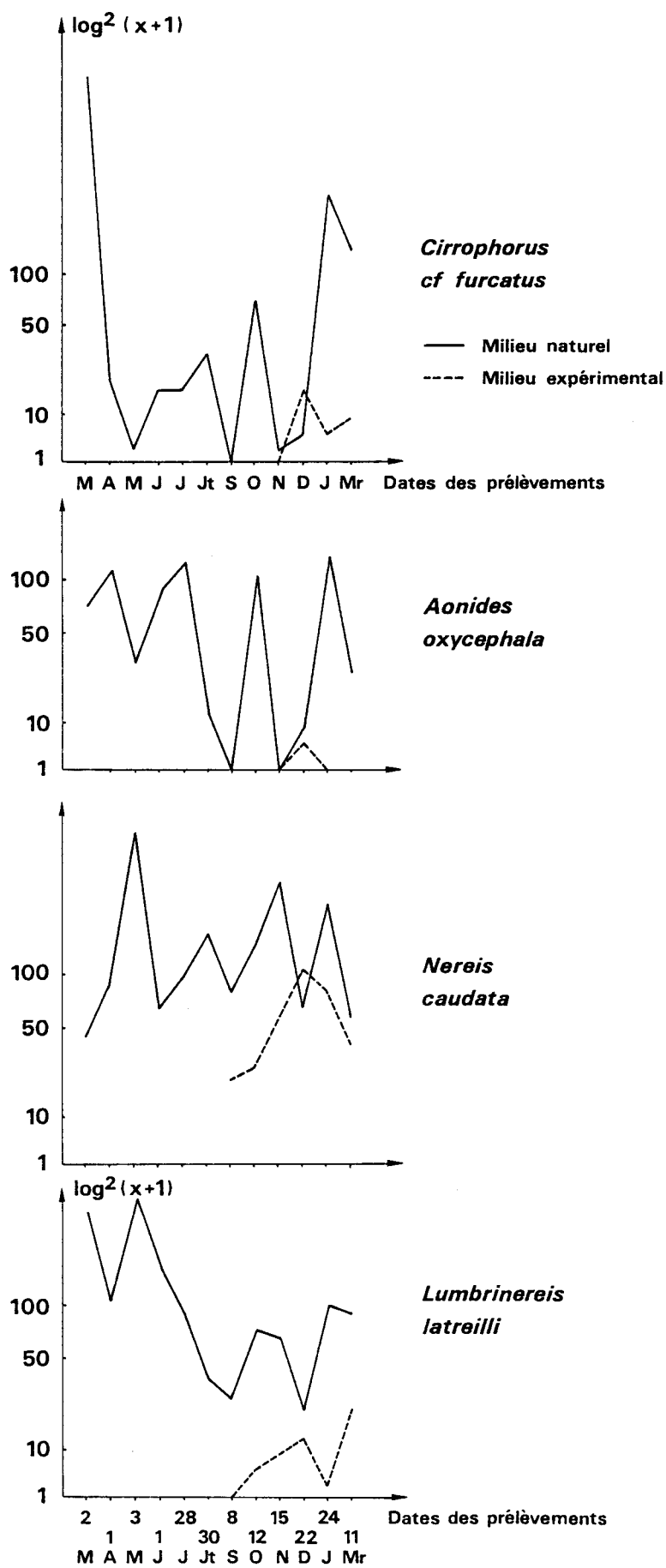


Figure 41, Variations d'abondance des principales espèces de polychètes.

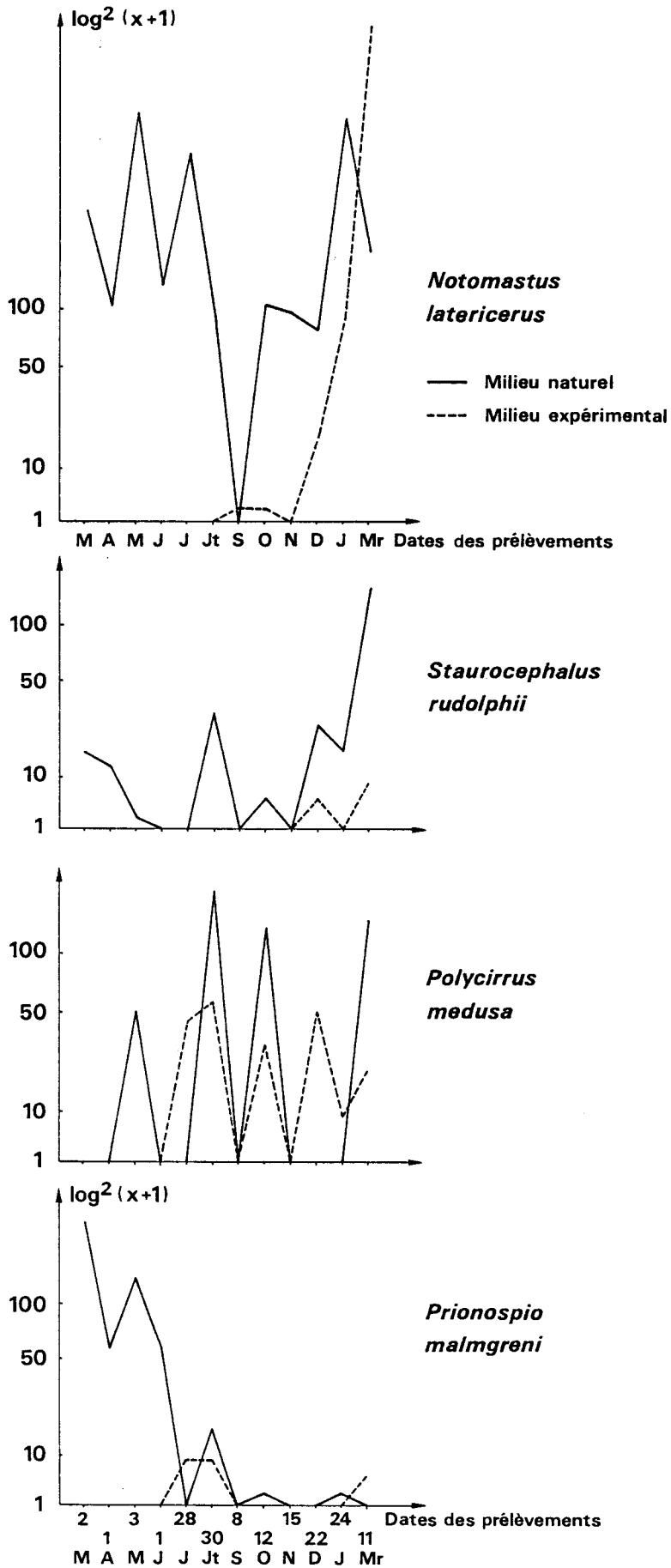


Figure 42. Variations d'abondance des principales espèces de polychètes.

2.3. Processus de colonisation du milieu expérimental

2.3.1. Description de la succession écologique

Le processus de colonisation est décrit à partir des observations faites sur 11 des 12 modules expérimentaux destinés à l'analyse faunistique (un module a été perdu après une période de mauvais temps) pendant un cycle annuel.

La colonisation va dépendre essentiellement du mode de reproduction, de la mobilité des espèces et de la granulométrie du substrat. Bien que les modules soient fixés au fond par des tiges, leur surface est située à environ 8 cm au-dessus du sédiment ; aussi la colonisation du substrat expérimental par des espèces, ne pouvant se déplacer qu'à la surface ou dans les sédiments, n'est guère envisageable. La colonisation est certainement liée à une fixation de larves méroplanctoniques. Cependant pour les espèces présentant une activité natatoire importante, comme les Crustacés et certains Polychètes, la colonisation a pu se faire à partir des migrations actives d'adultes ou de juvéniles.

On peut donc supposer qu'il existe un recrutement d'une part à partir de larves méroplanctoniques, d'autre part à partir d'organismes adultes qui s'installent dans les modules, y trouvant des conditions favorables. L'hydrodynamisme peut en outre jouer un rôle important en déplaçant certaines espèces à mobilité réduite.

Le processus de colonisation d'un sédiment préalablement dépeuplé peut être décrit comme suit :

Les **Crustacés** (surtout adultes) sont les premiers à coloniser les modules expérimentaux, et particulièrement les Amphipodes suivants : *Gammarus aequicauda*, *Microdeutopus bifidus* et *Corophium runcicorne*.

Ils sont relayés par les **Polychètes**, les premières apparaissant étant *Polycirrus medusa*, *Stylarioides eruca*, *Lumbrinereis latreilli*, *Mercierella enigmatica* et *Syllis hyalina*. Ce groupe commence à se diversifier à partir du cinquième mois (juin 1982) avec un maximum d'espèces en décembre (22 espèces) et un autre en mars (18 espèces), ce dernier mois montrant en même temps un maximum d'effectif : 184 individus (Fig. 33).

Les **Mollusques** sont les derniers à coloniser les modules. Les premières espèces apparaissent à partir de juillet 1982 : *Abra alba*,

Corbula gibba et *Venerupis aurea*. Les deux premières espèces de Bivalves citées sont connues pour leur fécondité élevée, qui est certainement à l'origine de leur présence constante.

Le sédiment dépeuplé est probablement peu attractif, dans les semaines qui suivent son immersion, à cause des teneurs encore élevées de certains polluants. Cela peut être à l'origine de la colonisation retardée des Mollusques.

Sur le plan bionomique :

(1) Le processus de recolonisation s'opère globalement à partir d'espèces présentes dans le milieu naturel, dont l'abondance est conditionnée par les facteurs du milieu. On sait en effet (STORA, 1982) que le taux initial de polluants, la saison, la température, l'hydrodynamisme et autres facteurs peuvent influencer ou empêcher les organismes colonisateurs de s'installer dans le milieu expérimental.

(2) Le processus de recolonisation se développe aussi grâce à la présence d'un grand nombre d'espèces opportunistes qui, profitant du changement des conditions de milieu, occuperont les nouvelles niches vacantes favorables. C'est le cas des Amphipodes *Microdeutopus bifidus* et *Caprella* sp. et des Polychètes *Polycirrus medusa*, *Notomastus latericeus*, *Tharyx* sp., *Capitella capitata* et *Nereis caudata*. Ces derniers ont colonisé le milieu expérimental surtout à partir du cinquième mois (juillet), donc pas très rapidement ; mais une fois établis dans les modules ils augmentent leur effectif avec rapidité (Tableau 22, Fig. 33). On constate à partir de novembre la présence d'adultes sexuellement mûrs, dont les téguments sont distendus par une quantité importante d'oeufs (*Capitella capitata*, *Polycirrus medusa* et *Tharyx* sp.). Cette observation est importante d'un point de vue méthodologie, car elle montre que les conditions trophiques ne sont pas mauvaises dans les modules expérimentaux.

(3) Le processus de recolonisation se poursuit en se complexant : les premières espèces installées (pionnières) préparent le sédiment pour d'autres espèces qui ont besoin d'une certaine élaboration du substrat. On observe donc une succession écologique, avec une richesse spécifique en augmentation progressive jusqu'à atteindre les valeurs du milieu naturel environnant (Fig. 36). Cette richesse spécifique augmente considérablement à partir du quatrième mois (juin), passant de 6 à 19 espèces. Comme on le sait (MASSE et GUERIN, 1976) c'est la période

TABLEAU 29: REGIMES ALIMENTAIRES (D'APRES FAUCHALD & JUMARS, 1979)
 DE QUELQUES POLYCHETES RENCONTRES
 N : Milieu naturel (échantillon à la benne)
 E : Milieu expérimental (modules)
 □ : Espèces communes aux deux milieux

| | |
|------------------------------------|---|
| CAPITELLIDAE | |
| □ <u>Notomastus latericeus</u> | Dépositores sélectifs mobiles |
| □ <u>Heteromastus filliformis</u> | " " " |
| □ <u>Capitella capitata</u> | Dépositores non sélectifs |
| CIRRATULIDAE | |
| E <u>Tharyx sp</u> | Dépositores de surface |
| DORVELLEIDAE | |
| N <u>Ophryotrocha puerillis</u> | Herbivores et carnivores facultatifs (variété de petits invertébrés) |
| EUNICIDAE | |
| □ <u>Marphysa sanguinea</u> | Carnivores peuvent aussi de nourrir de détritrus |
| □ <u>Nematonereis unicornis</u> | Carnivores |
| □ <u>Eunice vittata</u> | " |
| FLABELLIGERIDAE | |
| N <u>Flabelligera diplochaitos</u> | Dépositores de surface |
| GLYCERIDAE | |
| □ <u>Glycera convoluta</u> | Carnivores. Présentent des mandibules connectées à une glande, sa sécrétion est toxique pour les petits crustacés (Michel et Kiel, 1975). |
| LUMBRINEREIDAE | |
| □ <u>Lumbrineris latreilli</u> | Carnivores ou nécrophages ; ainsi que dépositores |
| NEREIDAE | |
| □ <u>Nereis caudata</u> | Omnivores, carnivores, peu sélectifs |
| OPHELIA | |
| □ <u>Armandia cirrosa</u> | Dépositores non sélectifs |
| PECTINARIIDAE | |
| □ <u>Pectinaria koreni</u> | Dépositores sélectifs |
| E <u>Pectinaria auricoma</u> | " " |
| PHYLLODOCIDAE | |
| N <u>Phyllodoce mucosa</u> | Carnivores, attrapent leurs proies avec le pharynx musculaire (variété de petits invertébrés). Le cannibalisme est très répandu. |
| N <u>Phyllodoce vitata</u> | |
| POLYONIDAE | |
| □ <u>Harmothoë sp.</u> | Carnivores, se nourrissant de petits crustacés (amphipodes), polychètes, gastéropodes, éponges et échinodermes. |
| SABELLIDAE | |
| E <u>Chone sp.</u> | Herbivores (phytoplancton) Filtreurs (diatomées, dinoflagellés, petits invertébrés incluant des larves) |
| SERPULIDAE | |
| N <u>Pomatoceros triqueter</u> | Filtreurs ou suspensivores |
| SIGALONIDAE | |
| N <u>Sthenelais boa</u> | Carnivores (petits invertébrés). Les larves sont phytoplanctophages, elles deviennent des prédateurs carnivores après la métamorphose au stade nectochète |
| SPIONIDAE | |
| □ <u>Aonides oxycephala</u> | Dépositores de surface |
| □ <u>Prionospio malmgreni</u> | " " |
| □ <u>Spio decoratus</u> | " " |
| □ <u>Prionospio sp.</u> | " " |
| SYLLIDAE | |
| N <u>Syllis gracilis</u> | Se nourrissent de diatomées et détritrus |
| □ <u>Syllis prolifera</u> | " " " |
| □ <u>Syllis hyalina</u> | " " " |
| N <u>Syllis spongicola</u> | " " " |
| TEREBELLIDAE | |
| N <u>Amphitrite variabilis</u> | Filtreurs, ils sont capables d'absorber la matière organique dissoute |
| E <u>Amphitrite cirrata</u> | " " " |
| N <u>Nicolea venustula</u> | " " " |
| □ <u>Pista cristata</u> | " " " |
| E <u>Pista maculata</u> | " " " |
| □ <u>Polycirrus medusa</u> | " " " |

printanière qui est la période de reproduction de plusieurs espèces (*Nereis caudata*, *Capitella capitata*, *Aonides oxycephala*, *Notomastus latericeus*, *Prionospio malmgreni*, *Spio decoratus*, etc).

(4) Pendant le processus de recolonisation, le peuplement s'organise en fonction des compétitions. Les pressions compétitives peuvent déterminer le nombre d'espèces aptes à cohabiter dans le même biotope (PETERSON, 1980).

Dans notre étude nous avons rencontré plusieurs espèces de Polychètes carnivores (*Glycera convoluta*, *Nereis caudata*, *Nematonereis unicornis*, *Eunice vittata* etc. - cf. Tableau 29), et même quelques unes chez qui le cannibalisme est très répandu (*Phyllodoce mucosa* et *Phyllodoce vittata*). Elles peuvent avoir joué un rôle important dans la structuration du peuplement en affectant l'abondance de certains organismes, en particulier des petits crustacés et des polychètes.

2.3.2. Régimes alimentaires de quelques Annélides Polychètes rencontrées au long du processus de recolonisation

Depuis BLEGVAD (1914) les études concernant les habitudes alimentaires de la macrofaune benthique ont été nombreuses. Dès 1957, THORSON et plus récemment RHOADS et YOUNG (1970), PEARSON (1971) et HILY (1983) entre autres, ont utilisé les groupes trophiques pour caractériser les peuplements benthiques (Tableau 30). Les critères de classement d'une espèce dans un groupe trophique donné ont trait autant aux caractéristiques de l'espèce elle-même : morphologie des organes collecteurs de nourriture : nature, origine et position par rapport à l'interface eau-sédiment.

FAUCHALD et JUMARS (1979) ont effectué une synthèse approfondie des régimes alimentaires des grandes familles des Annélides Polychètes, groupe zoologique dominant dans notre étude. Nous nous sommes inspirés de ce travail pour classer nos espèces par groupes trophiques (Tableau 29).

Dans nos deux milieux (naturel : benne et expérimental : modules) les dépositivores (deposit-feeders) sont les plus abondants, ce qui semble logique puisqu'il s'agit d'un sédiment vaseux riche en matière organique. Les détritiques sont une source importante de nourriture, par leurs deux fractions : le carbone organique (généralement sous la forme de

carbohydrates) et les micro-organismes associés. La prépondérance des dépositives est généralement une constante des peuplements benthiques des eaux côtières et lagunaires placées sous l'influence d'apports sédimentaires continentaux (PEARSON, 1971 ; ROSENBERG, 1973 *in* BACHELET, 1981). Cette catégorie trophique utilise les bactéries comme une source importante de nourriture. En plus, ils "retravaillent" les sédiments et produisent de grandes quantités de pelotes fécales. Comme l'affirment RHOADS et YOUNG (1970) dans leur théorie du "trophic - group amensalism", la bioturbation effectuée par les dépositives peut inhiber l'installation et le développement des suspensives car ces derniers présentent des problèmes de saturation de leurs structures branchiales.

Tableau 30 : Catégories trophiques de la macrofaune

| Groupe trophique | Manière de se nourrir | Nourriture | Taxa |
|------------------|--|---|--|
| Dépositives | Broutage et prise des particules sédimentaires, sélection de la nourriture dans l'intestin | Détritus et petits organismes habitant les sédiments anoxiques et oxiques | Annélides Décapodes Gastéropodes |
| Suspensives | Filtrent l'eau, faible mobilité | Détritus, bactéries phyto et zooplancton | Bivalves Décapodes Polychètes |
| Carnivores | Attendent et attaquent ou poursuivent les proies sur et à l'intérieur des sédiments | Autres organismes de la macrofauna et la méiofauna | Nemertes Polychètes Gastéropodes |

On constate que la majorité des espèces rencontrées dans notre suivi, sont des dépositives, profitant du film superficiel chargé de matière organique et des fortes biomasses bactériennes associées soit, aux débris organiques, soit aux fécès et pseudofécès de leurs propres populations.

Néanmoins quelques suspensives ont été observés dans le milieu

naturel. Quelques Sabellidae et deux Serpulidés de l'espèce *Pomatoceros triqueter* étaient probablement fixés sur des débris coquilliers, en milieu naturel. Quelques espèces de Terebellidae ont également été observées : *Amphitrite cirrata*, *Pista cristata*, *Pista maculata*, *Polycirrus medusa*, *Nicolea venustula*, cette dernière, particulièrement abondante, se trouvant uniquement en milieu naturel. *Pista cristata* et *Polycirrus medusa* se trouvent bien représentées dans les deux milieux. La présence de plusieurs espèces de Terebellidés peut être en relation avec le fait qu'ils sont capables d'absorber la matière organique dissoute (ERNST et GOERKE, 1969 ; SOUTHWARD et SOUTHWARD, 1972 in FAUCHALD et JUMARS, 1979).

Parmi les déposivores de sub-surface tubicoles, on trouve *Pectinaria Koreni*, *Pectinaria auricoma* et *Clymene lumbricoides*, cette dernière espèce apparaissant seulement en milieu naturel.

En ce qui concerne les déposivores de surface, libres ou présentant des terriers temporaires, on trouve : *Capitella capitata*, *Notomastus latericerus*, *Prinospio malmgreni*, *Heteromastus filiformis*, *Spio decoratus*, *Aonides oxyrephala*, *Flabelligera diplochaitos* et *Armandia cirrosa*. Tous, sauf *F. diplochaitos* sont présents dans les deux milieux.

Le Polychète *Ophyotrocha puerilis*, uniquement présent en milieu naturel, en novembre, est herbivore et carnivore facultatif.

La famille des Eunicidae représentée par *Marphysa sanguinea*, *Nematonereis unicornis* et *Eunice vittata* est essentiellement carnivore. Le genre *Marphysa* comporte cependant des espèces herbivores et même détritivores (DAY, 1967 in FAUCHALD et JUMARS, 1979). *Glycera convoluta*, présente dans les deux milieux est carnivore ; elle présente des mandibules connectées à une glande secrétant une substance toxique pour les petits Crustacés (MICHEL et ROBIN, 1972 ; MICHEL et KIEL, 1975).

Lumbrinereis latreilli, abondamment représentée tant en milieu naturel que dans les modules, présente un régime carnivore, déposivore ou même nécrophage. Ce régime varié permet à cette espèce un large répartition écologique.

L'espèce indicatrice de pollution *Nereis caudata*, présente dans les deux milieux, fait partie des carnivores vagiles. Il faut signaler que plusieurs espèces de la Famille Nereidae sont capables d'absorber directement la matière organique dissoute (STEPHENS, 1975, in FAUCHALD et JUMARS, 1979), ce qui expliquerait peut-être leur présence et leur

abondance.

Les espèces *Phyllodoce mucosa*, *Phyllodoce vittata* (milieu naturel) et *Phyllodoce sp.* (milieu expérimental) sont des prédateurs carnivores ; les proies consommées sont essentiellement de petits invertébrés. Le cannibalisme est très répandu dans cette famille de Polychètes.

Cités comme appartenant aux Polynoidae, les espèces du genre *Harmathoë* sont considérés comme carnivores (petits Crustacés, Gastéropodes et Polychètes).

Uniquement présente en milieu naturel, les larves de *Sthenelais boa* possèdent un régime phytoplanctonique, tandis que les adultes sont carnivores.

En conclusion, on ne note pratiquement aucune différence de structure trophique entre le milieu expérimental et le milieu naturel avec dans l'un et l'autre une nette dominance des déposivores au sens large et, à un degré moindre, des carnivores. Ceci peut s'expliquer par le fait que le second milieu est également assez pollué et qu'en outre, il présente une granulométrie correspondant aux exigences du peuplement SVMC.

2.3.3. Quelques interprétations possibles des caractéristiques de nos successions

a) Déterminisme de l'installation des premières espèces

McCALL (1977) affirme que la capacité de discrimination des différentes caractéristiques du substrat est particulièrement bien développée chez les larves de polychètes sédentaires à l'état adulte, et relativement peu développé chez les Polychètes errantes. Les modules expérimentaux abritent plusieurs espèces de Polychètes sédentaires, dont les mieux représentées sont *Aonides oxycephala*, *Prionospio malmgreni*, *Notomastus latericeus*, *Pista cristata* et *Heteromastus filiformis*.

Comme mentionné en 1ère partie, le choix du site d'installation par les invertébrés benthiques dépend de certaines caractéristiques physicochimiques et biologiques, parmi lesquelles l'effet synergique des polluants. La pollution par les métaux lourds (Pb, Cd, Cu, Zn) amène des perturbations du métabolisme (YOUNES, 1978 ; in PINTA et GHIDALIA, 1978 : voir 1ère partie), qui probablement expliquent en partie la phase de "latence" du processus de recolonisation.

D'autre part, la mortalité du peuplement préexistant a pu entraîner une certaine forme d'autopollution, retardant la recolonisation par un apport plus ou moins important de matière organique.

Par la suite, le fait que les modules soient des microbiotopes vierges va attirer un flux d'organismes pionniers. Nous avons constaté (tableau 22, figures 37 à 43) une augmentation progressive de l'effectif des organismes colonisateurs jusqu'à la fin de l'expérience (sauf en novembre, probablement à cause de la tempête qui a peut être déséquilibré le jeune peuplement en cours d'évolution).

En outre, les macroinvertébrés déjà établis peuvent aussi affecter directement la colonisation des autres organismes, par allelopathie et prédation et indirectement à travers l'altération des propriétés physiques du sédiment et de son contenu trophique.

YOUNG et RHOADS (1970) constatent que les déposivores inhibent les suspensivores dans des sédiments vaseux et développent l'hypothèse de l'amensalisme du groupe trophique pour expliquer l'absence de suspensivores dans des sédiments argileux (l'instabilité physique du milieu limite fortement l'installation des larves des suspensivores).

Dans notre étude on a pu constater les faibles abondances de suspensivores dans un milieu envasé, où prédominent les déposivores.

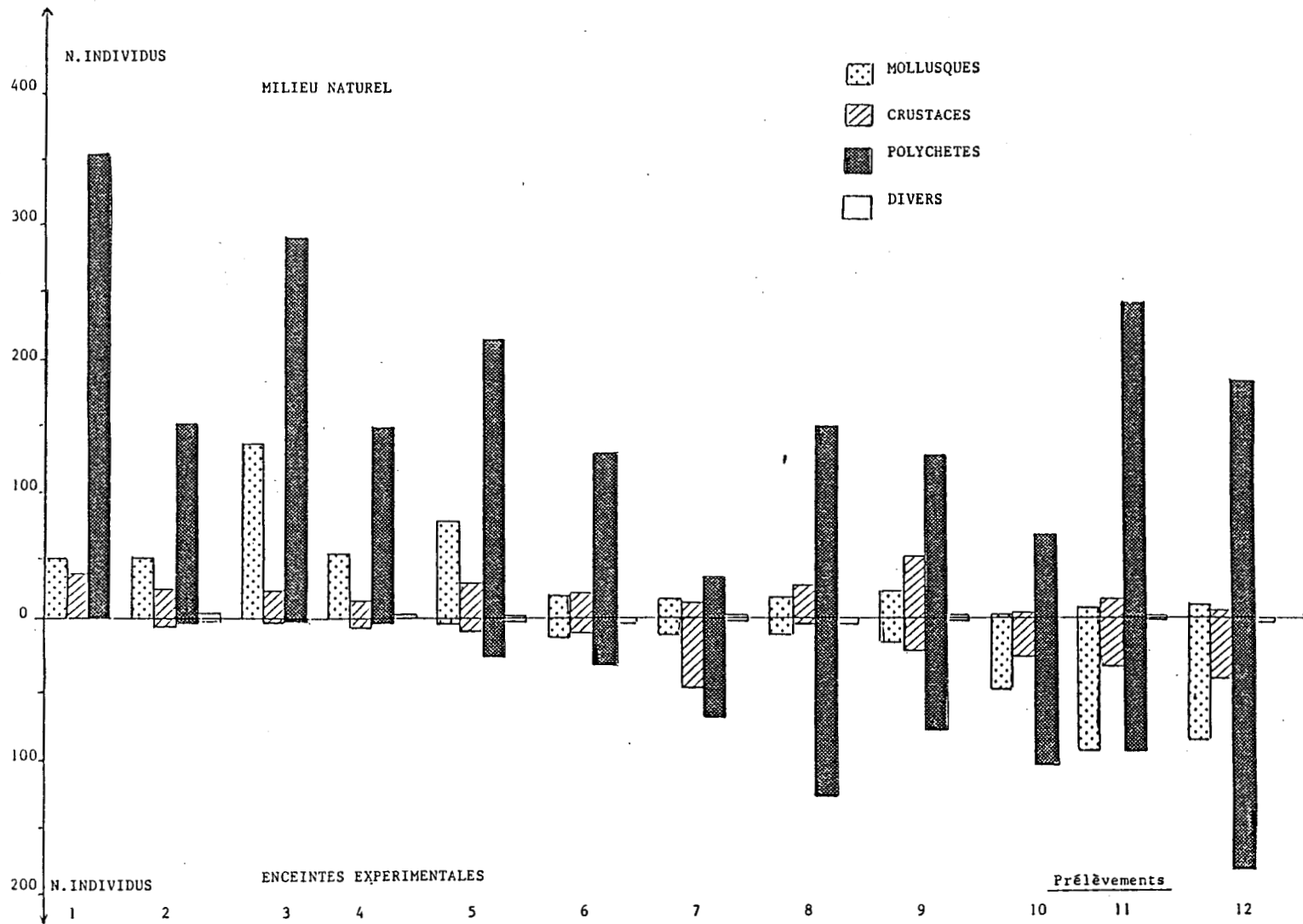


Fig. 43 : Evolution annuelle de l'effectif des principaux groupes zoologiques.

(b) Modifications du sédiment au cours de la succession écologique

Les modifications subies par le sédiment pendant la succession sont importantes à considérer car elles peuvent accélérer ou retarder la succession. Certaines espèces (endofaune, épifaune, démersaux) brassent les sédiments pendant qu'elles se nourrissent ou construisent des terriers et galeries : c'est la bioturbation (voir chapitre 2, 1ère partie). Celle-ci va augmenter la profondeur de pénétration de l'oxygène. Ainsi PRATT et O'CONNOR (1973) signalent que la profondeur de pénétration de l'oxygène est en moyenne de 1 à 2 mm dans une vase dépourvue d'organismes fouisseurs, tandis qu'elle atteint jusqu'à 20 cm dans une vase en contenant (ALLER, 1980).

L'oxydation des sédiments réduits fait monter le potentiel d'oxydo-réduction et favorise le mélange de matière organique dans les couches sédimentaires superficielles où la minéralisation a lieu, permettant ainsi l'installation de nouvelles espèces pendant la recolonisation. Par ailleurs, en oxydant et fertilisant les sédiments au voisinage de leurs galeries, elles attirent des densités importantes de méiofaune qui peuvent être une source non négligeable de nourriture, favorisant la fixation et développement de nouveaux arrivants.

Les sédiments réduits remontés en surface par la bioturbation peuvent aussi relarguer divers polluants et nutriments dans l'eau surnageante, en particulier métaux lourds, ammonium et nitrates (REISE, 1985). Par exemple l'Amphipode *Corophium volutator* est très efficace pour irriguer et produire une importante oxygénation des sédiments autour de sa galerie, rendant possible une nitrification intense et un relargage d'azote sous forme de nitrates et d'ammonium. En outre, le relargage de phosphates est favorisé par des périodes anoxiques intermittentes dans les tubes et galeries (HYLLEBERG et HENRIKSEN, 1980).

Certains organismes (Amphipodes et Polychètes tubicoles) consolident les sédiments par stimulation des films microbiens et construction des tubes, réduisant ainsi leur érosion. En revanche d'autres (Bivalves et Polychètes dépositives) ont un effet destabilisateur par l'éjection de sédiment à quelques centimètres au-dessus d'eux pendant qu'ils se nourrissent (RHOADS, 1963) et par la production de grandes quantités de pelotes fécales.

Enfin, MARCUS (1984) et MARCUS et SCHMIDT-GENGENBACH (1986) montrent

que les oeufs survivent à l'ingestion et à la perturbation produites par la bioturbation. En conséquence, les espèces se nourrissant à quelques millimètres ou centimètres de la surface sédimentaire, mais déposant leur pelotes fécales et pseudofécès à l'interface eau-sédiment, peuvent jouer des rôles-clés dans le recrutement des espèces planctoniques.

c) La bioturbation et la succession écologique

Les premiers colonisateurs (espèces pionnières et opportunistes) ont tendance à se nourrir de particules en suspension à l'interface eau-sédiment ou de particules récemment sédimentées. Ils habitent fréquemment près de la surface à cause des conditions anoxiques à plus grande profondeur (Eh d'environ - 100 à - 200 mV), et sont donc plus accessibles aux prédateurs.

Les Polychètes pionnières peuvent constituer des agrégations denses de tubes, modifiant les flux à l'interface eau-sédiment. Ces tubes sont relativement superficiels ; en conséquence, le pompage d'eau affecte seulement les propriétés géochimiques d'une couche fine de sédiment. En revanche, parmi les colonisateurs des étapes plus avancées de la succession, on a typiquement des carnivores et des dépositivores de surface et sub-surface qui, en creusant des galeries et pompant de l'eau de mer, modifient les conditions physico-chimiques des sédiments jusqu'à une profondeur considérable (jusqu'à 20 cm).

Il est difficile de prévoir si la présence d'espèces pionnières ou d'espèces caractéristiques de phases plus avancées de la succession, va stabiliser, ou au contraire déstabiliser la surface des sédiments. La texture, la cohésion, et le poids spécifique de ceux-ci sont largement déterminés par les activités des organismes benthiques (RHOADS et al., 1978a ; THAGON et al., 1978 ; GRANT et al., 1982). RHOADS et BOYER (1985) affirment que même avec de faibles densités d'espèces pionnières, la couche superficielle peut être déstabilisée. Des densités très élevées apparaissant rapidement peuvent, au contraire, augmenter la stabilité des sédiments en surface par stimulation des films microbiens et construction des tubes. Enfin, les espèces des étapes les plus avancées de la succession ont tendance à déstabiliser et favoriser l'érosion des sédiments, car leur activité mobilise les sédiments, et leur façon de se nourrir peut diminuer les populations microbiennes : la surface de sédiments devient plus fluide, moins compacte, et donc facile à

perturber.

Les modifications de l'état d'oxydation du sédiment en fonction de la recolonisation (établissement d'une faune benthique) changent aussi la dynamique de nutriments, comme mentionné précédemment. En ce qui concerne l'azote, l'augmentation de l'oxydation favorise le changement d'une phase dominée par l'ammonium vers une dominée par les nitrates (ALLER, 1980). Ceci semble contradictoire avec les phénomènes observés dans le milieu terrestre lors de la succession (VITOUSEK et al., 1982).

Dans certains cas, la fragilité des assemblages benthiques caractéristiques des derniers stades de la succession écologique est due essentiellement aux espèces caractéristiques de ces stades qui (1) ont tendance à modifier de manière importante leur environnement, (2) sont plus vulnérables, donc généralement plus sensibles à de nouveaux stress.

Enfin, la succession se présente rarement comme un processus ordonné de remplacement d'un groupe d'espèces par un autre de façon prédéterminée. On observe plutôt que les assemblages d'espèces peuvent basculer d'un état à un autre en fonction de la compétition et de la prédation entre les espèces présentes, ainsi que de facteurs mesologiques tels que l'abondance de nutriments et la bioturbation.

d) La compétition et la succession écologique

On constate que certaines espèces opportunistes (*Capitella capitata*, *Polydora* sp., *Pygospio* sp., etc) sont remplacées au cours de la succession par des espèces compétitivement supérieures (de plus grande taille, habitant plus profondément donc moins accessibles aux prédateurs, à taux de reproduction moins élevé mais ayant des oeufs de plus grande taille et des larves lecitotrophiques à meilleurs taux d'assimilation, etc).

La compétition peut avoir lieu quand une ressource est partagée, mais elle se fera sentir uniquement quand et où la quantité de celle-ci est insuffisante pour les besoins de tous les consommateurs concernés : le partage des ressources constitue donc une condition nécessaire mais non suffisante pour que la compétition ait lieu.

La compétition entre deux espèces pour une ressource commune peut disparaître quand, accidentellement ou par l'activité d'une des espèces, le milieu est devenu inadéquat pour l'autre.

Finalement les résultats de la compétition peuvent être divers.

Tantôt une espèce initiale modifie le milieu, puis est éliminée par une autre espèce devenue plus compétitive : la compétition favorise alors la succession. Tantôt au contraire la première espèce inhibe l'arrivée des suivantes, et la succession est retardée.

2.4. Recherche des structures globales des deux biocoenoses par Analyse Multivariée

2.4.1. Mesures de ressemblance entre peuplements du Milieu Naturel et du Milieu Expérimental : Coefficients de Sanders, Sørensen et Ochiai.

2.4.1.1. Evolution dans le temps de la ressemblance entre les deux peuplements.

La biocoenose extérieure et celle des modules, relevées aux mêmes dates, ont été comparées entre elles par application des coefficients de similitude (voir chapitre 8.3.2., 2ème Partie) entre les deux relevés, date par date. La similitude évolue au cours du temps entre mars 82 et mars 83, comme le montrent les graphiques (Figures 44 à 47), qui résument les variations de proportions d'espèces communes aux deux milieux, données au tableau 31.

On peut s'attendre à ce que le coefficient de Sanders, calculé sur deux peuplements très différents qualitativement, présentant en commun quelques espèces mais à forte dominance, donnera une affinité élevée. En revanche, les coefficients de Sørensen et d'Ochiai mettant sur le même plan des espèces représentées par des fortes ou des faibles dominances, donneront des similitudes plus faibles car basées sur la présence ou l'absence des espèces. L'emploi des trois indices, à propriétés complémentaires, nous donnera une meilleure image qu'un seul d'entre eux. Toutefois, les figures 44 à 47 montrent que les trois coefficients suivent une évolution grossièrement parallèle. L'évolution des indices de Sørensen et Ochiai, tous deux qualitatifs, est même presque identique : les deux indices sont donc redondants.

La figure 44 donne l'évolution des similitudes entre les deux peuplements pour l'ensemble des groupes zoologiques. On constate un maximum en juillet pour les trois coefficients. Si on examine les tableaux faunistiques 21 et 22 (chapitre 2.1) on se rend compte qu'en juillet on a 24 espèces en milieu expérimental, 30 en milieu naturel,

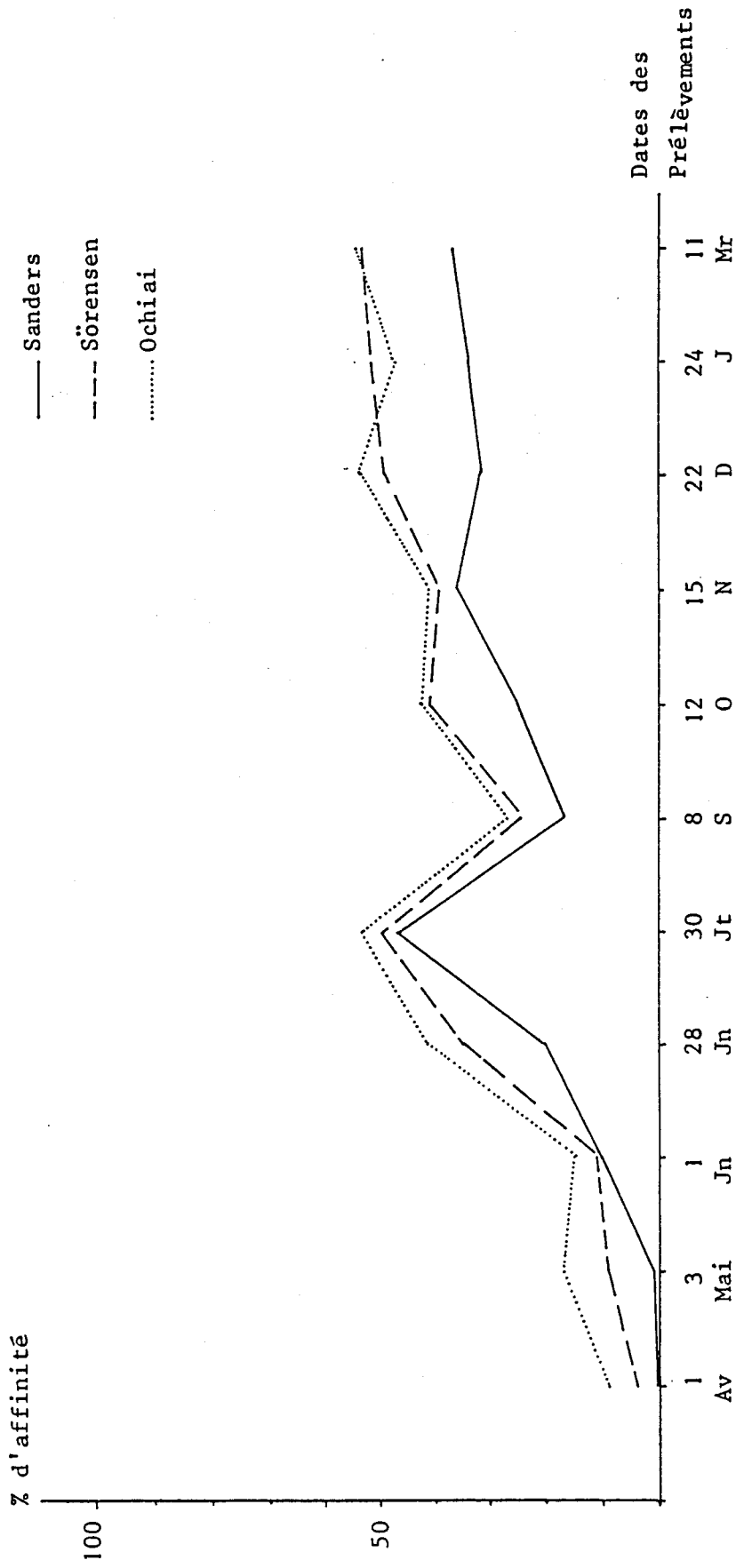


Fig. 44. Evolution de l'affinité des peuplements (tous groupes compris) des modules expérimentaux et du milieu naturel.

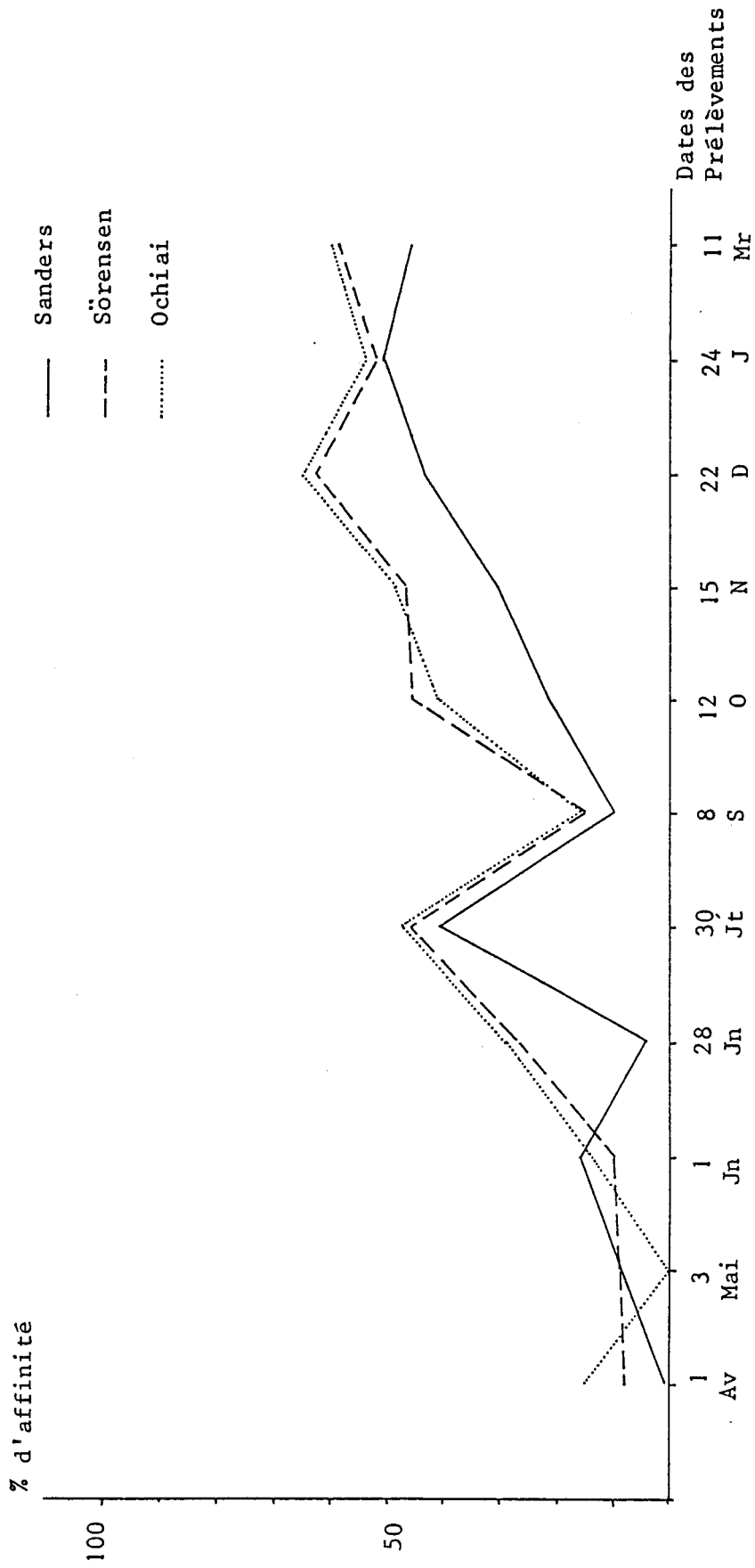


Fig. 45 : Evolution annuelle des coefficients d'affinité des Annélides Polychètes.

avec 13 espèces communes.

Au début de l'expérience les similitudes sont faibles ; elles augmentent progressivement jusqu'en juillet et retombent en septembre. A cette date, l'effectif du milieu naturel diminue sensiblement, passant de 182 à 60 individus, alors que le milieu expérimental passe de 56 à 130 individus. La tempête de septembre expliquerait cette situation en milieu naturel ; comme mentionné précédemment, les parois des modules ont pu exercer un effet protecteur. Cette différence expliquerait le faible degré d'affinité des deux peuplements en septembre (voir tableau 31).

L'examen du tableau 32 permet de constater qu'en été, la température de l'eau monte jusqu'à 25,2°C, entraînant une diminution importante de la concentration en oxygène dissous. Ce phénomène estival peut avoir également une répercussion sur la dynamique des peuplements étudiés.

Tableau 31: Espèces propres et communes aux deux milieux étudiés :
naturel et expérimental

| | NOMBRE D'ESPECES PROPRES AU | | Espèces communes |
|----------|-----------------------------|---------------------|------------------|
| | Milieu Naturel | Milieu Expérimental | |
| 2.03.82 | - | * | - |
| 1.04.82 | 42 | 4 | 1 |
| 3.05.82 | 40 | 2 | 2 |
| 1.06.82 | 28 | 6 | 2 |
| 28.06.82 | 34 | 8 | 11 |
| 30.07.82 | 17 | 11 | 13 |
| 8.09.82 | 10 | 13 | 5 |
| 12.10.82 | 23 | 12 | 12 |
| 15.11.82 | 26 | 11 | 11 |
| 22.12.82 | 5 | 26 | 14 |
| 24.01.83 | 18 | 11 | 13 |
| 11.03.83 | 12 | 20 | 18 |

* Immersion des modules expérimentaux

Pour les Annélides Polychètes (Fig. 45), groupe prédominant, le pourcentage d'affinité augmente avec le temps, mise à part la chute de septembre. L'affinité maximale a lieu en décembre pour les coefficients d'Ochiai et Sørensen (65 et 62%) et en janvier pour Sanders (51%).

Les Crustacés (Fig. 46) sont trop peu nombreux en avril pour pouvoir calculer des coefficients d'affinité. Les trois coefficients atteignent un maximum en juin (60 à 70%) puis diminuent jusqu'à la fin de l'expérience, sauf le coefficient de Sanders qui montre un second maximum

TABLEAU 32 : PARAMETRES CLIMATIQUES ET HYDROLOGIQUES DE LA BAIE DU LAZARET A TOULON
(5° 54' 31" / 43° 5' 23")

| DATE | 7.6.82 | 14.6.82 | 21.6.82 | 29.6.82 | 5.7.82 | 12.7.82 | 19.7.82 | 26.7.82 | 2.8.82 | 9.8.82 | 17.8.82 | 24.8.82 | 1.9.82 | 6.9.82 | 13.9.82 | 20.9.82 | 27.9.82 |
|----------------------------|--------|------------|--------------|--------------|--------|---------|--------------|--------------|--------|--------|---------|---------|--------|------------|---------|-------------|--------------|
| DIRECTION ET FORCE DU VENT | Néant | Ouest Fort | Ouest Faible | Ouest Faible | Nul | Nul | Ouest Faible | Ouest Faible | Nul | Néant | Néant | Néant | Nul | Ouest Fort | Nul | Est Modérée | Ouest Faible |
| TEMP. °C AIR | 22° | 19° | 23° | 24° | 26° | 26° | 26° | 25° | 25° | 22° | 24° | 22° | 21° | 23° | 23° | 22° | 22° |
| TEMP. °C EAU | 22° | 19° | 21° | 19° | 23° | 26° | 27° | 20° | 24° | 21° | 24° | 22° | 21° | 23° | 23° | 23° | 23° |
| HEURE | 9h05 | 9h20 | 9h10 | 9h15 | 9h25 | 9h20 | 9h10 | 9h15 | 9h10 | 8h25 | 8h30 | 8h40 | 8h35 | 8h20 | 8h30 | 8h30 | 8h40 |

| | 23-3-82 | 5-4-82 | 15-7-82 | 2-3-83 |
|-----------------------|-------------|--------|----------|----------|
| Temp. °C (50 cm prof) | 12° | 13° | 25,2° | 10,5° |
| Salinité ‰ | 38,6 | 38,0 | 38,9 | — |
| Oxygène | 109%/satur. | 8 mg/l | 6,6 mg/l | 9,0 mg/l |
| pH | 7,9 | 7,95 | 7,95 | 8,0 |

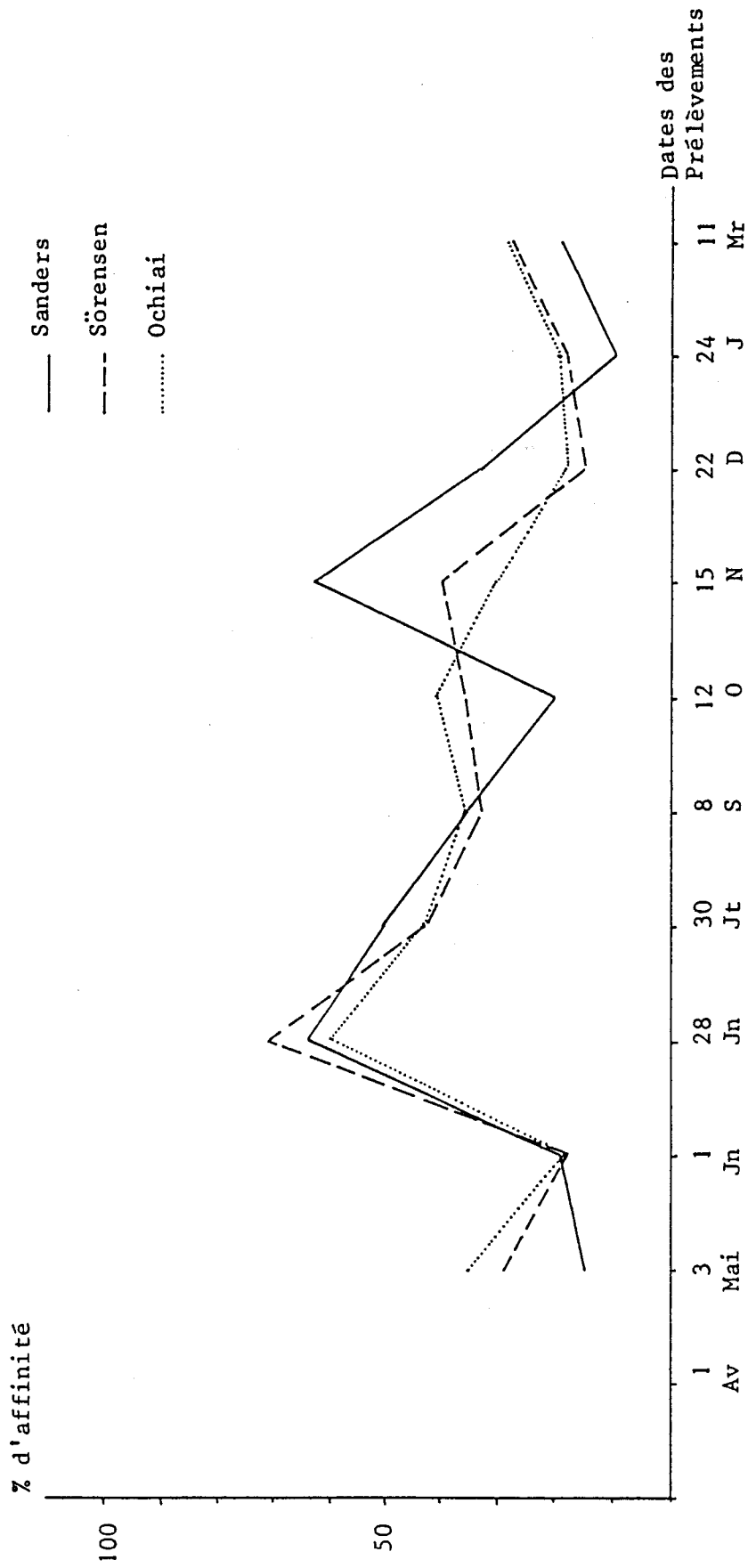


Fig. 46 : Evolution annuelle des coefficients d'affinité des Crustacés.

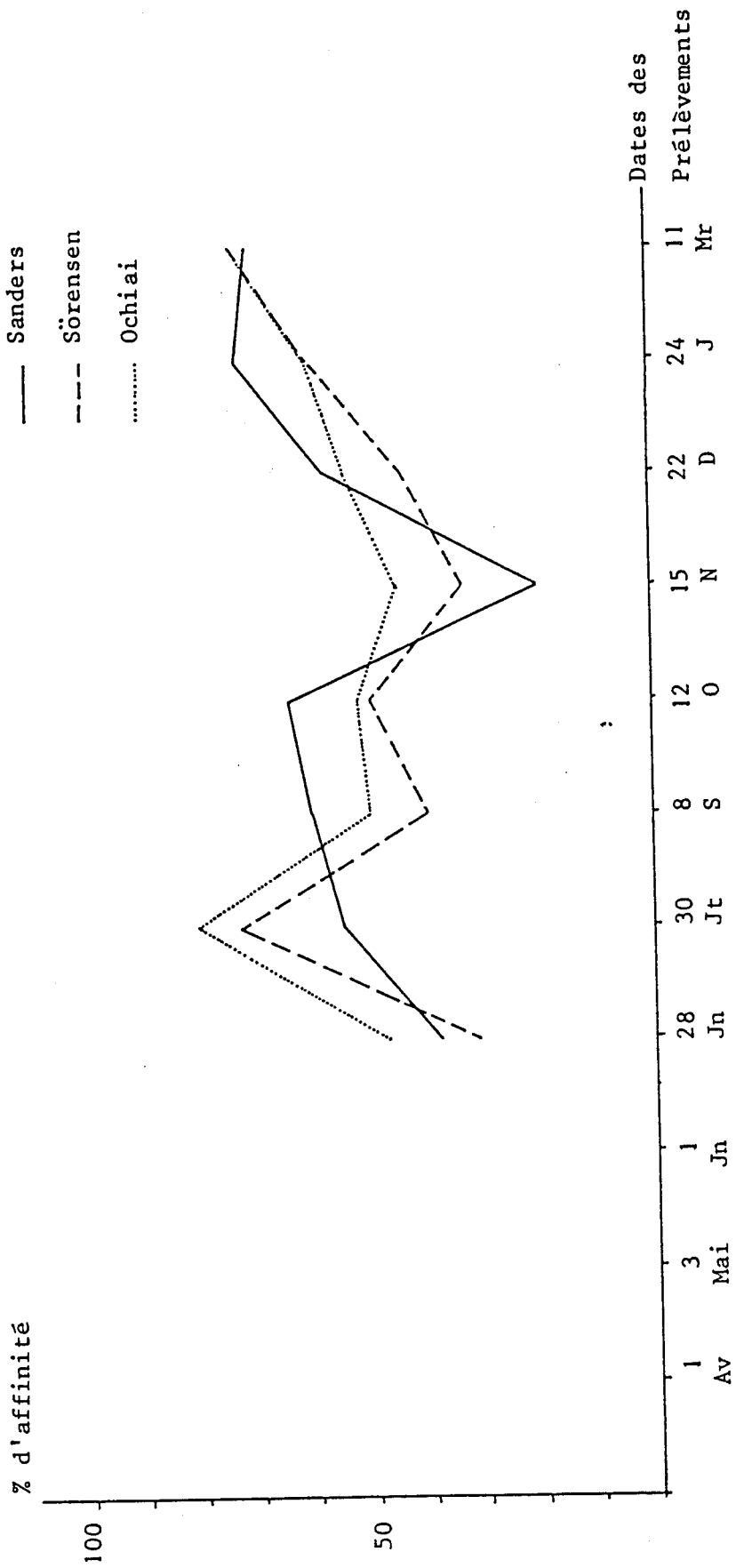


Fig. 47 : Evolution annuelle des coefficients d'affinité des Mollusques.

en novembre (similitude restreinte aux dominances).

Dans le cas des Mollusques (Fig. 47) les coefficients n'existent qu'à partir de juin puis leur évolution est assez chaotique et disparate d'une métrique à l'autre. Le seul point commun est une chute de la similarité en novembre.

2.4.1.2. Ressemblance globale entre les deux peuplements , espèce par espèce

Les calculs précédents ont permis de comparer date par date les deux peuplements sur la base de leur composition en espèces. Une variante du coefficient de Sørensen (LEGENDRE et LEGENDRE, 1979) permet de comparer les deux séries dans leur ensemble, espèce par espèce. Ce coefficient a la forme :

$$S = \frac{2 a}{2 a + b + c} \times 100$$

a = Nombre de prélèvements où on a trouvé une espèce simultanément aux deux milieux

b = Nombre de prélèvements où une espèce a été présente en milieu expérimental (modules)

c = Nombre de prélèvements où une espèce a été présente en milieu naturel (benne)

Les résultats sont donnés au tableau 33. On repère les espèces les plus communes aux deux milieux par la valeur élevée de leur indice : 62,5 à 84,2% pour *Abra alba*, *Corbula gibba*, *Microdeutopus bifidus*, *Nereis caudata*, *Eunice vittata*, *Lumbrinereis latreilli* et *Notomastus latericereus*.

Certaines espèces au contraire ont un coefficient allant de 28 à 50%, et montrent une préférence marquée soit pour les modules expérimentaux, soit pour le milieu naturel à leur voisinage :

- en milieu naturel les Mollusques *Venerupis aurea*, *Mysella bidentata*, *Cardium exiguum*, les Crustacés *Leucothoë pachycera*, *Maera grossimana*, *Microdeutopus versiculatus*, Les Polychètes *Cirratulidae*, *Staurocephalus rudolphii*, *Aonides oxycephala*, *Cirrophorus cf. furcatus* et *Prionospio malmgreni*.

- en milieu expérimental : les Crustacés *Upogebia cf. graciliceps* et

TABLEAU 33 : CALCUL DU COEFFICIENT DE SÖRENSEN POUR LES ESPECES LES PLUS ABONDANTES

Benne

| | | | |
|------|---|-----|---|
| | | 1 0 | |
| | | a | b |
| Exp. | 1 | | |
| | 0 | | |

a = Présence en milieu naturel et expérimental
 b = Présence en milieu expérimental
 c = Présence en milieu naturel (benne)
 S = Coefficient de Sørensen

MOLLUSQUES

| | |
|---|---|
| 1 | 0 |
| 4 | |

M.bidentata
S=33,33

| | |
|---|---|
| 2 | 2 |
| 5 | |

C.exiguum
S=36,36

| | |
|---|---|
| 2 | 3 |
| 5 | |

V.aurea
S=33,33

| | |
|---|---|
| 7 | 0 |
| 4 | |

A.alba
S=77,78

| | |
|---|---|
| 6 | 0 |
| 4 | |

C.gibba
S=75,00

CRUSTACES

| | |
|---|---|
| 1 | 0 |
| 1 | |

E.punctatus
S=66,67

| | |
|---|---|
| 1 | 2 |
| 1 | |

G.aequicauda
S=40,00

| | |
|---|---|
| 1 | 0 |
| 5 | |

L.pachycera
S=28,57

| | |
|---|---|
| 3 | 2 |
| 5 | |

M.grossimara
S=46,15

| | |
|---|---|
| 7 | 2 |
| 1 | |

M.bifidus
S=82,35

| | |
|---|---|
| 2 | 1 |
| 4 | |

M.versiculatus
S=44,44

| | |
|---|---|
| 4 | 3 |
| 2 | |

P.marina
S=61,54

| | |
|---|---|
| 2 | 5 |
| 0 | |

U.cf.graciliceps
S=44,44

| | |
|---|---|
| 1 | 3 |
| 3 | |

Caprella sp
S=25,00

| | |
|---|---|
| 2 | 5 |
| 2 | |

C.runcicorne
S=36,36

POLYCHETES

| | |
|---|---|
| 1 | 2 |
| 1 | |

S.eruca
S=40,00

| | |
|---|---|
| 1 | 0 |
| 5 | |

Cirratulidae
S=28,57

| | |
|---|---|
| 1 | 2 |
| 0 | |

C.capitata
S=50,00

| | |
|---|---|
| 6 | 0 |
| 5 | |

N.caudata
S=70,59

| | |
|---|---|
| 3 | 1 |
| 4 | |

G.convoluta
S=54,54

| | |
|---|---|
| 2 | 2 |
| 6 | |

E.vittata
S=33,33

| | |
|---|---|
| 7 | 0 |
| 4 | |

L.latreilli
S=77,77

| | |
|---|---|
| 3 | 1 |
| 7 | |

S.rudolphii
S=42,86

| | |
|---|---|
| 3 | 0 |
| 7 | |

A.oxycephala
S=46,15

| | |
|---|---|
| 3 | 0 |
| 7 | |

C.cf.furcatus
S=46,15

| | |
|---|---|
| 3 | 1 |
| 5 | |

P.malmgreni
S=50,00

| | |
|---|---|
| 4 | 1 |
| 3 | |

Spionidae
S=66,66

| | |
|---|---|
| 5 | 3 |
| 2 | |

P.medusa
S=66,66

| | |
|---|---|
| 1 | 3 |
| 2 | |

A.cirroza
S=28,57

| | |
|---|---|
| 5 | 1 |
| 5 | |

N.latericerus
S=62,50

Corophium runcicorne ; ainsi que les Polychètes : *Capitella capitata*, *Stylarioides eruca* et *Armandia cirrosa*.

Le Polychète *Polycirrus medusa* qui est présent dans les deux milieux, sauf trois mois où il se rencontre uniquement dans les modules expérimentaux. Son coefficient est de 67%.

2.4.2. Classification hiérarchique des échantillons du milieu naturel et expérimental

Les coefficients d'affinité peuvent aussi être calculés entre tous les couples d'échantillons à l'intérieur d'un peuplement ou sur l'ensemble des deux. Cette procédure permet d'établir une représentation matricielle des similitudes ainsi qu'une classification hiérarchique (traduite en dendrogrammes) des échantillons. Seuls les coefficients de Sanders et Sørensen ont été utilisés, celui d'Ochiai étant redondant. La méthode d'agrégation utilisée est celle de la "similitude moyenne" (voir chapitre 8.3.2., 2ème partie).

2.4.2.1. Classifications sur les deux ensembles traités globalement

Les dendrogrammes obtenus (Figures 48 et 49) permettent de mettre en évidence deux groupements, correspondant à peu d'exceptions près à une séparation entre les prélèvements en milieu naturel (B) et les échantillons expérimentaux (E). La classification numérique établit donc bien d'emblée, la différence fondamentale entre les deux types de peuplements.

Tant pour l'affinité qualitative (Sørensen) que quantitative (Sanders), les valeurs de similitudes au sein du peuplement naturel sont plus élevées (42 à 70%) qu'au sein du peuplement expérimental (18 à 63%) ; celui-ci montre de plus une certaine proportion de chaînage, pour les deux indices. En conclusion, le peuplement des modules est plus hétérogène, sur l'ensemble de l'année, que celui du milieu naturel - ce qui est logique, puisqu'il comprend en début d'année des faciès "pionniers" différents des suivants : les modules du premier semestre (E2 à E6) s'agrègent aux suivants à un niveau de similarité très faible.

Le prélèvement B7 en milieu naturel est très peu similaire à tous les autres ; il a eu lieu en septembre, date pour laquelle nous avons déjà signalé une perturbation.

Les prélèvements en milieu naturel se séparent, pour les deux

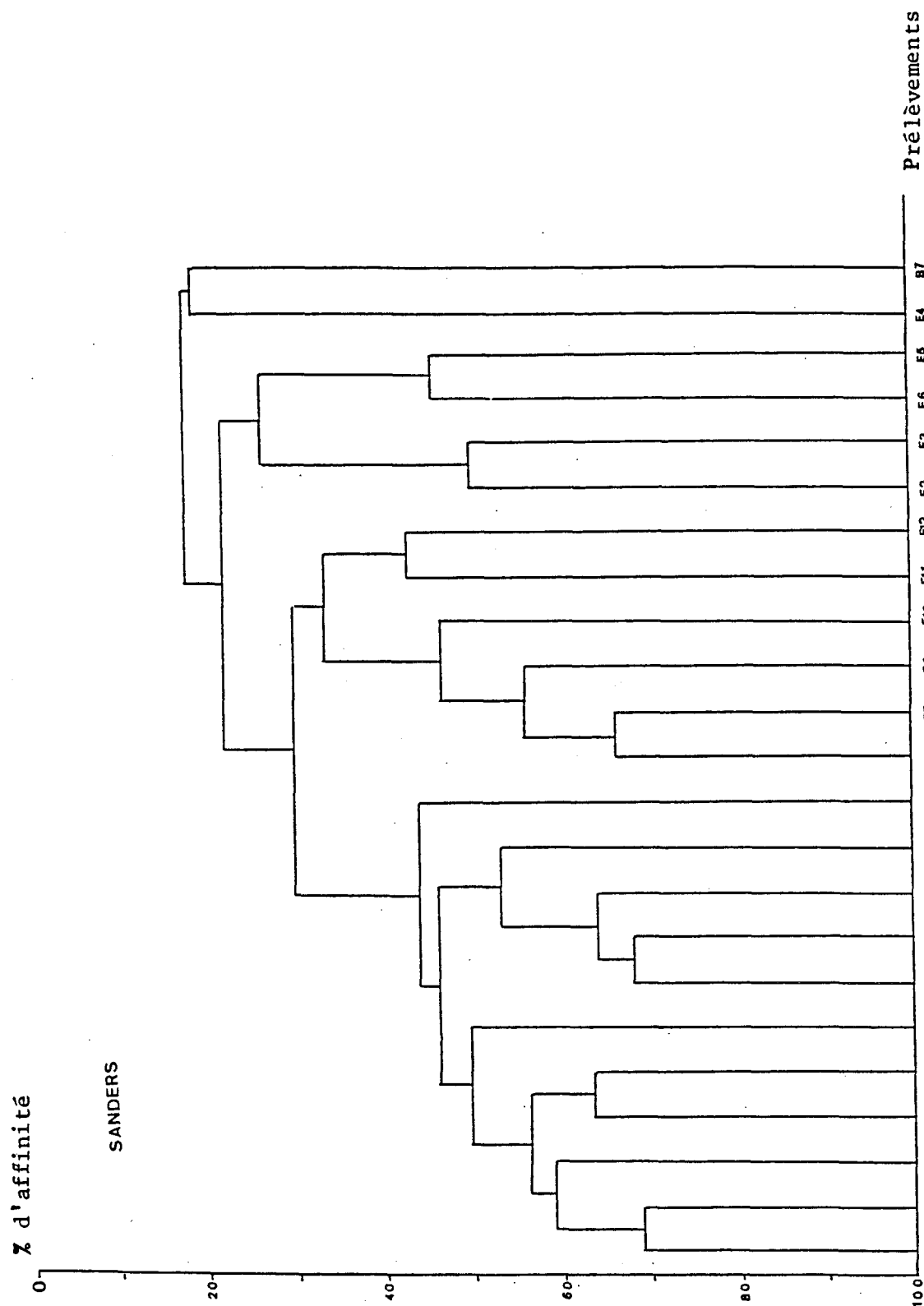


Fig. 48 : Degré d'affinité entre les peuplements des modules et du milieu naturel pour l'ensemble du cycle annuel; calculé par le coefficient de Sanders.

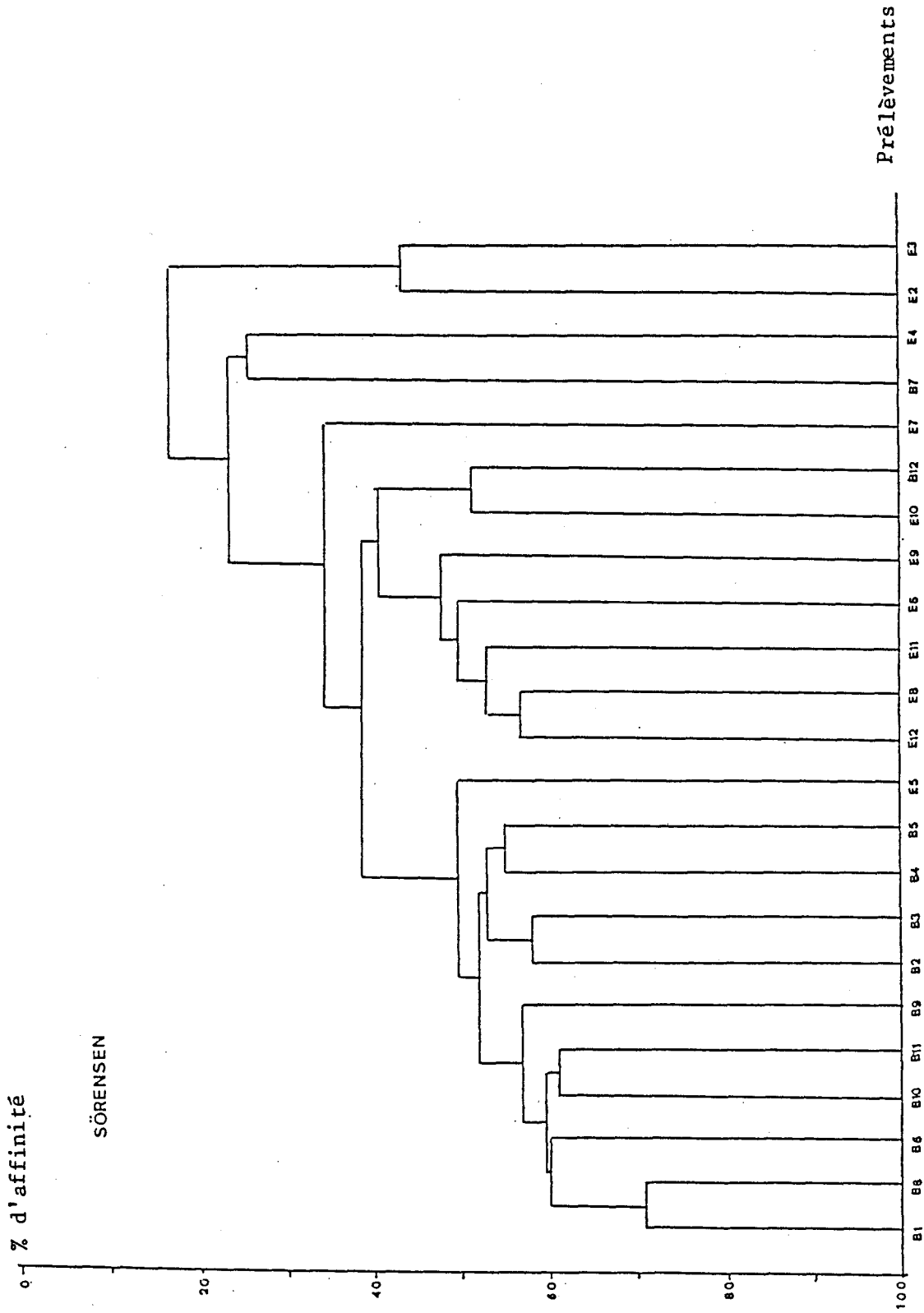


Fig. 49: Degré d'affinité entre les peuplements des modules et du milieu naturel pour l'ensemble du cycle annuel; calculé par le coefficient de Sørensen.

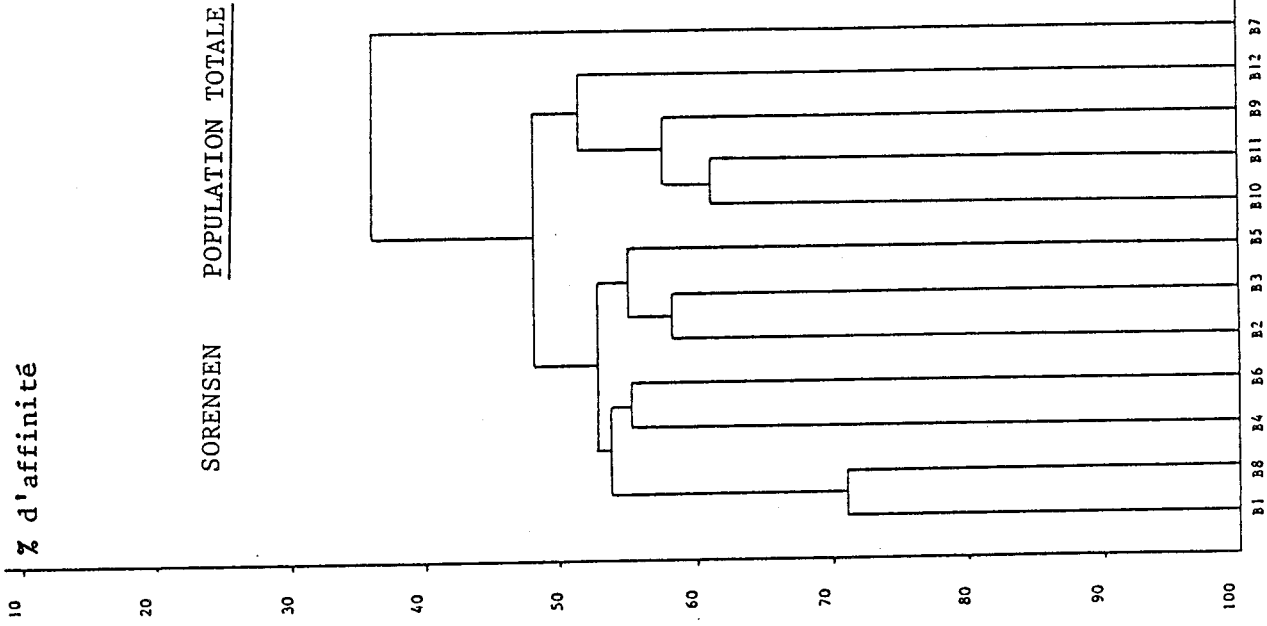


Fig. 50 : Degré d'affinité entre les peuplements du milieu naturel pour l'ensemble du cycle annuel; calculé par le coefficient de Sanders.

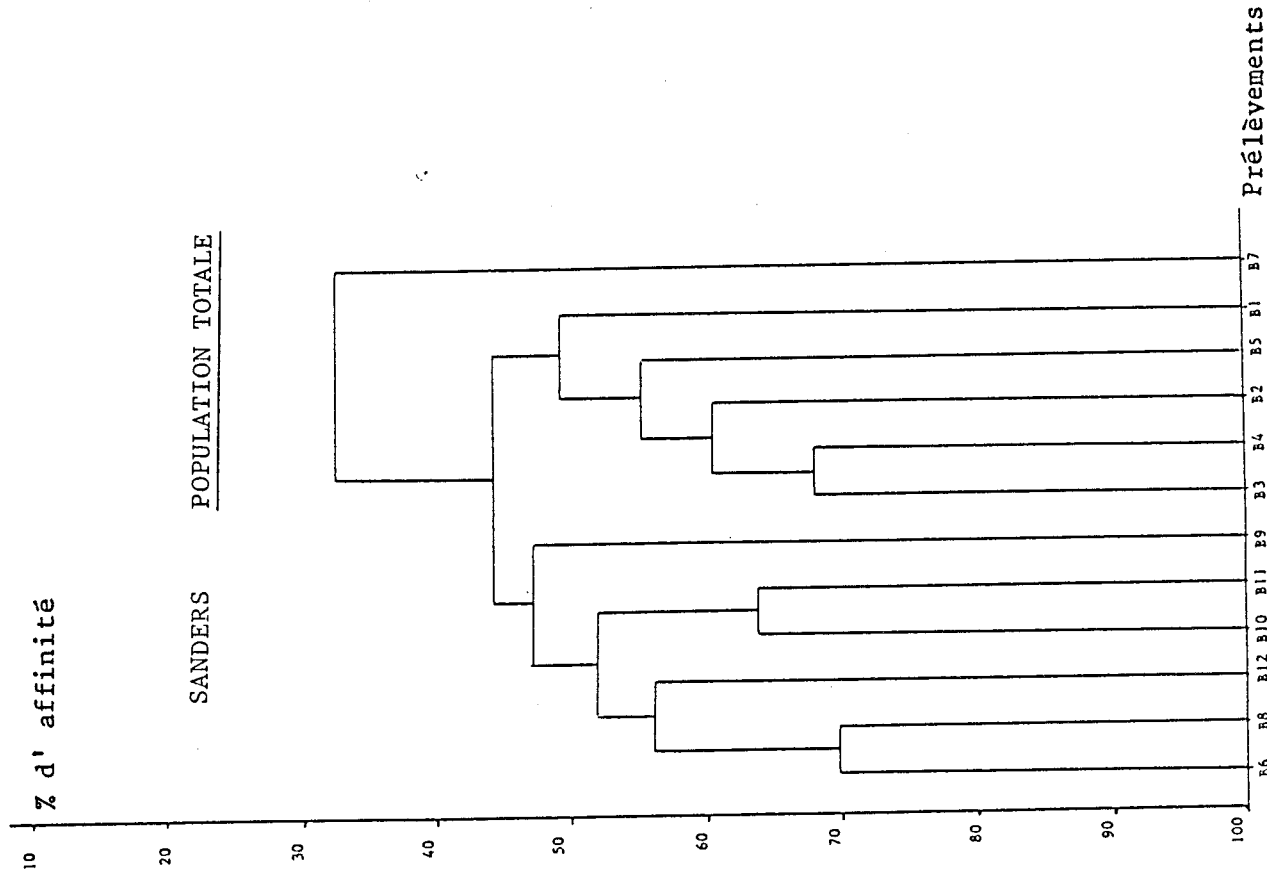


Fig. 51 : Degré d'affinité entre les peuplements du milieu naturel pour l'ensemble du cycle annuel; calculé par le coefficient de Sorensen.

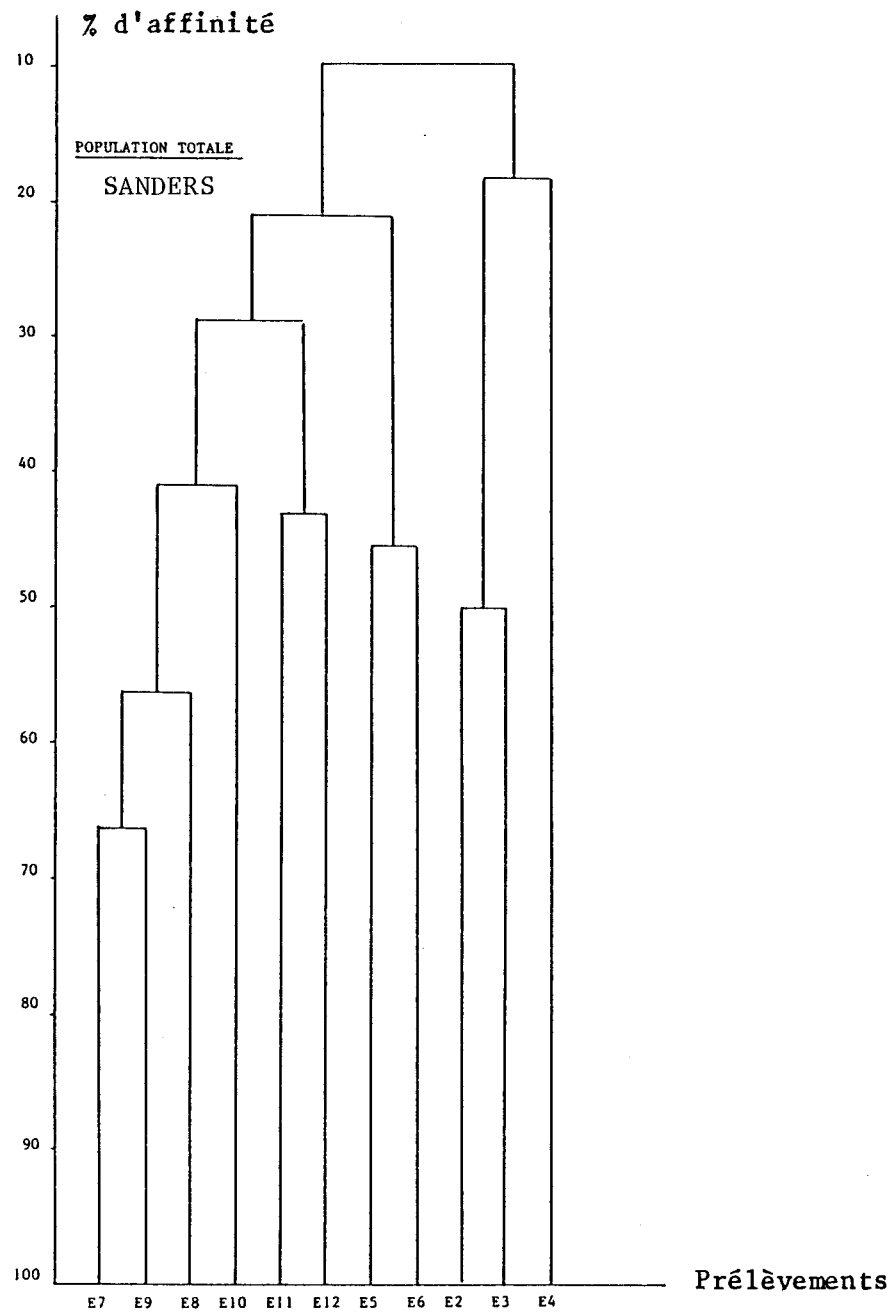


Fig. 52 : Degré d'affinité entre les peuplements des modules expérimentaux pour l'ensemble du cycle annuel; calculé par le coefficient de Sanders.

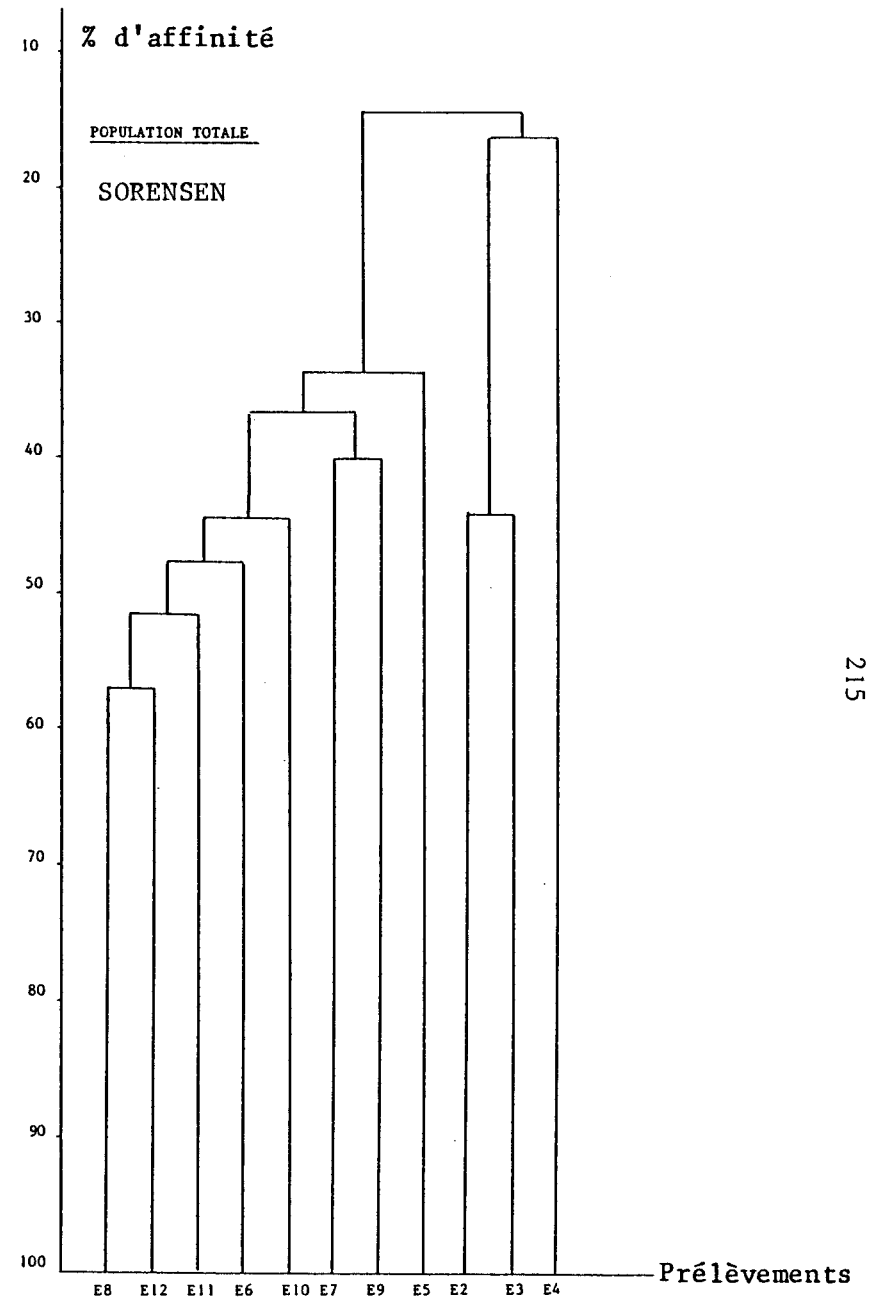


Fig. 53 : Degré d'affinité entre les peuplements des modules expérimentaux pour l'ensemble du cycle annuel; calculé par le coefficient de Sorensen.

indices, en deux groupes correspondant aux périodes : début mars 82 - fin juin (B1 à B5) et fin juillet - mi mars 83 (B6 à B12) - B1 faisant exception avec le coefficient de SORENSEN.

2.4.2.2. Classifications sur chaque ensemble pris séparément

- Milieu naturel, coefficient de Sanders (Fig. 50). Deux groupes assez nets : B1 à B5 (mars à juin 82) et B6 à B12 (juillet à mars 83), à l'exception de 87 (septembre) qui reste encore isolé.

- Milieu naturel, coefficient de Sørensen (Fig. 51), Groupes B1 à B8 (sauf encore B7) : mars à octobre 82, et B9 à B12 (novembre à mars 83).

La métrique quantitative et la métrique qualitative découpent donc l'année différemment : les mois juillet à octobre montrent les mêmes dominances qu'en début d'année (premier groupe d'échantillons par Sanders) mais des listes complètes d'espèces les apparentant à la fin de la période étudiée (deuxième groupe d'après Sørensen). On voit bien la complémentarité des deux métriques.

Pour le milieu expérimental (Fig. 52, 53), on observe d'emblée des valeurs de similitude bien plus faibles que dans le milieu naturel, et plus de chaînage, confirmant l'hétérogénéité de ce peuplement par rapport au premier. Pour les deux coefficients, les modules E2, E3 et E4 (début avril à début juin 82, c'est à dire phase de latence et début du peuplement pionnier) sont isolés. Pour Sanders, le chaînage E7-E8-E9-E10 reflète l'évolution du peuplement expérimental de début septembre à fin décembre 82.

2.4.3. Analyse Factorielle des Correspondances

Rappelons que sur les projections des points sur les plans principaux, la transformation barycentrique (la coordonnée sur l'axe i est multipliée par $\sqrt{\lambda_i}$) a été effectuée pour les points échantillons, qui apparaissent donc comme les barycentres des points-espèces pondérés par l'abondance de ces espèces dans les échantillons respectifs. En particulier un point-échantillon se trouvera reporté au barycentre des espèces présentes dans cet échantillon.

a) Analyse factorielle du tableau complet des données

Notre première analyse porte sur les milieux naturel et expérimental considérés ensemble : tableau de 110 espèces x 23 échantillons, soit 12

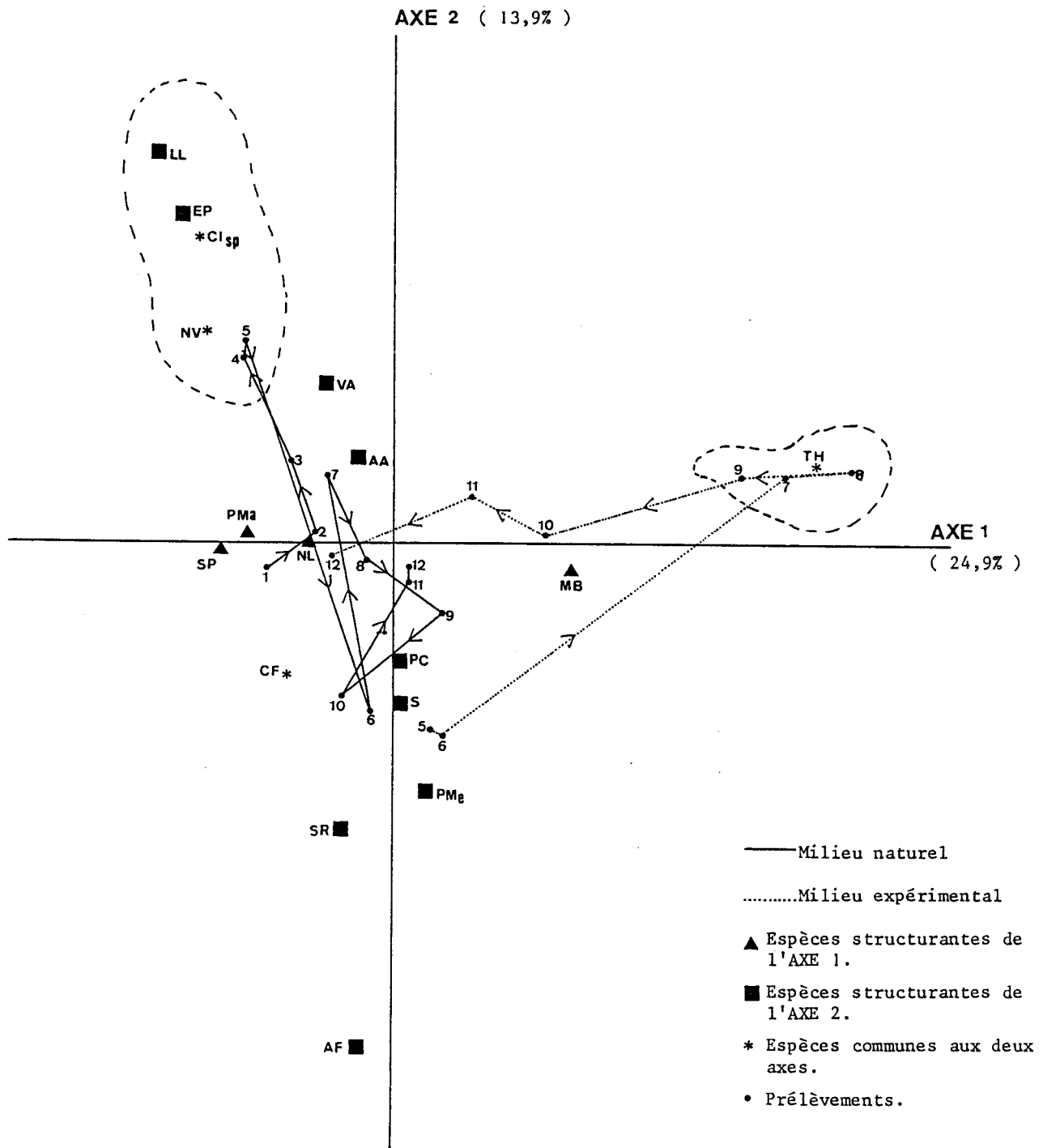


Fig. 54. AFC : Projection des prélèvements et espèces en milieu naturel et expérimental.

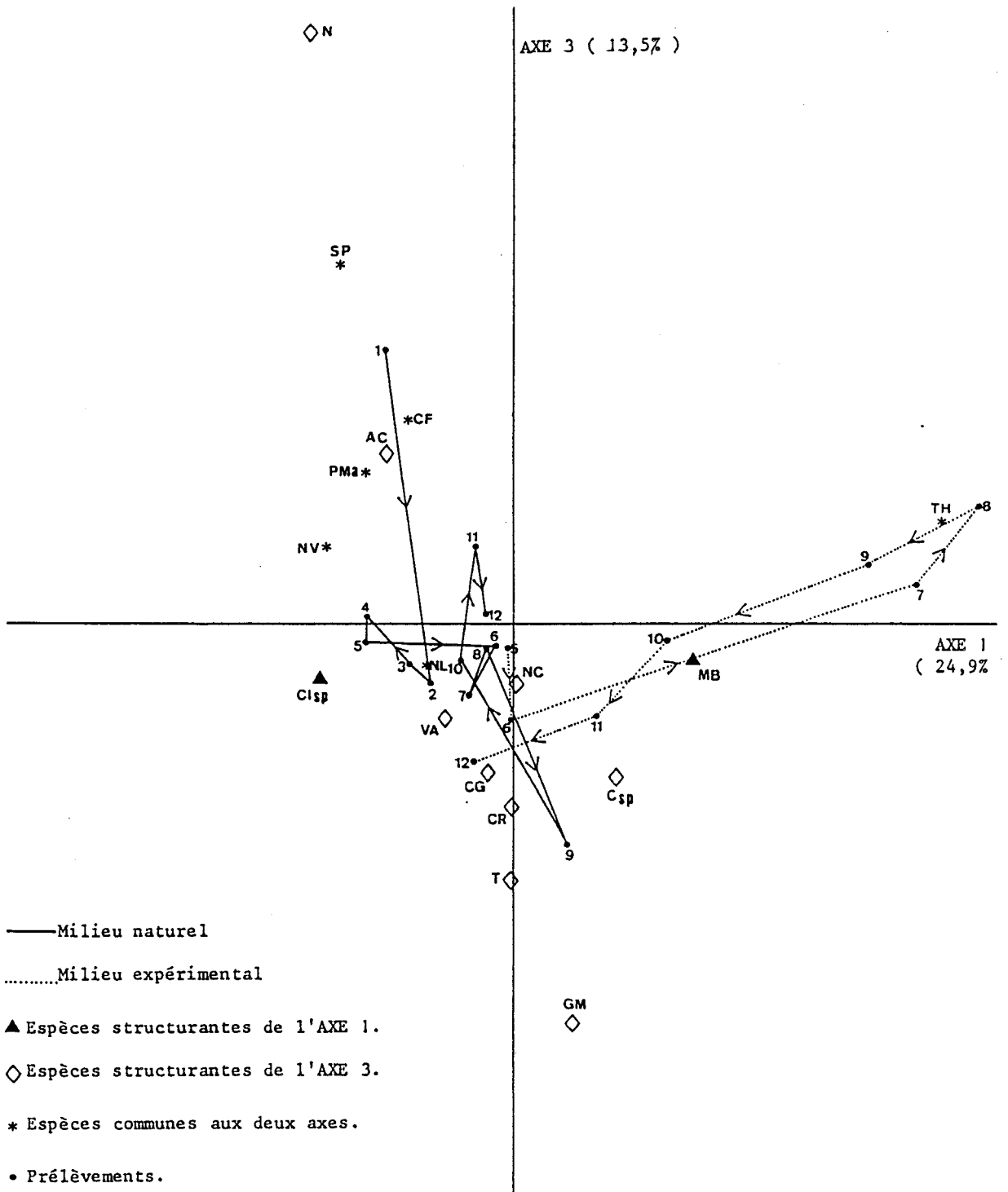


Fig. 55. AFC : Projection des prélèvements et espèces en milieu naturel et expérimental.

coups de benne et 11 modules. Le grand nombre d'espèces, dont peu contribuent fortement à l'inertie des premiers axes, nous a conduit à pratiquer une deuxième analyse en ne retenant que les 32 espèces qui fournissaient dans la première analyse, la plus grande partie de l'inertie des trois premiers axes. Nous avons éliminé les espèces sporadiques, n'apparaissant qu'une fois dans la série des récoltes et constaté que les projections des points-récoltes, ainsi que des 32 points-espèces retenus, sont pratiquement identiques à la première analyse, ce qui justifie la méthode et le choix des espèces.

Les résultats concernant les trois premiers axes principaux (respectivement 24,9, 13,9 et 13,5% de l'inertie totale) sont donnés au tableau 34 situé en Annexe II. Les figures 54 et 55 montrent les projections sur les plans 1-2 et 1-3, des points-récoltes et des points-espèces pour les espèces structurantes pour au moins un des axes.

a.1. Ordination des échantillons

L'évolution au long de l'année apparaît clairement si l'on rejoint les projections des points-échantillons dans l'ordre chronologique, séparément pour les échantillons effectués à la benne de ceux provenant des modules. Il apparaît immédiatement que ces deux derniers ensembles sont disjoints et que, dans les deux plans examinés, l'évolution du milieu naturel et du milieu expérimental se traduisent par des trajectoires approximativement perpendiculaires l'une à l'autre. Les échantillons à la benne (reliés par un trait continu) sont groupés dans le plan des axes 1-2 (Fig. 54) et 1-3 (Fig. 55) d'un seul côté de l'axe 1 avec des oscillations parallèles aux axes 2 et 3, et pas très loin de l'origine.

Par contre les modules (reliés par un trait pointillé) montrent une évolution accentuée, décrite surtout le long de l'axe 1, la plupart des points étant situés du côté de l'axe 1 opposé au groupe des échantillons à la benne. Les premiers points (5 et 6 : juin et juillet) s'opposent aux autres le long de l'axe 2. Les suivants s'éloignent le long de l'axe 1 (octobre) puis se rapprochent progressivement de l'origine, donc des prélèvements en milieu naturel.

Les résultats de l'AFC confirment ainsi ceux des dendrogrammes relativement à l'opposition des deux types de peuplements.

a.2. Ordination des espèces

Elle est ici peu claire et n'évoque que deux groupes d'espèces caractéristiques dans le plan d'axes 1 et 2 (Fig. 54 : deux contours en tireté). La raison en est que chaque espèce (ou presque) participe à l'ordination des deux ensembles de récolte et que ces deux participations ne peuvent être discernées par l'analyse.

Le premier groupe d'espèces réunit les Crustacés *Leptomysis linguura*, *Ericthonius punctatus*, ainsi que les Polychètes *Cirratulidae sp. 2* et *Nicolea venustula* caractéristiques des échantillons 4 et 5 du milieu naturel. Dans le deuxième groupe on trouve le Polychète *Tharyx sp.* fortement lié aux modules 7, 8 et 9. Rappelons que cet Annélide a été décrit comme étant très abondant dans des zones polluées (JUMARS, 1975).

b) Analyse factorielle des échantillons du milieu naturel

Les résultats sont résumés par le tableau 35 (voir Annexe II) et les figures 56 et 57.

b.1. Ordination des récoltes

L'évolution temporelle apparaît ici moins confuse que dans l'analyse du tableau complet de données. Si l'on excepte les récoltes 7 et 9, décentrées pour des raisons particulières que nous avons déjà évoquées (tempêtes début septembre, début novembre), l'évolution annuelle est décrite par un déplacement le long de l'axe 1 : projections près de l'origine (échantillons 1 et 2), puis vers la gauche de l'axe (3, 4, 5), puis vers la droite (6 et 8 à 12). L'axe 2 isole la récolte 9 déjà mentionnée, mais aussi la 1, à l'opposé.

Dans le plan (2,3) (Fig. 57) on retrouve évidemment l'opposition entre les récoltes 1 et 9 sur l'axe 2 et l'axe 3 correspond aussi à une forte contribution de la récolte 9 (qui se trouve en fait, sur une diagonale entre les axes 2 et 3 : effet Guttman).

b.2. Ordination des espèces

L'axe 1 (18,8% d'inertie) correspond à un groupe d'espèces (Fig. 56) dont certaines sont rencontrées surtout en période printanière (mars à juin) : *Ericthonius punctatus* (EP), *Cirratulidae sp2* (CI sp), *Nicolea venustula* (NV), *Leptomysis linguura* (LL), *Venerupis aurea* (VA) et *Abra alba* (AA).

L'axe 2 (16,3%) sépare deux groupes d'espèces : le premier, situé

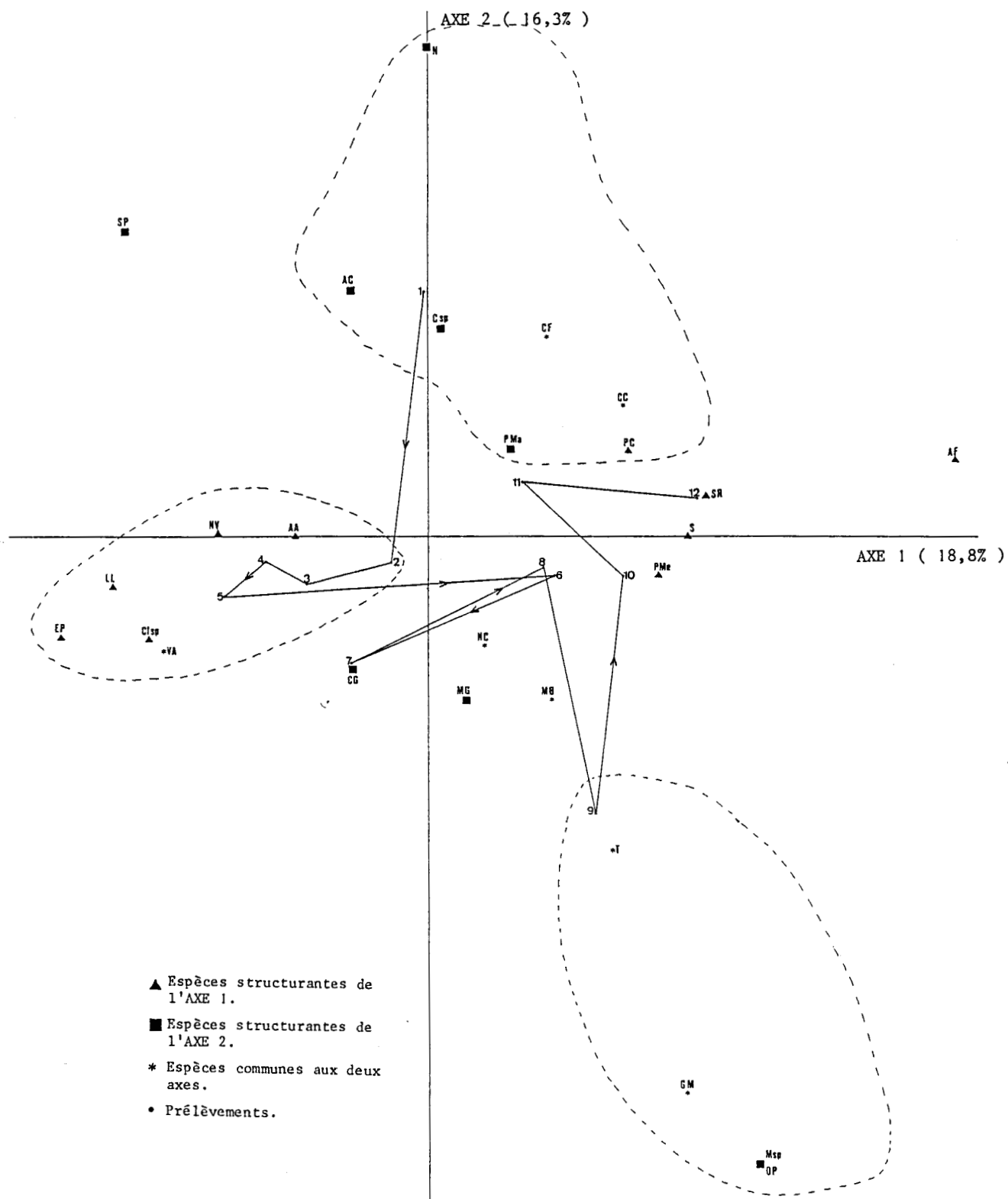


Fig. 56. AFC : Projection des prélèvements et espèces en milieu naturel.

autour du point-échantillon 1 (2 mars 1982), est constitué par *Caprella* sp (C sp), *Prinospio malmgreni* (PMa), *Cirratulidae* sp 1 (CC), *Pista cristata* (PC), *Cirrophorus cf. furcatus* (CF), *Armandia cirrosa* (AC) et *Nereidae* (N) ; le second comprend *Gouldia minima* (GM), *Macropipus* sp. (Msp), *Ophryotrocha puerilis* (OP) et *Terebellidae* (T) abondantes en novembre (échantillon 9).

Enfin l'axe 3 (13%) montre à proximité des points de juillet, octobre et novembre, une association d'espèces vasicoles tolérantes comme *Polycirrus medusa* (PMe), ou indicatrices de pollution comme *Staurocephalus rudolphii* (SR) ainsi que *Phtisica marina* (PM) et certains *Cirratulidae* (C).

Dans le plan des axes 2-3 (Fig. 57) nous retrouvons trois groupes d'espèces bien définis, le premier associé à l'axe 3 dont on vient de parler. Le deuxième lié à novembre et qui est exactement le même que celui présent dans la figure 56. Enfin, le troisième groupe correspond à peu près à celui projeté sur le plan des axes 1-2, sauf en ce qui concerne le Polychète *Syllis prolifera* (SP) qui remplace *Pista cristata* (PC).

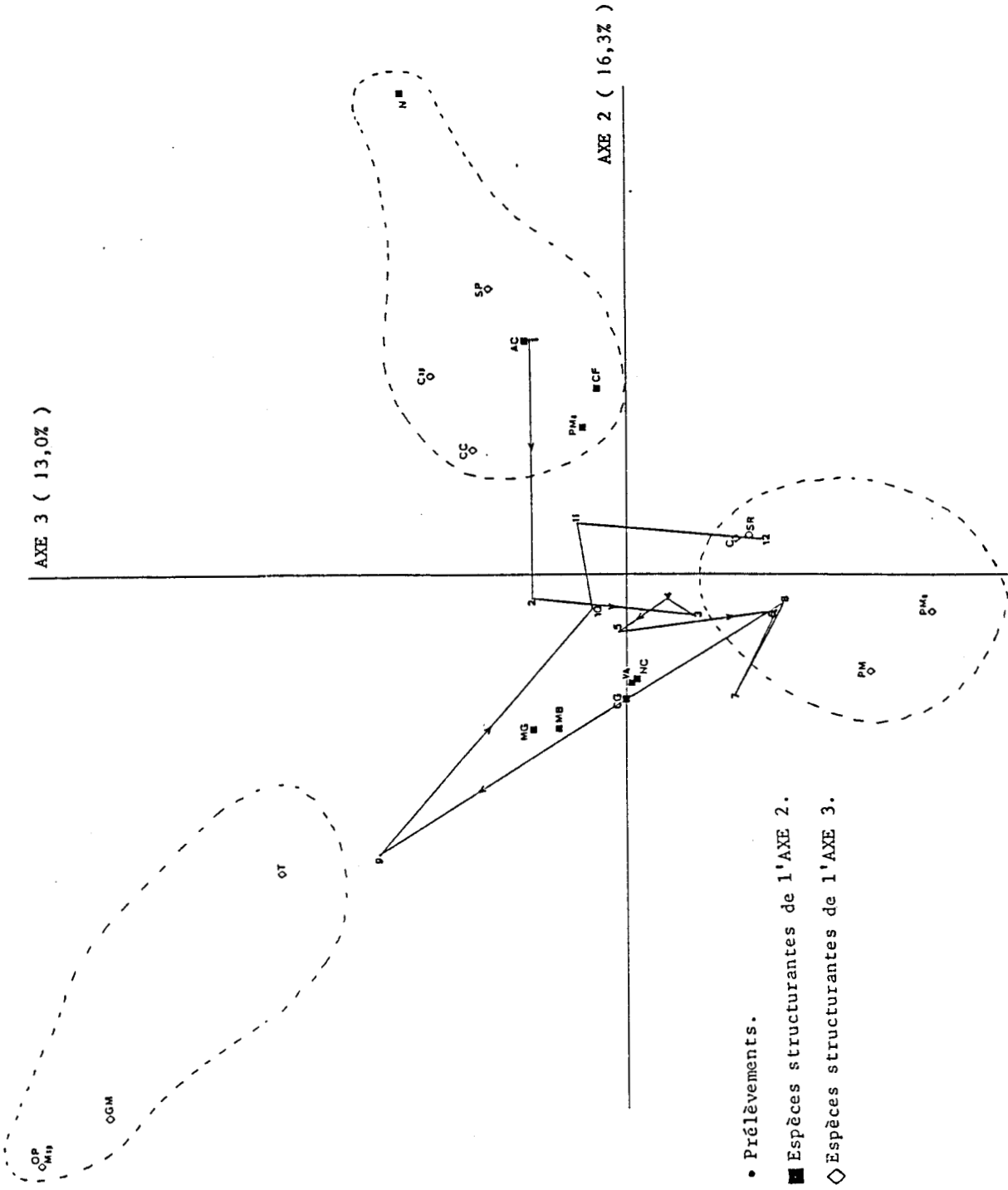
En conclusion ces organismes constituent en grande partie des espèces structurantes du peuplement étudié, c'est-à-dire qu'elles contribuent fortement à définir la structure du peuplement.

c) Analyse factorielle des modules expérimentaux (Milieu expérimental)

Les résultats sont présentés au tableau 36 et aux figures 58 et 59.

L'AFC se rapporte au tableau de 83 espèces et 8 modules. Il faut signaler qu'on a été contraint d'enlever les trois premiers mois (mars à mai) de l'expérience compte-tenu du faible nombre d'organismes présents (début du processus de colonisation). Quatre espèces sporadiques, deux Crustacés et deux Polychètes (*Melita palmata*, *Mysidacé* indéterminé, *Mercierella enigmatica* et *Sabellidae* indéterminé) ont été par ailleurs éliminées.

Les trois premiers axes de notre analyse extraient respectivement 29,0% ; 23,4% et 14,5% de l'inertie totale (au total 66,9%).



- Prélèvements.
- Espèces structurantes de l'AXE 2.
- ◇ Espèces structurantes de l'AXE 3.

Fig. 57. AFC : Projection des prélèvements et espèces en milieu naturel.

Ordination des Récoltes

L'évolution temporelle apparaît ici à partir de juin (Module 5). On observe d'abord un déplacement des points-échantillons le long de l'axe 2 : modules 5 à 9, avec une forte individualisation des prélèvements 7 à 9, caractérisés surtout par la présence de *Tharyx sp.* (TH) (Fig. 58). L'évolution change ensuite brusquement de direction et se produit le long de l'axe 1 (modules 10, 11 et 12). L'axe 2 semble donc opposer les deux premiers modules aux suivants, et l'axe 1 les derniers modules aux modules intermédiaires 7, 8 et 9.

Dans le plan d'inertie 2-3 (Fig. 59) nous observons premièrement une évolution le long de l'axe 3 ; l'axe 2 sépare les modules 5 et 6 des suivants. Puis l'axe 3 sépare les modules 5 et 6, qui présentent chacun un groupement différent d'espèces structurantes.

Ordination des Espèces

Les principales espèces se distribuent par rapport à cette structure des récoltes. On observe trois groupes d'espèces très nets dans le plan 1-2 (Figure 58) et deux dans le plan 2-3 (Figure 59).

L'axe 1 oppose deux groupes d'espèces, l'un en relation avec le module 5 (fin juin), réunissant *Gammarus aequicauda* (GA), *Gammarus insensibilis* (GI), *Staurocephalus rudolphii* (SR), *Spio sp.* (Ssp), *Lumbrinereis latreilli* (LLa), *Polycirrus medusa* (PMe), *Cirratulidae* (C), *Aricia foetida* (AF), *Golfingia elongata* (GE) et Nématodes (Ne) ; l'autre réunissant autour des deux derniers modules (janvier et mars 1983), les Polychètes *Chone sp* (CH), *Syllis hyalina* (SH), *Heteromastus filiformis* (HF), *Notomastus latericerus* (NL), *Spionidae* (S) et *Terebellidae* (T) ; les Crustacés *Corophium runcicorne* (CR), *Corophium sp* (Co), *Leucothoë pachycera* (LP), *Phtisica marina* (PM), *Dexamine spinosa* (DS), *Crangonidae* (Cr) et le Pécécypode *Corbula gibba* (CG).

Certaines espèces telles que *Corbula gibba*, *Corophium runcicorne*, *Spionidae*, *Notomastus latericerus* et les *Terebellidae* sont très abondantes à la fin de l'expérience, ce qui montre qu'elles ont rencontré des conditions favorables à leur développement au sein des modules expérimentaux.

Entre ces deux groupes principaux, se situe l'ensemble intermédiaire des modules 7, 8 et 9, caractérisé par le Polychète *Tharyx sp.*, qui atteint pendant ce trimestre un effectif oscillant entre 48 et 90

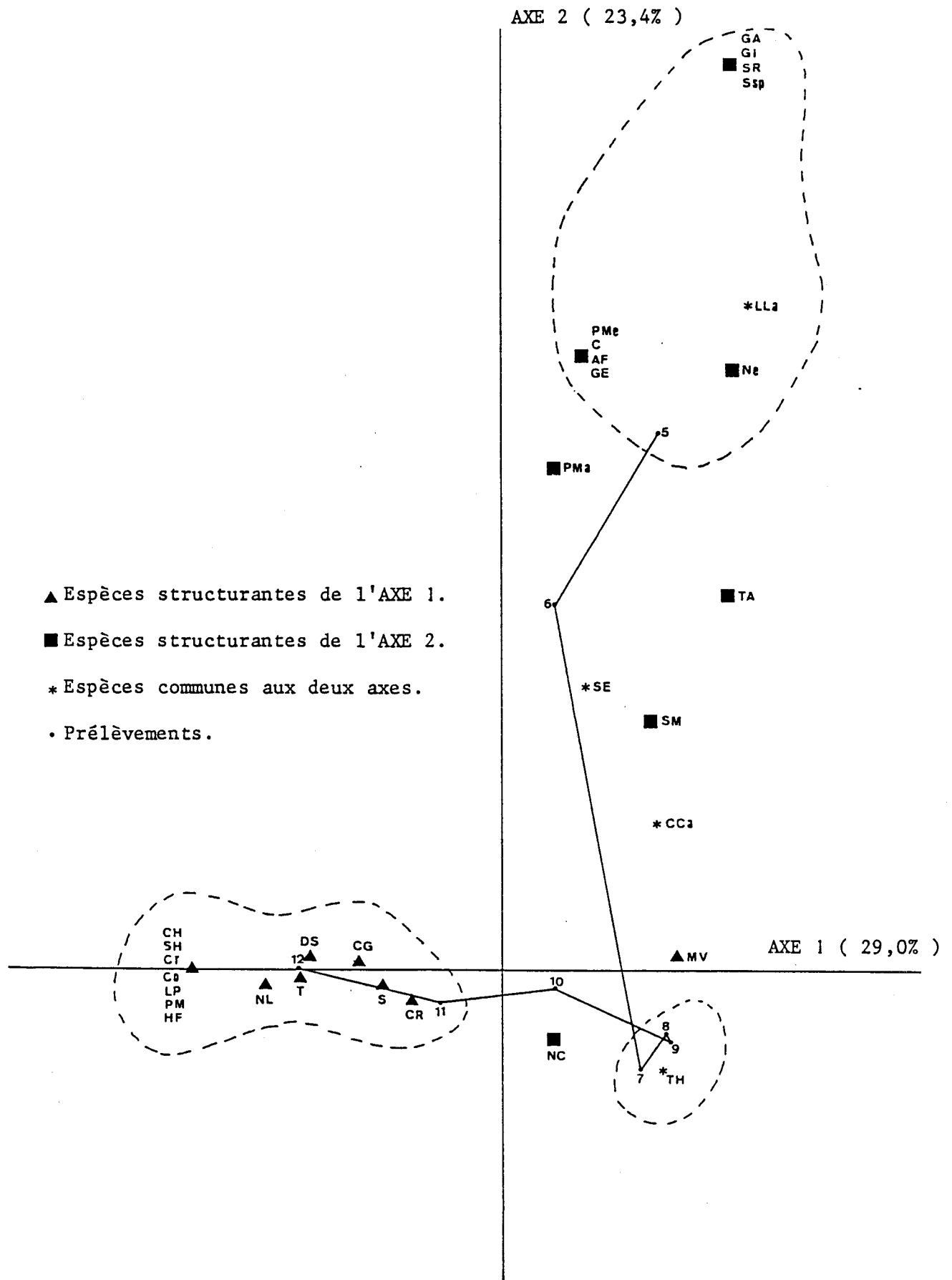


Fig. 58 : AFC : Projection des prélèvements et espèces en milieu expérimental.

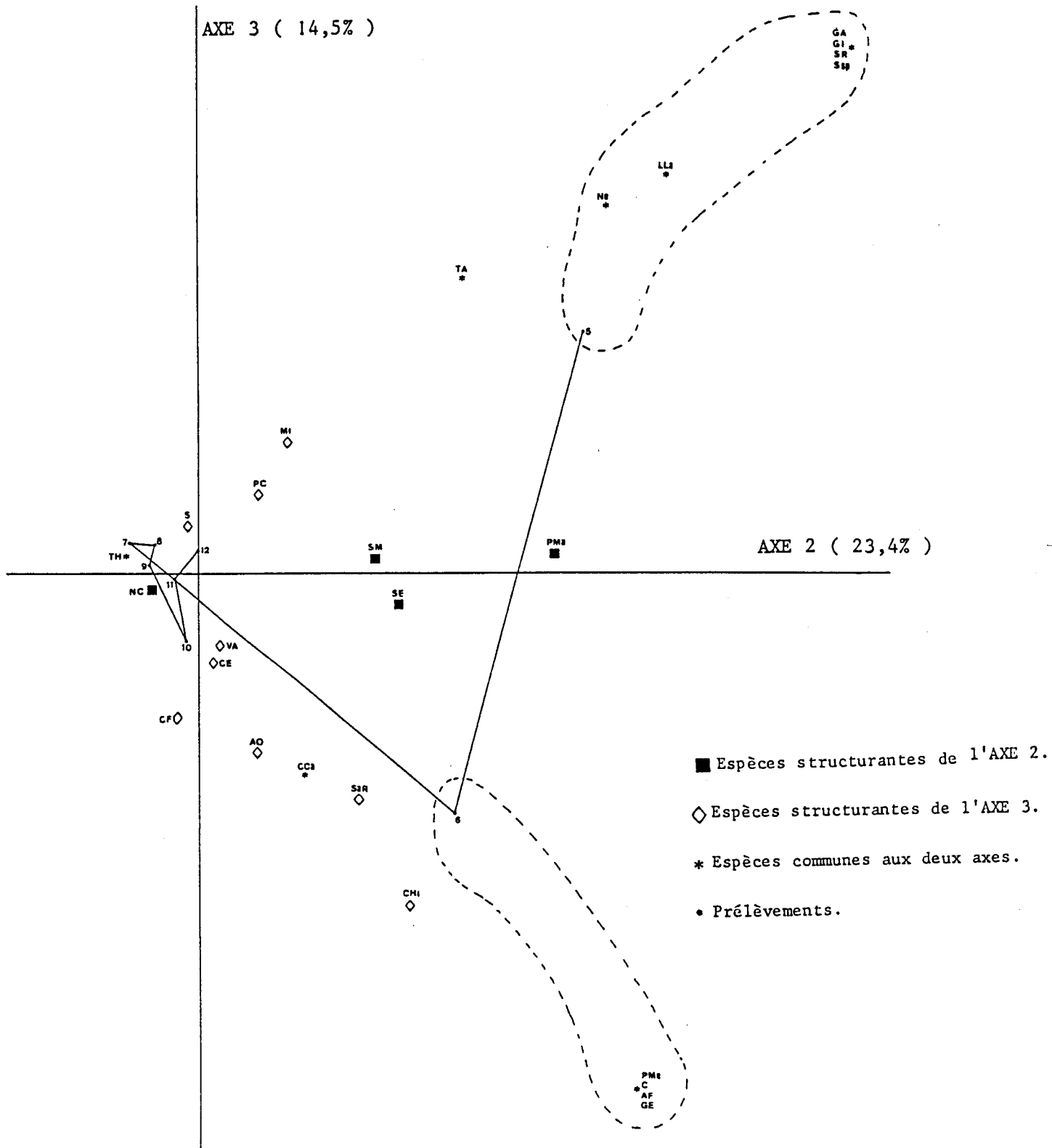


Fig. 59 : AFC : Projection des prélèvements et espèces en milieu expérimental.

individus par module.

L'axe 2 attire à lui les espèces du premier groupe cité plus haut, observées dans le module 5 (fin juin).

Remarquons que le dendrogramme de la similitude de Sanders appuie ces résultats de l'AFC, puisqu'on y retrouve les prélèvements 7, 8 et 9 groupés avec des niveaux de similitude élevés (56 et 67%). De plus, on trouve deux groupes formés par les modules 5-6 et 11-12, avec respectivement 45 et 43% d'affinité (Fig. 52).

Enfin, l'axe 3 (Fig. 59) sépare un groupe d'espèces lié au module 5 : *Gammarus insensibilis* (GI), *Staurocephalus rudolphii* (SR), *Spio sp* (Ssp), *Lumbrinereis latreilli* (LLa), et les Nématodes (Ne), et un groupe de quatre espèces liées au module 6 : *Polycirrus medusa* (PMe), *Aricia foetida* (AF), *Cirratulidae* (C) et le Sipunculide *Golfingia elongata* (GE).

Tharyx sp (TH) est encore étroitement lié aux modules 7, 8 et 9 comme on l'avait constaté précédemment, bien qu'ici l'ensemble de ces points se situe près du centre de gravité : l'axe 1 est donc le seul axe rendant compte de cette espèce et de ces trois modules.

d) Conclusion des Analyses Factorielles

L'analyse factorielle nous donne une vue d'ensemble, alors que les paramètres étudiés précédemment pris séparément ne donnent qu'une idée partielle des phénomènes. L'opposition entre un milieu "ouvert" relativement stable (milieu naturel), et un milieu "confiné" en forte évolution (milieu expérimental), y apparaît nettement.

Les deux milieux ont des structures au sens de relations quantitatives entre espèces et des évolutions distinctes :

1. L'évolution du milieu naturel décrit un cycle annuel : rotation des points-bennes autour de l'origine, avec quelques points aberrants (7, 9), marquant des phénomènes particuliers. Le prélèvement 5 semble également s'individualiser, pour une raison qui n'a pas été découverte.

2. Le milieu expérimental semble évoluer en quatre phases :

- a) Les modules 2, 3 et 4 (début de l'expérience) sont presque sans faune : nous les avons exclus de l'analyse.

- b) Les modules 5 et 6, début de la colonisation, marquent l'arrivée rapide des espèces pionnières.

c) Les modules 7, 8 et 9 correspondent à un stade intermédiaire qui a persisté environ trois mois avec prédominance de *Tharyx* (espèce jamais collectée dans le milieu naturel !).

d) Les modules 10, 11 et 12 montrent une évolution vers un peuplement final voisin du peuplement extérieur naturel en ce qui concerne la liste d'espèces et la diversité. Les abondances relatives des espèces sont cependant différentes, à la fin de l'année, entre les deux milieux.

2.5. Evolution temporelle de la structure des peuplements par les Diagrammes Rangs-Fréquences.

Rappelons (chapitre 8.2.d, 2ème partie) que l'allure de ces diagrammes apporte une information sur l'état de stress ou de maturité du peuplement, plus facile à apprécier ainsi qu'à partir d'un simple indice numérique.

a) Diagrammes rangs-fréquences dans le milieu naturel

En superposant tous les DRF (Fig. 60), on constate tout d'abord que le peuplement naturel présente une structure assez constante sur l'année, aux fluctuations aléatoires près. La récolte 7 (septembre) fait exception se distinguant des autres par une courbe plus redressée.

Rappelons que le peuplement de cet échantillon montre une perturbation que nous avons mis en relation avec la tempête de début septembre, qui affecta le milieu naturel mais non le peuplement des modules (voir plus haut). On peut préciser cette influence de la tempête en comparant les échantillons 6, 7, 8, 9 (Fig. 61) : entre 6 et 7, la richesse spécifique diminue de 30 espèces à 15 ; en même temps la courbe rangs-fréquences devient plus verticale (diminution de la "régularité" ou evenness), et en conséquence l'indice de diversité diminue de 3,671 à 2,998. Ces variations traduisent nettement l'effet de destruction dû à la tempête. Aux récoltes 8 et 9 la diversité est remontée à 3,5.*

* Il s'agit des indices de diversité calculés sans les espèces très rares. Les espèces rares constituent dans toute distribution de fréquences d'espèces, une "queue" difficilement interprétable.

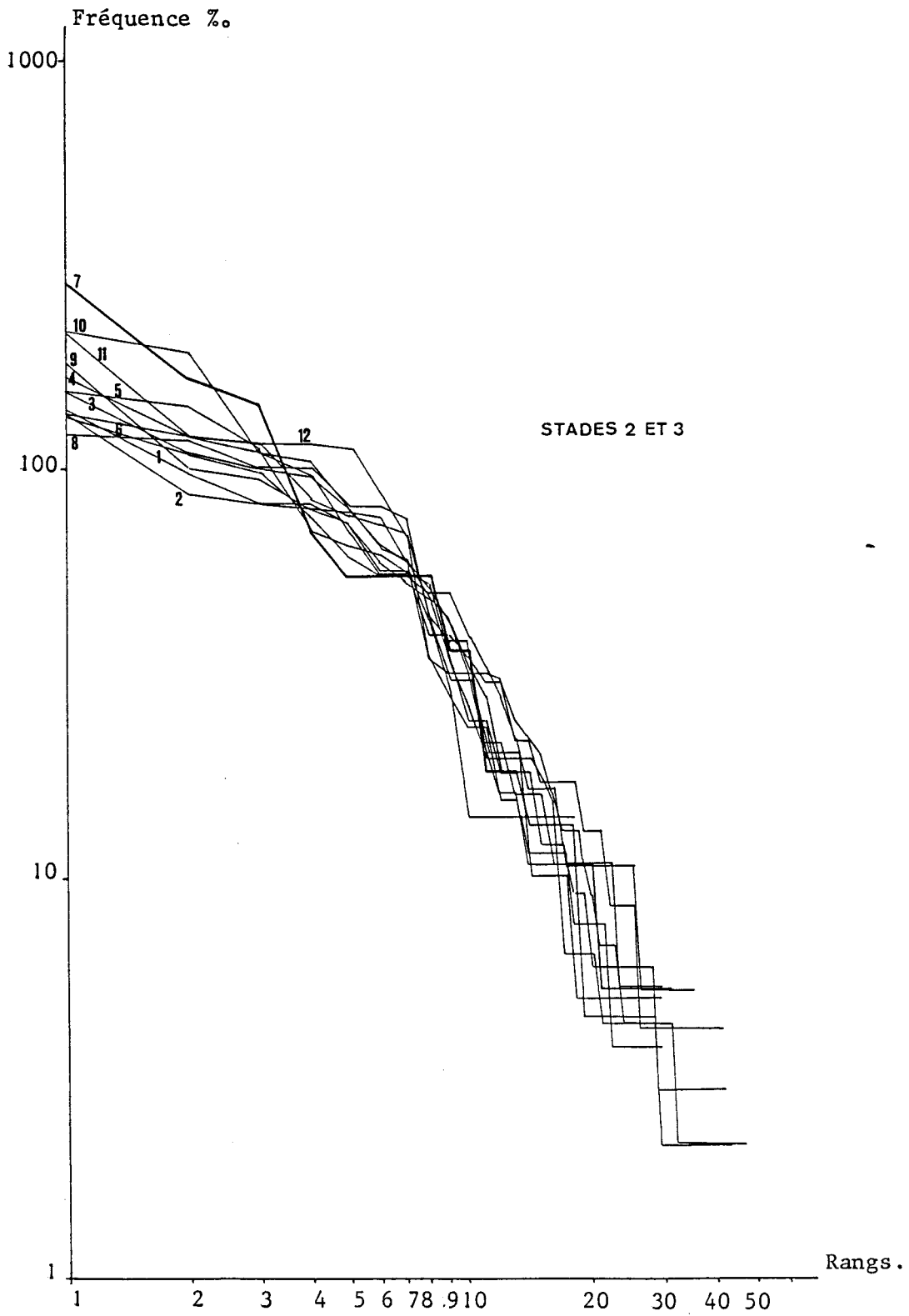


Fig. 60 : Diagrammes Rang-Fréquence du peuplement du milieu naturel (Benne): tous prélèvements superposés.

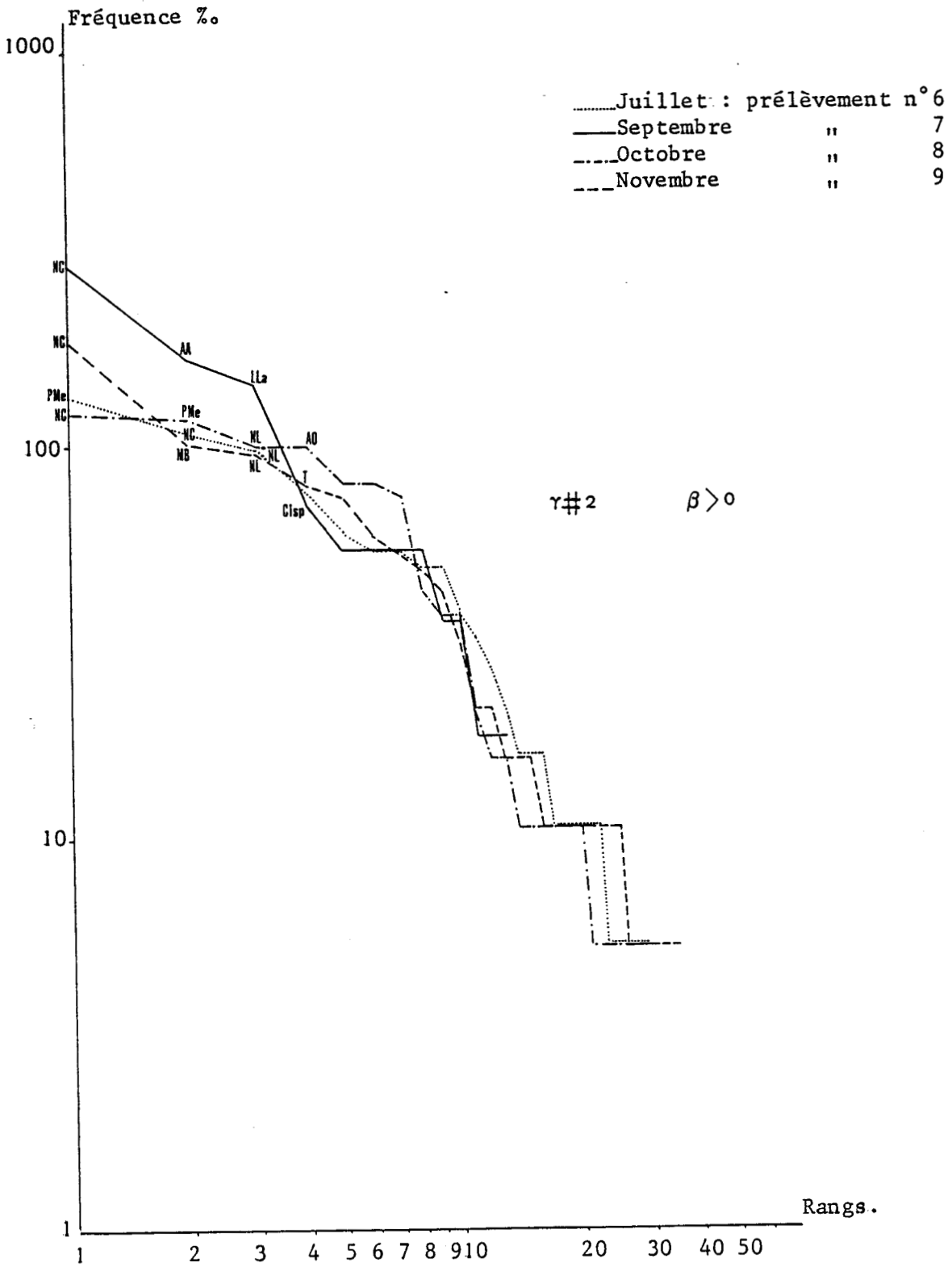


Fig. 61 : Diagrammes Rang-Fréquence des prélèvements 6 à 9 (Juillet à Novembre) en milieu naturel.

La récolte 10 (décembre) fournit une diversité faible (2,762), inexpliquée actuellement. Les indices suivants sont presque les mêmes qu'avant décembre. En même temps les diagrammes rangs-fréquences 8 à 11, montrent un redressement progressif (Fig. 62) évoquant une évolution vers un stade 3. Cependant la 12ème courbe retrouve une allure prononcée de stade 2, montrant qu'il y a peut-être, en fait, non pas une seule évolution du stade 2 vers le stade 3, mais des oscillations, ainsi qu'il a été récemment constaté dans certaines communautés planctoniques (ADIWIGALA, 1983).

Rappelons que le rH augmente de 16,4 à 18,3 (Tableau 19a) ainsi que la teneur en zinc et cuivre, tandis que le plomb et le cadmium diminuent environ de moitié. Les variations de la structure du peuplement sont donc peut-être liées à l'évolution du milieu.

Les DRF permettent également de représenter les variations de dominance. Les espèces dominantes à la fin de l'été (septembre) sont *Nereis caudata*, *Abra alba*, *Lumbrinereis latreilli* et *Cirratulidae sp2*. Il faut signaler que des espèces très abondantes les mois antérieurs comme les Polychètes *Notomastus latericerus* et *Polycirrus medusa* ne sont pas présents (Fig. 61). Les diagrammes rang-fréquence du dernier trimestre de l'expérience : janvier à mars 1983 montrent parmi les espèces à fréquences élevées : *Notomastus latericeus*, *Cirrophorus cf. furcatus* et *Staurocephalus rudolphii* (Fig. 62).

b) Evolution des DRF dans le peuplement expérimental

A l'opposé du milieu naturel, le peuplement des modules montre une évolution très marquée des distributions rangs-fréquences.

Au tout début de la colonisation des modules (échantillons 5 et 6 : Fig. 63a), le peuplement est pauvre et ne donne pas de diagrammes réguliers. La pente est grossièrement de - 1 et les alignements ne montrent pas de concavité ($\gamma = 1$ et $\beta \neq 0$ dans le modèle de Mandelbrot) : ces DRF sont bien différents des suivants. La régularité est très élevée (0,900 à 0,907). Les espèces les plus abondantes rencontrées à ce stade sont les espèces pionnières : *Polycirrus medusa*, *Microdeutopus bifidus*, *Prionospio malmgreni*, *Capitella capitata*, *Venerupis aurea* et *Abra alba*.

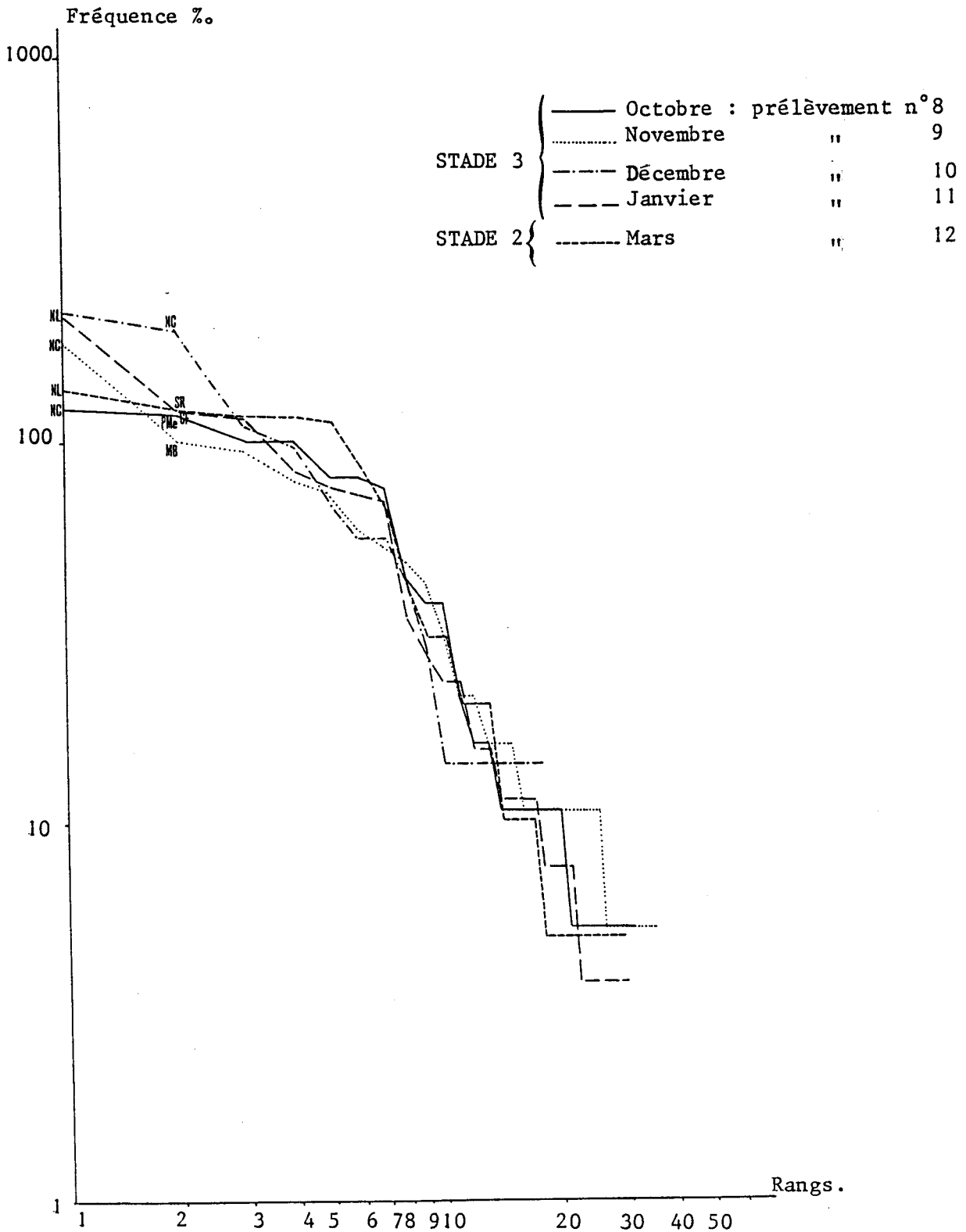


Fig. 62 : Diagrammes Rang-Fréquence des prélèvements 8 à 12 (Octobre 1982 à Mars 1983) , en milieu naturel.

Cette "phase de latence" préalable à l'installation d'un stade pionnier de la colonisation (ou DRF de type 1) a été observée récemment dans le benthos par plusieurs auteurs (Hily, 1984 ; Prygiel, 1983). Elle évoque une recolonisation "passive" à partir du milieu extérieur, sporadique et sans que soient encore établies des relations de compétition. Ce n'est pas encore un vrai "peuplement".

Nous constatons ensuite l'arrivée de nouvelles espèces. Les échantillons 7, 8, 9 (Fig. 63b) montrent des stades 1, surtout prononcés pour le module 8 d'octobre (diversité : 1,817 ; régularité : 0,573). Comme nous l'avons signalé, l'espèce dominante est ici le Polychète *Tharyx sp* qui présente un effectif de 90 individus par module et appartient au groupe des "Dépositivores de surface" (surface Deposit-feeders).

Pour les trois derniers modules (10, 11, 12 : décembre à mars 1983) on observe des stades 2 ou 3 (Fig. 63c), voisins des diagrammes observés dans le milieu naturel. Les espèces les plus abondantes sont, par ordre décroissant, *Notomastus latericerus*, *Tharyx sp*, *Abra alba*, *Microdeutopus bifidus*, *Corbula gibba*, *Nereis caudata* et *Upobegia cf. graciliceps*.

Nous avons vu plus haut (chapitre 8.2.b , 2ème partie) que l'indice de diversité croît rapidement au long de la série, pour aboutir aux ordres de grandeur trouvés dans le milieu naturel, avec cependant un accident faisant redescendre momentanément l'indice de diversité en octobre (Fig. 37).

Comme dans le milieu naturel, nous constatons une relation entre ces structures de peuplements et les caractères du milieu. Il se produit au long de la série un processus de relargage des polluants (voir chapitre 5), et parallèlement une recolonisation progressive par un peuplement d'abord de type "juvénile" (stade 1), puis évoluant vers un stade "mûr" apparemment équilibré (stade 2). En octobre, où la diversité est faible et les DRF plus redressés, on note une augmentation du rH au niveau du milieu et du fond des modules (Tableau 19b), tandis que la teneur en ammonium diminue de 30,6 à 18,2 $\mu\text{atg} \times \text{l}^{-1}$. Le zinc diminue considérablement mais le cuivre passe de 4,3 à 6,9 $\mu\text{g} \times \text{l}^{-1}$.

Les "marches d'escalier" visibles parfois peuvent dans certains cas indiquer un stade transitoire (Fig. 54), par exemple un stade

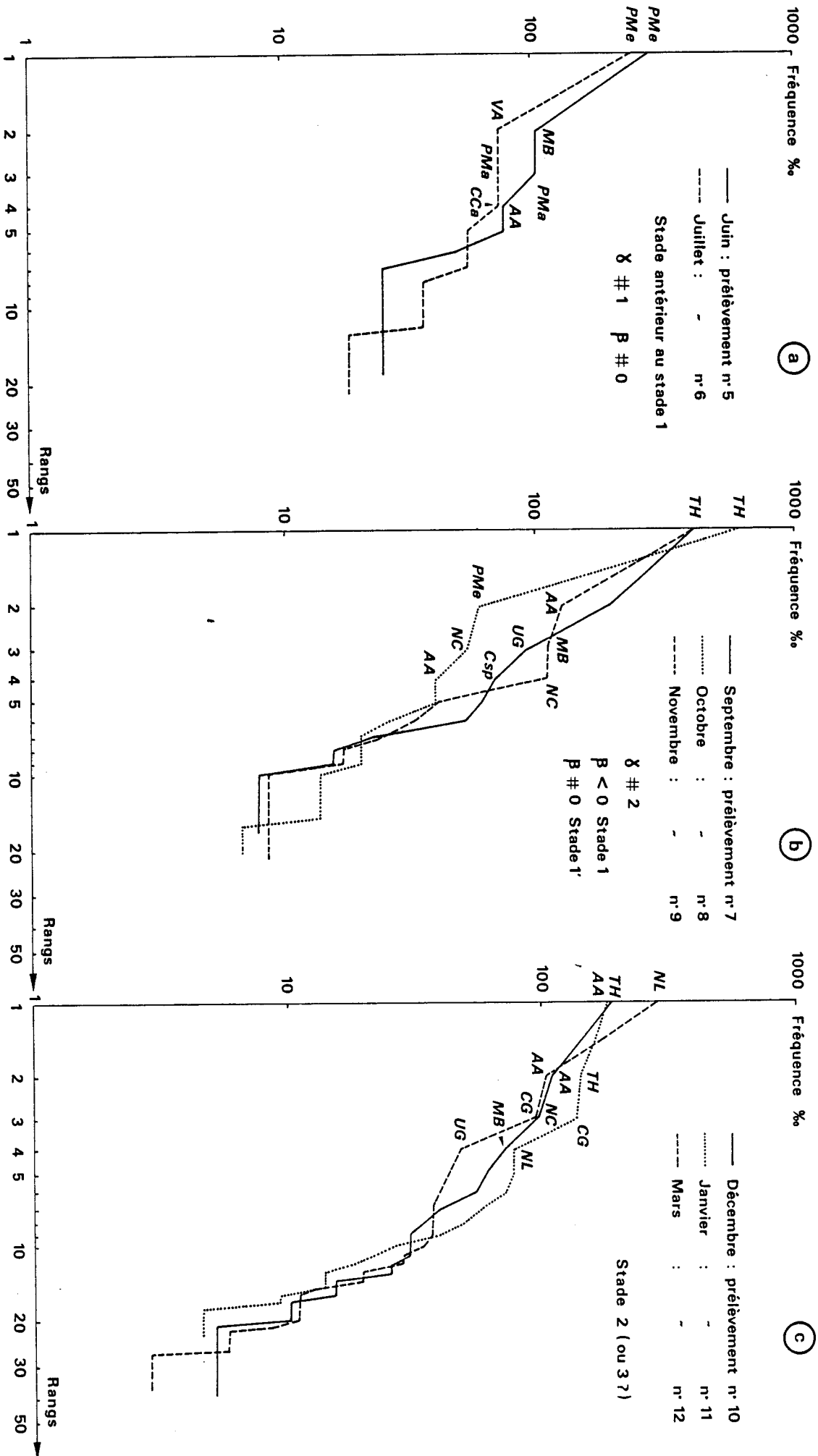


Fig. 63. Evolution de Diagrammes Rang-Fréquence des modules expérimentaux (Juin 1982 à Mars 1983).

intermédiaire entre les stades 1 et 2 dans la succession écologique.

c) Conclusion

L'étude comparée de la dynamique du peuplement expérimental et de celle du peuplement naturel démontre une tendance du premier vers l'acquisition :

- d'une diversité spécifique semblable à celle du milieu naturel,
- d'une même liste d'espèces,
- de diagrammes Rangs-Fréquences de même allure.

Cependant l'ordre des espèces est différent comme il est possible de le constater sur les AFC : l'arrangement quantitatif est dissemblable d'un milieu à l'autre.

Les espèces colonisatrices apparaissent dès le début en faible quantité dans les sédiments transplantés. De nouvelles espèces, et particulièrement des Annélides Polychètes colonisent progressivement ce milieu d'une façon différente du milieu extérieur. Chaque peuplement semble ainsi "s'équilibrer" à sa façon, en fonction du caractère confiné ou ouvert du biotope.

En définitive, il a été impossible de répondre rigoureusement à la question de savoir comment se recolonise un sédiment défauné, une fois transplanté dans un milieu plus sain. Les conditions mêmes de l'expérience imposent en effet une différence fondamentale entre sédiment expérimental et sédiment naturel : le confinement dans un volume très limité et la présence des parois sont des caractères différenciant le milieu expérimental par rapport au milieu d'accueil. Il est impossible d'affirmer que le contenu d'un module, et le même volume de sédiment plongé dans le milieu en l'absence de parois, constituent le même biotope. De fait, les faunes après un an d'expérience sont différentes, bien qu'ayant acquis les mêmes caractères quantitatifs de diversité. Tout au plus pourra-t-on, par cette méthode, comparer l'évolution des sédiments défaunés de différentes provenances, soumis aux mêmes conditions expérimentales.

3 - DISCUSSION

3.1. Récapitulation : principaux évènements observés et leur interprétation

Cette étude du processus de colonisation de "modules expérimentaux" entre le 8 mars 1982 et 11 mars 1983, nous a permis de récolter 1273 individus et 87 espèces dont 39 espèces de Polychètes, 30 de Crustacés et 9 de Mollusques. Tandis que les prélèvements à la benne ont réuni 2842 individus de 110 espèces dont 59 espèces de Polychètes, 32 de Crustacés et 15 de Mollusques pendant un cycle annuel.

Le groupe dominant est celui des Annélides Polychètes dans les deux milieux : en milieu naturel il atteint 73% des individus, tandis qu'en milieu expérimental il est de 59%. Parmi les familles les mieux représentées on trouve : Capitellidae, Cirratulidae, Lumbrinereidae, Nereidae, Spionidae et Terebellidae. Les Crustacés ont été les premiers à coloniser les modules expérimentaux, et particulièrement des Amphipodes adultes : *Gammarus aequicauda*, *Microdeutopus bifidus* et *Corophium runcicorne*. Les Mollusques ont été les derniers à les coloniser à partir de juin avec les Lamellibranches *Abra alba* et *Corbula gibba*.

En ce qui concerne la diversité spécifique, nous observons une évolution du peuplement expérimental qui tend à rejoindre les valeurs de diversité du peuplement naturel à partir du dixième mois de l'expérience.

Lors du premier trimestre, nous constatons un relargage important des polluants ainsi que l'élimination progressive de l'ammonium dans les modules. Cette période correspond à une phase de latence, liée à l'ensemble des facteurs altérogènes, et limitant la colonisation benthique.

La colonisation qui suit la phase de latence dépend essentiellement du mode de reproduction et de la mobilité des espèces, ainsi que de la granulométrie et du contenu chimique du sédiment. Le processus de colonisation s'opère globalement, à partir d'espèces présentes dans le milieu d'accueil et dont l'abondance est conditionnée par les facteurs naturels. Il s'effectue plus ou moins rapidement selon le taux initial de polluants, la saison, la température, l'hydrodynamisme et autres facteurs pouvant influencer ou empêcher l'installation d'organismes colonisateurs dans le milieu expérimental. En fait, l'expérience en Méditerranée a été mise en route à une seule saison et l'influence des conditions

saisonnnières sur la recolonisation sera analysée en Mer du Nord.

Le pourcentage d'affinité entre les milieux naturel et expérimental augmente progressivement, atteignant un maximum en juillet. L'affinité entre les différents peuplements est plus importante sur le plan quantitatif que sur le plan qualitatif. En d'autres termes, on observe non pas un remplacement des espèces, mais une évolution des rapports quantitatifs entre elles, mise en évidence par l'analyse numérique.

La figure 64 est un schéma synthétique rapprochant les résultats de l'AFC (benne + expérimental) dans les axes 1 et 3 et les diagrammes rangs-fréquences aux différentes phases de la recolonisation des modules, et pour le milieu naturel. On constate qu'à chaque phase caractéristique du repeuplement, correspond une allure typique du DRF.

Dans le milieu naturel le peuplement présente une structure assez constante (Figure 64 : voir B = tous prélèvements). Toutefois les prélèvements 7 et 9 s'individualisent dans l'AFC, et leurs DRF sont plus verticaux. Les DRF correspondants aux prélèvements 8 à 11 montrent un redressement progressif des courbes évoquant une évolution vers un stade 3.

Les modules 5 et 6 (juin, juillet) correspondant à une phase de latence, avant toute structuration du peuplement expérimental, stade antérieur au stade 1, avec le Polychète *Polycirrus medusa* en tête. Le DRF est assez heurté mais suit une pente générale voisine de - 1.

On observe ensuite dans l'AFC un déplacement le long de l'axe 1, isolant les modules 7, 8, 9 (septembre à novembre). Ce trimestre présente des DRF plus évolués, correspondant surtout à des stades 1 et 1' et évoquant déjà l'existence de compétition. Parmi les espèces les mieux représentées nous avons : *Tharyx sp.*, *Polycirrus medusa*, *Microdeutopus bifidus* ainsi que *Abra alba*. Les DRF montrent une pente voisine de - 2.

Le groupe des modules 10, 11 et 12 est caractérisé par des DRF correspondant à un stade plus évolué : 2 ou 3. Les espèces plus abondantes sont *Notomastus latericereus*, *Tharyx sp.* et *Abra alba*. Ce groupe tend à se rapprocher du milieu naturel dans l'AFC, comme dans les DRF.

En résumé l'évolution constatée au niveau du graphe de l'AFC est recoupée par une évolution parallèle des DRF. Les deux techniques sont complémentaires, et l'ensemble des deux permet la meilleure vision d'ensemble de l'organisation des peuplements, et de leur évolution.

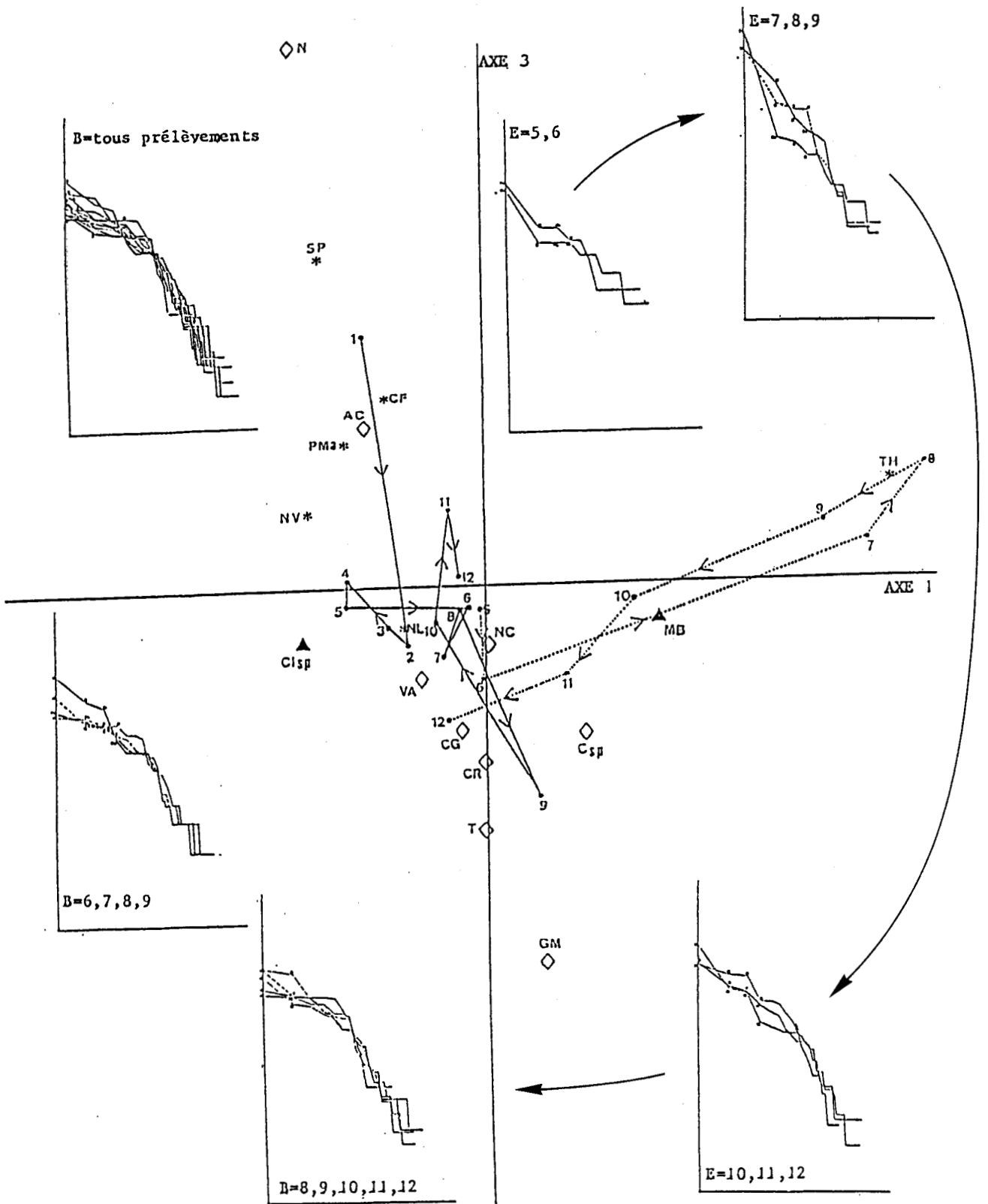


Fig. 64. Schéma synthétique rapprochant les résultats de l'AFC (projection dans le plan 1,3) et l'évolution des allures des DRF.

- : DRF Milieu naturel (B)
- : DRF Milieu expérimental (E)
- : Cas du prélèvement n° 7
- : Evolution des DRF

Le peuplement expérimental évolue vers une même composition en espèces que le peuplement d'accueil, une même diversité spécifique, et des DRF de même allure. Cependant les proportions des espèces sont différentes dans les deux communautés à la fin de l'expérience. Leurs positions dans les DRF et dans les plans factoriels sont différentes.

Bien qu'il soit trop tôt pour généraliser, on est amené à penser que les mêmes espèces ne jouent pas les mêmes rôles dans le milieu confiné et dans le milieu ouvert.

3.2. Conclusions de l'expérience en Méditerranée : insuffisances de la méthode ; améliorations pour l'expérimentation en Mer du Nord

A l'analyse de cette première expérimentation, il est apparu un certain nombre d'insuffisances méthodologiques, que l'on a essayé de redresser pour notre seconde expérience, effectuée en Mer du Nord. Les améliorations ont essentiellement porté sur les points suivants :

a) L'étude de la variabilité aléatoire La variabilité liée aux aléas de l'échantillonnage est rarement étudiée dans les études benthiques. Elle peut être pourtant une source importante d'informations sur l'organisation et le fonctionnement des écosystèmes (un écosystème totalement homogène ne pourrait pas fonctionner !). Nous avons, en Mer du Nord, amélioré le protocole en opérant plusieurs replicats, c'est-à-dire en récupérant à chaque date de relevé plusieurs modules afin de pouvoir distinguer, dans les variations observées, ce qui revient aux phénomènes décrits et ce qui est vraisemblablement lié au hasard de l'échantillonnage. On a également doublé chaque échantillonnage dans le milieu naturel environnant.

b) L'étude de l'influence de la saison sur le processus de recolonisation L'expérimentation a consisté à déposer des modules à différentes dates de l'année, de manière à observer les processus sur différentes plages temporelles. La disponibilité des larves aptes à coloniser de nouveaux milieux se modifie selon l'époque de l'année ; on observera des scénarios aux différentes époques de l'année.

c) En Méditerranée, les relevés étaient effectués avec une périodicité mensuelle. En Mer du Nord, des intervalles de temps plus rapprochés, surtout lors des premiers mois d'immersion, nous ont permis de mieux suivre les processus de restauration.

d) Le tamisage du sédiment a eu lieu sur maille de 0,5 mm en Mer du Nord au lieu de 1 mm en Méditerranée, permettant d'observer les stades postlarvaires qui ainsi, ont pu être inventoriés et dénombrés au cours de toute l'expérimentation.

e) Des descripteurs ont été ajoutés à l'expérience en Mer du Nord : La mesure de la biomasse a été ajoutée à l'expérience en Mer du Nord, nous permettant une estimation de la production.

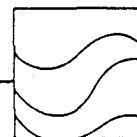
Les dosages de métaux n'ont été effectués en Méditerranée que sur l'eau interstitielle du sédiment, et en Mer du Nord sur le sédiment *in toto* et dans les principales espèces de la communauté.

La matière organique a été dosée dans les sédiments de Mer du Nord. Enfin divers descripteurs de la masse d'eau surplombant les modules ont été mesurés.

f) Diverses améliorations pratiques ont été également apportées au niveau des modules eux-mêmes (voir chapitre Conclusion, pages 471 et 473).

g) Les analyses mathématiques ont été plus approfondies et plus diversifiées pour l'expérience en Mer du Nord.

Nous insérons ci-après un article qui, applique la méthode aux seuls Annélides Polychètes, retrouvant les principax faits mis en évidence dans ce qui précède.



Colonisation
Polychètes
Succession écologique
Pollution

Colonization
Polychaetes
Succession
Pollution

Dynamique de la colonisation par les annélides polychètes de sédiments défaunés par la pollution dans des enceintes expérimentales en rade de Toulon (France)

Victoria DIAZ-CASTAÑEDA, Patrick SAFRAN

Université des Sciences et Techniques de Lille, Laboratoire d'Écologie Numérique,
Station Marine, B.P. 41, 62930 Wimereux, France.

Reçu le 23/6/86, révisé le 2/11/87, accepté le 30/11/87.

RÉSUMÉ

Ce travail concerne la recolonisation de sédiments défaunés, par la pollution et l'anoxie, avec étude conjointe de la cinétique de certains polluants. L'expérience a consisté à prélever des échantillons de sédiment défauné de l'étang de Berre et à les transplanter dans une baie beaucoup moins polluée des environs de Toulon, la baie du Lazaret.

En mars 1982, 24 échantillons ont été placés dans des « modules » expérimentaux, fixés ensuite par 5 m de fond. Durant un an, deux modules ont été relevés chaque mois, l'un pour le dosage des polluants (ammonium, orthophosphates, cuivre, zinc, plomb, cadmium), l'autre pour l'étude statistique multivariée de colonisation par des organismes benthiques. Nous nous limitons ici à l'analyse de la recolonisation par les polychètes, groupe dominant et le plus diversifié.

Après une phase de latence d'environ deux mois (les modules se débarrassant d'une partie de leurs polluants et la matière organique s'oxydant), la recolonisation s'opère surtout à partir des larves méroplanctoniques, dont l'abondance est conditionnée par les facteurs du milieu, mais aussi à partir de l'immigration d'adultes. Pendant les trois premiers mois, la recolonisation est réalisée par des crustacés adultes, en particulier des amphipodes, puis, à partir du quatrième mois, par des polychètes : les premières espèces installées sont *Polycirrus medusa*, *Stylarioïdes eruca*, *Mercierella enigmatica*, *Lumbrineris latreilli* et *Syllis hyalina*. Les mollusques sont les derniers à coloniser les modules.

L'analyse factorielle des correspondances ainsi que les diagrammes rangs-fréquences montrent une évolution du peuplement expérimental vers l'état final proche du peuplement naturel. Après un an, diversité et liste des espèces sont les mêmes : cependant l'organisation, c'est-à-dire les proportions respectives des espèces, sont différentes. Chacun des peuplements comparés semble « s'équilibrer » à sa façon en fonction du caractère confiné ou ouvert du biotope, alors même que les caractères physiques du substrat sont similaires.

Oceanol. Acta, 1988, 11, 3, 285-297.

ABSTRACT

Colonization and dynamics of polychaetes, in a soft-bottom benthic environment. An experimental study in the Mediterranean

This study demonstrates the process of recolonization of a defaunated soft substrate in relation to the evolution of certain pollutant contents. Azoic sediments from the étang de Berre were transplanted to the cleaner Lazaret Bay near Toulon.

Samples were placed in 24 experimental boxes, fixed at 5 m depth in March 1982; two boxes were removed each month, one for chemical and the other for faunal analysis, to follow the degree of colonization. Monthly grab samples were also taken

in the area surrounding the boxes to compare with the experimental populations. The faunistic inventory of each box and sample was accompanied by chemical analyses of ammonium, orthophosphates, copper, zinc, lead and cadmium. The recolonization process is described by multi-variate analysis, limited here to the polychaete worms which were the dominant group.

Preceding recolonization, we observed a "latent period" of about two months, during which the experimental boxes discharged part of their pollutants and organic matter was oxidized: animals were then almost absent. Recolonization took place essentially from larvae of species present in the experimental area whose abundance was conditioned by environmental factors. Primary colonization was by adult crustaceans, particularly amphipods which were dominant during the first three months. After the fourth month the dominant position was taken by polychaetes, the first species to establish being *Polycirrus medusa*, *Stylarioides eruca*, *Mercierella enigmatica*, *Lumbrineris latreilli* and *Syllis hyalina*. Molluscs were the last group to colonize the experimental boxes.

Factorial correspondance analysis, as well as rank-frequency diagrams showed evolution of the experimental population towards a final state close to that of the natural population. After one year we found almost the same diversity and species as in natural populations, although their organization appeared to be different. Each population seems to "balance" itself in its own way in relation to the "close" or "open" biotope, even when the physical characteristics of sediments are similar.

Oceanol. Acta, 1988, 11, 3, 285-297.

INTRODUCTION

La recolonisation naturelle d'un substrat expérimentalement défauné a surtout été étudiée jusqu'à présent à partir de substrats durs, et plus particulièrement à l'aide d'éprouvettes, de plaques immergées, etc. (Castric-Fey, 1984). Depuis une quinzaine d'années seulement des expériences analogues ont été réalisées sur milieu meuble (Guérin, 1970; Sarnthein, Richter, 1974; Massé, Guérin, 1978; Dauer, Simon, 1976; Grassle, Grassle, 1974; Arntz, Rumohr, 1978; 1982; Obrebski, 1979; Desbruyères *et al.*, 1980; Santos, Simon, 1980; Rumohr, Arntz, 1982; Bell, Devlin, 1983; Dauvin, 1984; Bonsdorff, Osterman, 1984; Zajac, Whitlatch, 1984).

Ce travail porte sur des échantillons de sédiments de l'étang de Berre, défaunés par la pollution et l'anoxie, placés dans des récipients, puis déposés sur un fond de même nature mais quasi-exempt de pollution, en baie du Lazaret (Toulon).

Le maintien et le renouvellement des communautés benthiques sont conditionnés par la réussite ou l'échec du recrutement larvaire. L'un des intérêts actuels dans les études de la dynamique des populations est la compréhension du phénomène du recrutement (Bachelet, 1981). Aussi, nous considérons, expérimentalement et quantitativement, le recrutement benthique des échantillons de sédiment préalablement défaunés et replacés dans les conditions naturelles. Il est dû essentiellement aux postlarves et juvéniles au moment de leur sédentarisation, et pour une part aux adultes (notamment *Prionospio malmgreni*, *Capitella capitata*, *Microdeutopus bifidus*...).

Le recrutement d'espèces colonisatrices a été étudié expérimentalement en tant que réaction de la communauté à une pollution. Les échantillons de sédiment étudiés, antérieurement défaunés par une pollution

d'origine urbaine et industrielle, sont placés, partiellement isolés, dans des conditions moins défavorables. Leur repeuplement à partir de la communauté environnante est suivi pendant une durée suffisante pour permettre le retour à un état aussi diversifié que l'est la communauté extérieure.

Le protocole expérimental, les traitements mathématiques des données, les résultats généraux et ceux concernant les mollusques, ont déjà été publiés (Diaz-Castañeda, 1984; 1986).

Les auteurs précédemment cités mettent en évidence des variations selon le type de sédiment et la profondeur; leur étude est qualitative, parfois quantitative mais limitée à la cinétique des espèces individuelles. Nous avons au contraire cherché à décrire le phénomène de repeuplement dans son aspect biocoenotique en faisant appel à des méthodes numériques multivariées. Nous nous sommes limités ici à l'analyse du repeuplement en annélides polychètes, groupe qui s'est révélé dominant au cours de la colonisation (73% en milieu naturel et 59% en milieu expérimental) et aussi le plus diversifié. Les caractères trophiques de quelques espèces rencontrées ont été décrits, car leur proportion respectives dans la communauté peut présumer d'un type prédominant d'énergie.

SITE DE L'ÉTUDE

L'étang de Berre (fig. 1 a), lagune littorale recevant les eaux douces de la Durance, est un écosystème fortement perturbé par un aménagement industriel lourd. Le sédiment prélevé est à prédominance vaseuse; il correspond, dans des conditions non perturbées, à « biocoenose des sables vaseux de mode calme » (SVMC (Perès, Picard, 1964). Ce peuplement a été ég

lement décrit dans de nombreux biotopes plus ou moins perturbés mais, dans notre cas, les sédiments prélevés étaient totalement dépourvus de macrofaune.

La baie du Lazaret (fig. 1 b) est située dans la rade de Toulon, dans une aire faisant partie du complexe portuaire, plus épargnée en raison des courants. Le fond est occupé par un sédiment voisin de celui de l'étang de Berre et peuplé par la biocoenose SVMC très peu altérée (Bourcier *et al.*, 1979). C'est dans ce site que nous avons placé les récipients remplis de sédiment de l'étang de Berre afin d'en suivre la recolonisation par des organismes macrobenthiques.

MÉTHODES

Prélèvements de sédiment, modules expérimentaux

Environ 5 dm³ de sédiment, recueillis à l'aide d'une benne « orange peel » sur 1/12 m² de surface, sont déposés dans des récipients carrés, en polyéthène ou « modules », de 26 cm de côté (1/12 m²), de 11 cm de hauteur et remplis sur une épaisseur de 9 cm. Ces modules sont immergés, avant leur utilisation, pendant environ une semaine dans de l'eau de mer renouvelée, afin d'éliminer un maximum de substances chimiques adsorbées sur les parois. L'absence de tout macrozoobenthos vivant dans le sédiment est vérifiée : seuls quelques débris d'animaux morts sont présents, démontrant un apport de matière organique récent (autopollution).

Vingt quatre modules sont préparés en mars 1982 puis fixés en plongée, sur le site retenu à une profondeur de 5 m. Ces modules sont récupérés à raison de deux chaque mois pendant un an : l'un pour l'analyse chimique des polluants, l'autre pour l'analyse faunistique (inventaire de la totalité du module).

Pour comparer la recolonisation avec la biocoenose environnante, variant elle-même avec les saisons, chaque récupération mensuelle de modules est accompagnée d'un échantillonnage du benthos local, à quelques

mètres des modules, avec la benne « orange peel » (environ 10 dm³). Un échantillonnage à la benne est également effectué une semaine avant la pose des modules, afin d'avoir un point de zéro. Les dates précises de relevés de modules et les numéros des échantillons sont donnés dans le tableau 2.

Après la récolte, le sédiment du module ou de l'échantillon à la benne est tamisé sur une maille carrée de 0,7 mm de côté; les organismes sont déterminés si possible jusqu'à l'espèce et dénombrés.

Dosages de polluants

Les dosages de substances polluantes (ions ammonium, orthophosphates, nitrites, phosphates hydrolysables, Pb, Zn, Cu, Cd) ont été réalisés sur le sédiment des modules et des échantillons à la benne par le laboratoire d'Hydrologie et Molysmologie aquatique du Pr. Arnoux (Faculté de Pharmacie de Marseille). Les méthodes de dosage et l'étude plus exhaustive des variations de ces substances sont données dans Diaz-Castaneda (1984; 1986).

Analyses numériques

Coefficients d'affinité

Afin d'évaluer la différence de composition faunistique entre le module et le prélèvement en milieu naturel aux différentes dates du suivi, nous avons utilisé les coefficients d'affinité quantitatifs de Sanders et qualitatifs de Sørensen et d'Ochiaï (*in* Legendre, Legendre, 1984).

Diversité spécifique

La diversité spécifique a été décrite par l'indice de diversité de Shannon (Shannon, 1948).

La diversité spécifique d'un échantillon peut également être caractérisée de façon plus précise, à l'aide d'un diagramme rangs-fréquences (Frontier, 1977; 1985) ou DRF. Cette méthode consiste à porter, sur un graphique, en abscisse, le rang des espèces classées par ordre d'abondances décroissantes, et en ordonnée la fréquence des espèces dans l'échantillon, les deux grandeurs étant exprimées en log. L'allure de la courbe décroissante obtenue renseigne sur la composition de l'échantillon.

Analyses factorielles

Nous avons effectué des analyses factorielles des correspondances (Benzecri *et al.*, 1973) sur les tableaux de contingence croisant les prélèvements et les espèces. La valeur située à l'intersection d'une ligne et d'une colonne représente l'effectif d'une espèce dans un échantillon, sans transformation des données.

Classification numérique

Nous avons réalisé une classification hiérarchique des échantillons, et une classification hiérarchique des espèces d'après le critère de la maximisation des moments centrés d'ordre 2, d'après un algorithme disponible au Centre de Traitement de l'Information de l'Université de Lille I.

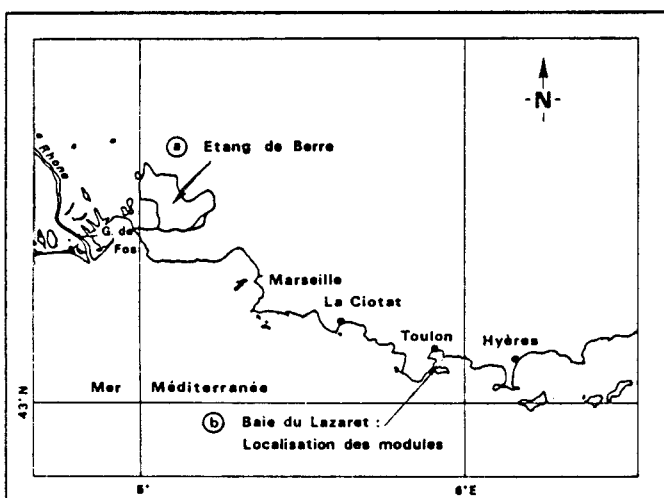


Figure 1
Situation géographique de l'étang de Berre (a) et de la baie du Lazaret (b)

Geographical location of the study area: Berre Lagoon (a) and Lazaret's bay (b).

RÉSULTATS

Caractères généraux du peuplement annélide observé

Importance des annélides polychètes

Le tableau 1 donne les pourcentages des différents groupes zoologiques dans les modules expérimentaux et dans le milieu environnant. 746 annélides, répartis en 39 espèces et représentant 59% du total des individus, ont été récoltés dans les modules expérimentaux sur un an, contre 2104, répartis en 59 espèces et représentant 73% de l'échantillonnage total, dans le milieu environnant; quelques espèces sont communes aux deux milieux. La figure 2 récapitule la composition des échantillons date par date. On observe la prédominance des annélides, tant dans le peuplement naturel que dans l'expérience de repeuplement. Le repeuplement des modules commence à être important au 5^e relevé (fin juin). Les crustacés (surtout des amphipodes adultes) ont été les premiers à coloniser les modules : prélèvements 2 à 4. Puis viennent les polychètes, avec *Polycirrus medusa*, *Stylarioides eruca*, *Lumbrineris latreilli*, *Mercierella enigmatica* et *Syllis hyalina*. Les mollusques sont les derniers à coloniser les modules : ils apparaissent en juillet (l'analyse de leurs variations est donnée dans Diaz-Castañeda et Safran, 1986).

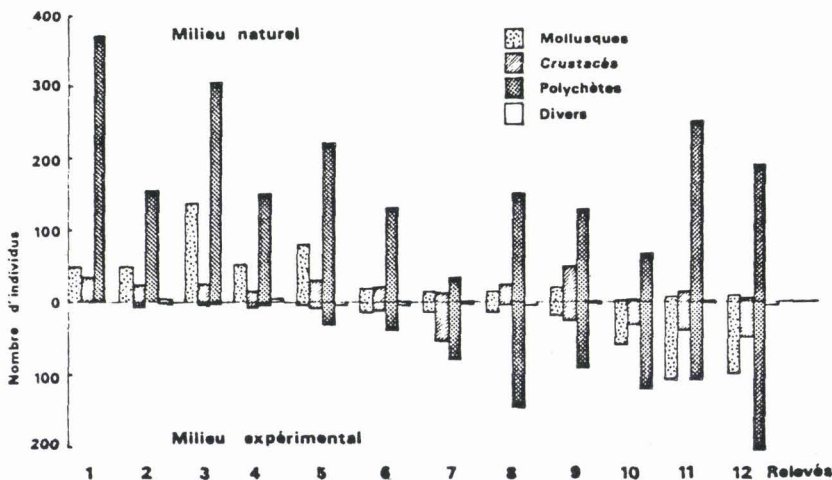


Figure 2
Évolution annuelle de l'effectif des principaux groupes zoologiques.
Annual evolution of the number of individuals of the main zoological groups.

Le maximum d'espèces d'annélides polychètes se situe en décembre (10^e relevé) : 23 espèces, soit à peu près le nombre d'espèces trouvées dans le milieu environnant (fig. 3). L'effectif d'annélides, toutes espèces comprises, augmente entre le 4^e et le 8^e relevé (début juin à octobre) atteignant finalement le niveau trouvé dans le milieu naturel (fig. 3 b). Rappelons que la benne récolte dans le milieu environnant une surface et un volume de sédiment à peu près équivalents à ceux du module expérimental.

La chute du nombre d'espèces dans le milieu naturel en septembre (relevé n° 7 : 5 espèces) peut être mise en relation avec une tempête survenue quelques jours auparavant et ayant fortement perturbé le milieu. Le sédiment des modules est toutefois resté en place. La

Tableau 1
Pourcentages des différents groupes zoologiques.
Percentages of the various zoological groups.

| | Milieu naturel | Milieu expérimental |
|------------|----------------|---------------------|
| Polychètes | 73 | 59 |
| Mollusques | 17 | 22 |
| Crustacés | 9 | 18 |

croissance du nombre d'espèces dans le module semble très peu affectée à cette date, probablement grâce à l'effet protecteur des parois.

Le processus de recolonisation des modules a été mis en relation avec les modifications du milieu. Une analyse détaillée en est donnée par Diaz-Castañeda (1984). Le sédiment des modules est probablement peu attractif dans les semaines qui suivent sa mise en place [taux en divers polluants et manque d'un film bactérien-algal vivant assez développé pouvant induire l'installation des organismes benthiques (Gray, 1974; 1981; Crisp, 1974)]. Ceci peut être à l'origine de la phase de latence observée dans leur recolonisation. Parallèlement, on constate que le sédiment des modules se débarrasse de son contenu en polluants, en particulier en ammonium (fig. 3 c), orthophosphates (fig. 3 d), zinc

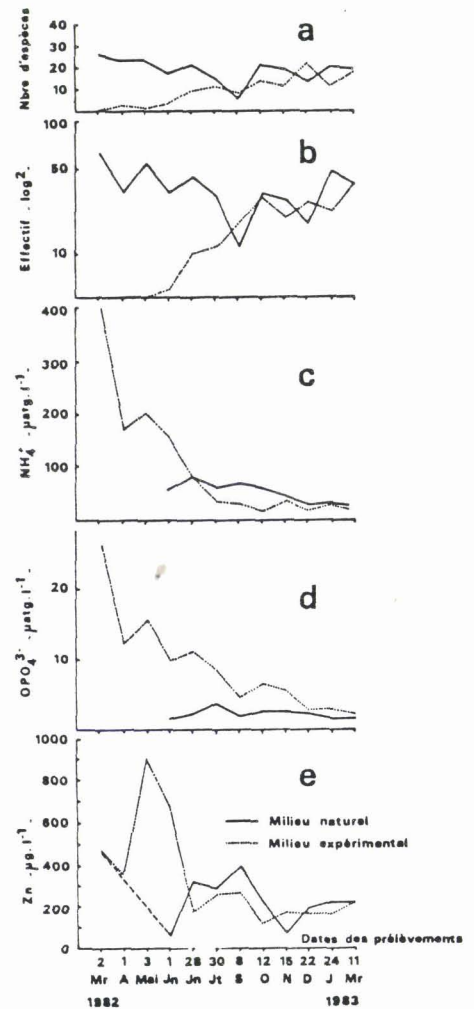


Figure 3
Évolution annuelle dans les milieux naturels (Berre) et expérimental (modules) de la richesse spécifique (a), de l'effectif (b), de l'azote ammoniacal (c), des orthophosphates (d) et du zinc (e).
Annual evolution of species richness (a), number of individuals (b), ammoniacal nitrogen (c), orthophosphates (d) and zinc (e) in natural and experimental environments.

Tableau 2

Espèces dominantes et sub-dominantes des polychètes dans le milieu naturel : B : échantillons à la Benne; E : modules Expérimentaux.

Dominant and sub-dominant species of polychaetes in the natural environment. B: grab samples; E: experimental boxes.

| Milieu naturel | B1 2/3/82 (Point zéro) | B2 1/4/82 | B3 3/5/82 | B4 1/6/82 | B5 28/6/82 | B6 30/7/82 |
|--|---|--|---|---|---|---|
| Espèces dominantes | <i>C. cf. furcatus</i> <i>S. prolifera</i> <i>P. malmgreni</i> <i>N. latericeus</i> | <i>A. oxycephala</i> <i>L. latreilli</i> <i>N. latericeus</i> | <i>N. latericeus</i> <i>N. caudata</i> <i>N. venustula</i> <i>L. latreilli</i> | <i>N. venustula</i> <i>L. latreilli</i> <i>N. latericeus</i> | <i>N. venustula</i> <i>N. latericeus</i> | <i>P. medusa</i> <i>N. caudata</i> <i>N. latericeus</i> |
| Espèces sub-dominantes | <i>L. latreilli</i> <i>N. venustula</i> <i>A. cirrosa</i> <i>A. oxycephala</i> Cirratulidae sp2 | <i>N. caudata</i> <i>P. malmgreni</i> Cirratulidae sp2 | <i>P. malmgreni</i> <i>P. medusa</i> <i>A. oxycephala</i> <i>A. cirrosa</i> | <i>A. oxycephala</i> <i>N. caudata</i> <i>P. malmgreni</i> Cirratulidae sp2 | Cirratulidae sp2 <i>A. oxycephala</i> <i>N. caudata</i> <i>L. latreilli</i> <i>S. prolifera</i> | <i>L. latreilli</i> <i>S. rudolphi</i> <i>C. cf. furcatus</i> |
| Milieu expérimental | 8/3/82 Pose des modules | E13 1/4/82 | E14 3/5/82 | E15 1/6/82 | E16 28/6/82 | E17 30/7/82 |
| Espèces dominantes | | <i>P. medusa</i> Sabellidae | <i>P. eruca</i> | <i>M. enigmatica</i> | <i>P. medusa</i> <i>P. malmgreni</i> | <i>P. medusa</i> |
| Espèces sub-dominantes | | | | <i>L. latreilli</i> | <i>S. eruca</i> <i>P. cristata</i> | <i>P. malmgreni</i> <i>C. capitata</i> <i>S. decoratus</i> <i>A. foetida</i> |
| B7 8/9/82 | B8 12/10/82 | B9 15/11/82 | B10 22/12/82 | B11 24/1/83 | B12 11/03/83 | |
| <i>N. caudata</i> <i>L. latreilli</i> | <i>N. caudata</i> <i>P. medusa</i> <i>N. latericeus</i> <i>A. oxycephala</i> | <i>N. caudata</i> <i>N. latericeus</i> | <i>N. latericeus</i> <i>N. caudata</i> <i>S. rudolphi</i> <i>L. latreilli</i> | <i>N. latericeus</i> <i>C. cf. furcatus</i> <i>N. caudata</i> <i>A. oxycephala</i> | <i>N. latericeus</i> <i>P. medusa</i> Spionidae <i>S. rudolphi</i> <i>L. latreilli</i> | |
| Cirratulus sp2 Spio sp. | <i>L. latreilli</i> <i>C. cf. furcatus</i> | <i>L. latreilli</i> Terebellidae Spionidae Cirratulidae sp1 | <i>P. cristata</i> <i>C. capitata</i> <i>A. oxycephala</i> | Cirratulidae sp. <i>L. latreilli</i> <i>N. venustula</i> | | |
| E18 8/9/82 | E19 12/10/82 | E20 15/11/82 | E21 22/12/82 | E22 24/1/83 | E23 11/3/83 | |
| <i>Tharyx</i> sp. | <i>Tharyx</i> sp. | <i>Tharyx</i> sp. | <i>Tharyx</i> sp. | <i>Tharyx</i> sp. | <i>N. latericeus</i> | |
| <i>N. caudata</i> <i>G. convoluta</i> <i>N. latericeus</i> | <i>E. vittata</i> <i>P. medusa</i> <i>N. caudata</i> <i>G. convoluta</i> <i>L. latreilli</i> | <i>N. caudata</i> <i>C. capitata</i> <i>L. latreilli</i> | <i>N. caudata</i> <i>P. medusa</i> <i>N. latericeus</i> <i>P. cf. furcatus</i> | <i>N. latericeus</i> <i>N. caudata</i> <i>P. cristata</i> | <i>Tharyx</i> sp. <i>N. caudata</i> <i>Spio decoratus</i> | |

(fig. 3 e). Le relargage de ces substances chimiques est d'abord très rapide, puis plus lent; le niveau atteint celui du milieu environnant fin juin pour NH_4^+ , fin juillet pour le zinc, fin décembre pour PO_4^{--} . Les nitrites, peu abondants les premières semaines de l'expérience, apparaissent un mois après (avril, mai) en même temps qu'une légère remontée de l'ammoniaque, montrant ainsi qu'il s'agit peut-être de modules fortuitement plus riches en azote que les autres. Après une rechute du contenu en nitrites jusqu'en août, on observe une remontée régulière de $0,2 \mu\text{atg.l}^{-1}$, à $1,4 \mu\text{atg.l}^{-1}$ à la fin de la période d'expérience, correspondant visiblement à la minéralisation de la matière organique d'origine.

Le tableau 2 indique les espèces dominantes des divers échantillons, benne et modules.

Affinités écologiques des espèces rencontrées

Comme nous l'avons dit, les espèces sont celles de la Communauté des Sables Vaseux en Mode Calme (SVMC, Perès, Picard, 1964). Les espèces caractéristiques exclusives de cette biocoenose sont *Aonides oxycephala*, *Aricia foetida*, *Chone collaris*, *Armandia cirrosa* et *Heteromastus filiformis*.

On a trouvé dans le milieu naturel de la baie du Lazaret quelques Sabellidae et quelques individus de *Pomatoceros triqueter* (Serpulidae) fixés sur des débris coquilliers, ainsi que quelques Terebellidae : *Amphitrite cirrata*, *Pista cristata*, *P. maculata*, *Polycirrus medusa*, *Nicolea venustula* (uniquement dans le peuplement naturel et en abondance).

Parmi les espèces indicatrices de pollution, on trouve *Capitella capitata*, *Nereis caudata*, *Ophryotrocha pueri-*

Tableau 3

Régimes alimentaires (d'après Fauchald et Jumars, 1979) de quelques polychètes rencontrés : N : Milieu naturel (échantillon à la benne); E : Milieu expérimental (modules); □ : Espèces communes aux deux milieux.

Diet (after Fauchald and Jumars, 1979) of certain identified polychaetes. N: natural environment (grab samples); E: experimental environment (boxes); □: species common to both.

lis, *Staurocephalus rudolphi*. Les espèces *Marphysa sanguinea*, *Phyllodoce mucosa*, *Glycera convoluta* et *Syllis* sp. sont tolérantes à la pollution (Ledoyer, 1968; Bellan, 1964; Hong, 1980). *Heteromastus filiformis*, *Lumbrineris latreilli*, *Spio decoratus* et *Ophryotrocha puerilis* sont indicatrices de la présence de matière organique; *Notomastus latericeus* et *Prionospio malmgreni* sont tolérantes à cet égard. *Pomatoceros triqueter* a été observé uniquement dans le milieu naturel. Les espèces vasicoles et vasicoles-tolérantes sont relativement bien représentées : *Notomastus latericeus*, *Polycirrus medusa*, *Marphysa sanguinea*, *Prista cristata*, *Pectinaria auricoma* (seulement dans les modules), *Flabelligera diplochaitos* (seulement dans le milieu naturel).

Le simple examen des listes faunistiques (tab. 2 et Diaz-Castañeda, 1984) montre une évolution des peuplements vers une similitude croissante entre modules et peuplement naturel. Nous constatons une colonisation progressive essentiellement par un stock d'espèces, appartenant à la biocoenose SVMC, indicatrice de pollution et de richesse du sédiment en matière organique. En effet, la baie du Lazaret, relativement épargnée, n'est cependant pas exempte de pollution quoiqu'à un niveau bien inférieur à celui de l'étang de Berre (Bourcier et al., 1979).

Caractères trophiques des espèces rencontrées

Nous avons récapitulé au tableau 3 les régimes alimentaires des espèces que nous avons rencontrées dans notre expérimentation, en distinguant les espèces présentes dans les modules (E), dans le milieu naturel environnant (N) et dans les deux milieux (□). Pour ce faire, nous nous sommes servi des catégories établies par Fauchald et Jumars (1979).

Dans nos deux milieux, les déposivores sont les plus abondants, ce qui semble logique vu la nature du sédiment et sa richesse en matière organique. Cette catégorie utilise les bactéries comme source importante de nourriture. Parmi les déposivores tubicoles de subsurface on trouve *Pectinaria koreni*, *P. auricoma* et *Clymene lumbricoides* (cette dernière uniquement dans le milieu naturel). En ce qui concerne les déposivores de surface, libres ou présentant des terriers temporaires, on trouve *Capitella capitata*, *Notomastus latericeus*, *Prionospio malmgreni*, *Heteromastus filiformis*, *Spio decoratus*, *Aonides oxycephala*, *Flabelligera diplochaitos* et *Armandia cirrosa*; tous sauf *F. diplochaitos* sont présents dans les deux milieux.

La présence de plusieurs espèces de Terebellidae peut être en relation avec leur capacité d'absorber la matière organique dissoute (in Fauchald, Jumars, 1979).

| | | | |
|---|----------------------------------|-----------------|--|
| | | CAPITELLIDAE | |
| □ | <i>Notomastus latericeus</i> | | Selective motile deposit-feeders |
| □ | <i>Heteromastus filiformis</i> | | Selective motile deposit-feeders |
| □ | <i>Capitella capitata</i> | | Non selective deposit-feeders |
| | | CIRRATULIDAE | |
| E | <i>Tharyx</i> sp. | | Surface deposit-feeders |
| | | DORVELLEIDAE | |
| N | <i>Ophryotrocha puerilis</i> | | Herbivorous and facultative carnivores (variety of small invertebrates) |
| | | EUNICIDAE | |
| □ | <i>Marphysa sanguinea</i> | | Carnivores can also live largely on detritus |
| □ | <i>Nematonereis unicornis</i> | | Carnivores |
| □ | <i>Eunice vittata</i> | | Carnivores |
| | | FLABELLIGERIDAE | |
| N | <i>Flabelligera diplochaitos</i> | | Surface deposit-feeders |
| | | GLYCERIDAE | |
| □ | <i>Glycera convoluta</i> | | Carnivores. their jaws are penetrated by a canal connected basally to a gland, its secretion is toxic to small crustaceans. |
| | | LUMBRINEREIDAE | |
| □ | <i>Lumbrineris latreilli</i> | | Carnivores or carrion-feeders; also deposit-feeders |
| | | NEREIDAE | |
| □ | <i>Nereis caudata</i> | | Omnivorous, little selective carnivores |
| | | OPHELIA | |
| □ | <i>Armandia cirrosa</i> | | Non selective deposit-feeders |
| | | PECTINARIIDAE | |
| □ | <i>Pectinaria koreni</i> | | Selective deposit-feeders |
| E | <i>Pectinaria auricoma</i> | | Selective deposit-feeders |
| | | PHYLLODOCIDAE | |
| N | <i>Phyllodoce mucosa</i> | | Hunting carnivores, catching their prey with the muscular pharynx (variety of small invertebrates) |
| N | <i>Phyllodoce vitata</i> | | Cannibalism is widespread |
| | | POLYONIDAE | |
| □ | <i>Harmothoe</i> sp. | | Carnivores, feeding on small crustaceans (amphipods) polychaetes, gastropods, sponges and echinoderms. |
| | | SABELLIDAE | |
| E | <i>Chone</i> sp. | | Herbivorous (phytoplankton) Filter-feeders (diatoms, dinoflagellates, small invertebrates including larvae) |
| | | SERPULIDAE | |
| N | <i>Pomatoceros triqueter</i> | | Filter-feeders or suspension-feeders |
| | | SIGALONIDAE | |
| N | <i>Sthenelais boa</i> | | Carnivores (small invertebrates). The larvae when planktotrophic, feed on phytoplankton and become predators after metamorphosis to the nectochaete stage. |
| | | SPIONIDAE | |
| □ | <i>Aonides oxycephala</i> | | Surface deposit-feeders |
| □ | <i>Prionospio malmgreni</i> | | Surface deposit-feeders |
| □ | <i>Spio decoratus</i> | | Surface deposit-feeders |
| □ | <i>Prionospio</i> sp. | | Surface deposit-feeders |
| | | SYLLIDAE | |
| N | <i>Syllis gracilis</i> | | Feed on diatoms and detritus |
| □ | <i>Syllis prolifera</i> | | Feed on diatoms and detritus |
| □ | <i>Syllis hyalina</i> | | Feed on diatoms and detritus |
| N | <i>Syllis spongicola</i> | | Feed on diatoms and detritus |
| | | TEREBELLIDAE | |
| N | <i>Amphitrite variabilis</i> | | Filter-feeders. May be capable of absorbing dissolved organic matter |
| E | <i>Amphitrite cirrata</i> | | Filter-feeders. May be capable of absorbing dissolved organic matter |
| N | <i>Nicolea venustula</i> | | Filter-feeders. May be capable of absorbing dissolved organic matter |
| □ | <i>Pista cristata</i> | | Filter-feeders. May be capable of absorbing dissolved organic matter |
| E | <i>Pista maculata</i> | | Filter-feeders. May be capable of absorbing dissolved organic matter |
| □ | <i>Polycirrus medusa</i> | | Filter-feeders. May be capable of absorbing dissolved organic matter |

Ophryotrocha puerilis (milieu naturel) est herbivore et carnivore facultatif. Les Eunicidae, représentés ici par *Marphysa sanguinea*, *Nematonereis unicornis* et *Eunice vittata*, sont essentiellement carnivores; le genre *Marphysa* comporte cependant des espèces herbivores et détritivores. *Glycera convoluta*, présente dans les deux milieux, est carnivore. *Lumbrineris latreilli* présente un régime à la fois carnivore, dépositore et nécrophage, lui permettant une large répartition écologique. *Nereis caudata* (présente dans les deux milieux et indicatrice de pollution) fait partie des carnivores vagiles; cependant, plusieurs espèces de la famille des Nereidae ont été signalées comme capables d'absorber la matière organique dissoute (in Fauchald, Jumars, 1979), et cela pourrait expliquer l'abondance de *N. caudata* dans nos échantillons. *Phyllodoce mucosa* et *P. vittata* (milieu naturel) et *Phyllodoce* sp. (modules) sont prédateurs; le cannibalisme est très répandu dans cette famille. Les *Harmothoe* sont également carnivores. Les larves de *Sthenelais boa* possèdent un régime phytoplanctonivore, tandis que les adultes sont carnivores.

Les prédateurs de surface sont un lien important entre l'épibenthos et l'endobenthos car, étant en surface, ils sont plus vulnérables à la prédation épibenthique (crabes, échinodermes, etc.), et d'autre part ils ont un impact considérable sur le recrutement des autres organismes par la bioturbation et parce qu'ils ingèrent les larves et juvéniles en surface (Brenchley, 1981). Les prédateurs jouent donc un rôle essentiel dans le contrôle de la structure des communautés de fond meuble.

En conclusion, la structure trophique est pratiquement la même pour les deux milieux, dominée par les dépositores au sens large et, à un moindre degré, par les carnivores.

Étude comparative des peuplements annéliens des deux milieux par le calcul des coefficients d'affinité

Les valeurs des coefficients de Sanders, de Sorensen et d'Ochiai sont représentées figure 4. On constate que le degré d'affinité, quelle que soit la façon de le mesurer, augmente avec le temps. Au début de l'expérience, on observe des valeurs faibles. Une première augmentation rapide se termine en septembre, due probablement à une perturbation par une tempête. Dès octobre, le niveau d'affinité retrouve sa valeur de fin juillet, puis continue à augmenter légèrement jusqu'à un palier d'environ 60% d'affinité, qui se maintient jusqu'à la fin de l'expérience.

Les valeurs des coefficients de Sanders (quantitatif) et de Sorensen (qualitatif) sont presque identiques sur toute l'expérience. Le coefficient d'Ochiai (qualitatif) est systématiquement inférieur aux deux premiers, bien que montrant des variations de même sens, seul le léger maximum de décembre n'étant pas observé.

Grands traits du processus de recolonisation

Le processus de recolonisation observé, consiste en une arrivée progressive d'espèces: les unes, pionnières, sont capables de coloniser rapidement le milieu après une phase de latence d'environ deux mois, les autres apparaissant plus tardivement après une modification du

milieu physique induite par les espèces pionnières et grâce à une microfaune suffisamment développée (Gray, 1974; 1981; Maki, Mitchell, 1985).

Les premières semblent n'avoir pas besoin d'une préparation très longue du sédiment; elles peuvent supporter des taux encore élevés en ammonium, orthophosphates, matières organiques et en certains polluants métalliques [Zn, Cu... (Diaz-Castañeda, 1984)]. Il s'agit souvent d'espèces assez abondantes dans le milieu naturel environnant: *Eunice vittata*, *Lumbrineris latreilli*, *Prionospio malmgremi*, *Polycirrus medusa*, *Pista cristata*.

Les espèces colonisant les modules plus tardivement sont parfois abondantes dans le milieu environnant, mais parfois rares ou absentes, telles *Tharyx* sp., *Pectinaria auricoma*, *Pista* sp., *Capitella capitata*, *Spio decoratus*. *Armandia cirrosa* apparaît dans les modules à une époque de l'année où elle est absente du milieu extérieur. Notons enfin qu'à l'inverse, certaines espèces abondantes dans le milieu extérieur n'ont jamais colonisé les modules: un Aphroditidae indéterminé, *Cirrophorus* cf. *furcatus*, *Syllis prolifera*, *Staurocephalus rudolphi*, *Aonides oxycephala*, *Spio* sp., trois espèces de Cirratulidae indéterminés, et *Nicolea venustula*. On peut supposer qu'il existe deux sources distinctes de recrutement. Pour les espèces présentant une activité natatoire relativement développée, la colonisation a pu se faire par migrations d'adultes et de juvéniles trouvant dans les modules des conditions favorables et des niches écologiques vacantes. Pour les espèces à mobilité réduite, le recrutement est sans doute dépendant de la sédentarisation de larves planctoniques (Bhaud, 1982). Pearson et Rosenberg (1978) affirment que, dans les étapes initiales de la colonisation d'une zone dépeuplée, la première modalité joue le rôle prédominant. Par la suite, les phénomènes de compétition et l'arrivée d'espèces carnivores jouent un rôle important dans l'organisation, la structure et la diversité des peuplements expérimentaux. Au cours de notre expérience, nous avons vu apparaître plusieurs espèces de carnivores: *Marphysa sanguinea*, *Nematonereis unicornis*, *Eunice vittata*, *Glycera convoluta*, ainsi que crustacés et des poissons (gobies): la plupart apparaissent, ou du moins ne deviennent nombreux, que tardivement.

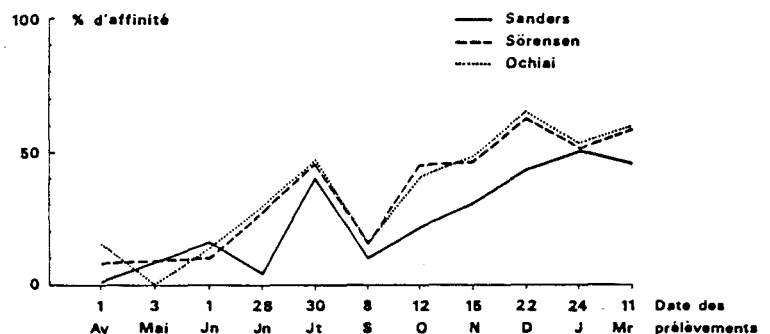


Figure 4

Évolution annuelle des coefficients d'affinités des polychètes.

Degree of affinity between natural and experimental populations calculated by Sanders, Sorensen and Ochiai indexes.

L'apparition dans les modules de *Tharyx* sp. est assez remarquable : l'espèce apparaît brusquement le 6^e mois, alors qu'elle est totalement absente des récoltes dans le milieu naturel, et elle se maintient à une densité élevée jusqu'à la fin de l'expérience, ne se raréfiant que le dernier mois. Son apparition a suivi une tempête survenue en septembre; il est impossible d'affirmer qu'il y ait une relation de cause à effet; toujours est-il que l'espèce, une fois installée, se maintient et n'est contrôlée que longtemps après par la compétition exercée par les autres espèces. Cette dynamique pourra être précisée grâce à l'analyse numérique qui suit.

Diversité spécifique

La figure 5a représente les variations de l'indice de diversité de Shannon (H) des deux types de prélèvements; la figure 5b, celles de l'indice de régularité de Pielou (R).

On constate sur la première figure que le milieu naturel présente des diversités plus élevées que les échantillons expérimentaux, sauf en décembre. Dans les modules, l'augmentation de la diversité dans les modules est très rapide à partir de juin, diminue à la suite d'une tempête (septembre) et atteint une valeur limite d'environ 3 bits/individus à la fin de l'année d'observation. Dans le milieu naturel l'indice de diversité présente une grande constance aux environs de 3,5, n'atteignant 4 qu'au début des observations, et baissant jusqu'à 1,8 immédiatement après la tempête.

La régularité est très constante dans le milieu naturel, pratiquement toujours comprise entre 0,8 et 0,9 (caractéristique d'un peuplement mature). Dans les modules, la régularité est présente à partir du quatrième relevé des valeurs voisines de celles du milieu naturel, sauf après la tempête de septembre provoquant une chute de la régularité (0,46) qui n'est rattrapée que début janvier. La tempête a donc eu un effet négligeable sur l'augmentation du nombre d'individus des modules (fig. 5b) alors qu'elle a fait s'effondrer durablement la diversité. Dans le milieu naturel, elle n'a fait que diminuer de façon provisoire à la fois le nombre d'individus et la diversité, la restauration de la communauté étant achevée un mois plus tard.

On met ici en évidence une des faiblesses de la méthode: un milieu expérimental confiné n'est pas exactement comparable à un milieu naturel ouvert; il se restaure beaucoup plus lentement après une agression. Ce point mériterait des études approfondies.

La figure 6 (a à f) donne les DRF obtenus à partir des deux types d'échantillons entre juin 1982 et mars 1983, les trois premiers relevés ayant été ignorés puisque les annélides n'avaient pas encore colonisé les modules (voir tab. 4 pour les abréviations).

Dans le milieu naturel, les DRF ont tous la même allure, convexes et presque superposables, aux fluctuations aléatoires près, tout au long de l'année. La structure quantitative à la base de la diversité reste donc la même, donnant des indices de diversité et de régularité quasiment constants comme nous l'avons signalé, et ce, en dépit d'inversions dans l'ordre d'abon-

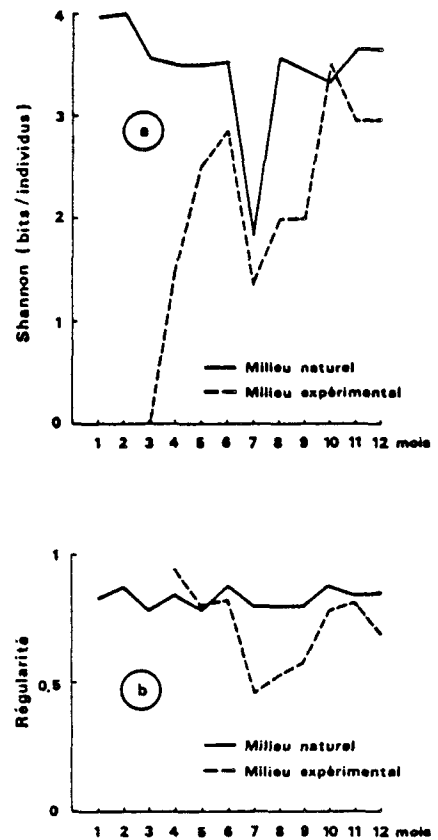


Figure 5

Évolution annuelle de l'indice de diversité de Shannon (a) et de l'indice de régularité (b) des polychètes.

Annual evolution of the Shannon-Wiener diversity index and evenness in both environments.

dance des espèces (tab. 2). Le seul relevé faisant exception est le n° 7 (septembre), qui a suivi la tempête: le diagramme diffère à la fois par la diminution du nombre d'espèces et un certain redressement de la courbe, indiquant que les premières espèces montrent une augmentation de dominance (cependant non marquée par une diminution visible de l'indice de régularité).

Les DRF obtenus à partir des modules ont une allure très différente: ils sont tous rectilignes aux irrégularités près, et alignés sur des pentes variables. De telles différences dans la nature de la diversité ne pouvaient se déduire des seuls indices numériques.

Le prélèvement n° 4 est aberrant par son très petit nombre d'espèces. Les relevés 5 et 6 (juillet), 10, 11, 12 (décembre à mars) sont pratiquement superposables, alignés sur une pente $-1,2$. L'action de la tempête se traduit par un redressement des courbes 8 et 9 (septembre à novembre), toujours rectilignes, mais de pente avoisinant $-1,65$; la courbe de septembre étant même légèrement concave (indice d'écosystème perturbé), essentiellement à cause de l'abondance des *Tharyx* sp., première espèce par ordre d'abondance pour les trois récoltes (48 à 90 individus).

Le retentissement de la tempête sur trois mois est donc très bien caractérisé par l'accroissement de pente des DRF rectilignes. Les trois derniers modules relevés montrent, avec une pente moyenne de l'ordre de $-1,2$, une légère tendance à devenir convexes, se rapprochant donc des allures obtenues dans le milieu naturel. Le

Tableau 4

Abréviations des espèces pour les DRF et l'AFC.

Abbreviations used for species.

| DRF | | AFC | |
|-------|---------------------------------|-----|---------------------------------|
| C.f. | <i>Cirrophorus cf. furcatus</i> | 3 | <i>Sthenelais boa</i> |
| M.e. | <i>Mercierella enigmatica</i> | 9 | <i>Syllis prolifera</i> |
| N.ca. | <i>Nereis caudata</i> | 10 | <i>Syllis spngicola</i> |
| N.la. | <i>Notomastus latericeus</i> | 11 | <i>Syllidae</i> |
| N.ve. | <i>Nicolea venustula</i> | 12 | <i>Nereis caudata</i> |
| P.ma. | <i>Prionospio malmgreni</i> | 14 | <i>Nereidae</i> |
| P.me. | <i>Polycirrus medusa</i> | 15 | <i>Glycera convoluta</i> |
| L.la. | <i>Lumbrineris latreilli</i> | 16 | <i>Eunice vittata</i> |
| S. | <i>Spionidae</i> | 22 | <i>Lumbrineris latreilli</i> |
| S.ru. | <i>Staurocephalus rudolphi</i> | 24 | <i>Staurocephalus rudolphi</i> |
| T. | <i>Terebellidae</i> | 25 | <i>Aricia foetida</i> |
| Th. | <i>Tharyx sp.</i> | 28 | <i>Aonides oxycephala</i> |
| | | 29 | <i>Spio decoratus</i> |
| | | 30 | <i>Spio sp.</i> |
| | | 31 | <i>Prionospio malmgreni</i> |
| | | 3 | <i>Spionidae</i> |
| | | 34 | <i>Cirrophorus cf. furcatus</i> |
| | | 35 | <i>Cirratulidae sp. 1</i> |
| | | 36 | <i>Cirratulidae sp. 2</i> |
| | | 37 | <i>Cirratulidae sp. 3</i> |
| | | 39 | <i>Stylarioides eruca</i> |
| | | 42 | <i>Armandia cirrosa</i> |
| | | 43 | <i>Notomastus latericeus</i> |
| | | 44 | <i>Heteromastus filiformis</i> |
| | | 45 | <i>Capitella capitata</i> |
| | | 47 | <i>Pectinaria koreni</i> |
| | | 51 | <i>Pista cristata</i> |
| | | 52 | <i>Polycirrus medusa</i> |
| | | 54 | <i>Terebellidae</i> |
| | | 56 | <i>Nicolea venustula</i> |
| | | 59 | <i>Serpulidae</i> |
| | | 62 | <i>Tharyx sp.</i> |
| | | 63 | <i>Amphitrite cirrata</i> |
| | | 64 | <i>Pectinaria auricoma</i> |
| | | 65 | <i>Pista sp.</i> |
| | | 66 | <i>Chrusopetalum debile</i> |

module de mars 1983 est affecté par une apparition de *Notomastus latericeus* (90 individus), mais le reste de la courbe rattrape les diagrammes précédents. En conclusion, l'ensemble des diagrammes évoque une maturation du peuplement des modules vers un état voisin du peuplement naturel, mais cette évolution n'atteint pas réellement son terme et est par ailleurs très perturbée par les conditions météorologiques.

Analyse factorielle des correspondances

Analyse du tableau complet des données

Échantillons à la benne et modules expérimentaux (67 espèces; 23 échantillons, soit 12 coups de benne et 11 modules).

Les trois premiers axes rendent compte respectivement de 29,9%, 19,2% et 8,8% de l'inertie totale. L'axe II est dû presque exclusivement à *Mercierella enigmatica*, qui contribue pour 90% à l'inertie de l'axe; cette espèce n'est représentée que par quelques individus collectés dans le troisième module de notre expérience (récolte 15, c'est-à-dire module 4 : 98,3% de l'inertie de l'axe). Cette espèce aurait pu être éliminée *a priori* du tableau de contingence, ramenant alors au niveau du premier axe la structure donnée par les autres espèces. Toutefois, cette dernière se retrouve ici dès l'axe III. Nous considérerons donc l'ordination des lignes et des colonnes sur les axes I et III seulement.

Nous avons appelé élément structurant une espèce ou une récolte dont la contribution absolue est importante (plus de 15% à l'inertie d'au moins un axe); élément

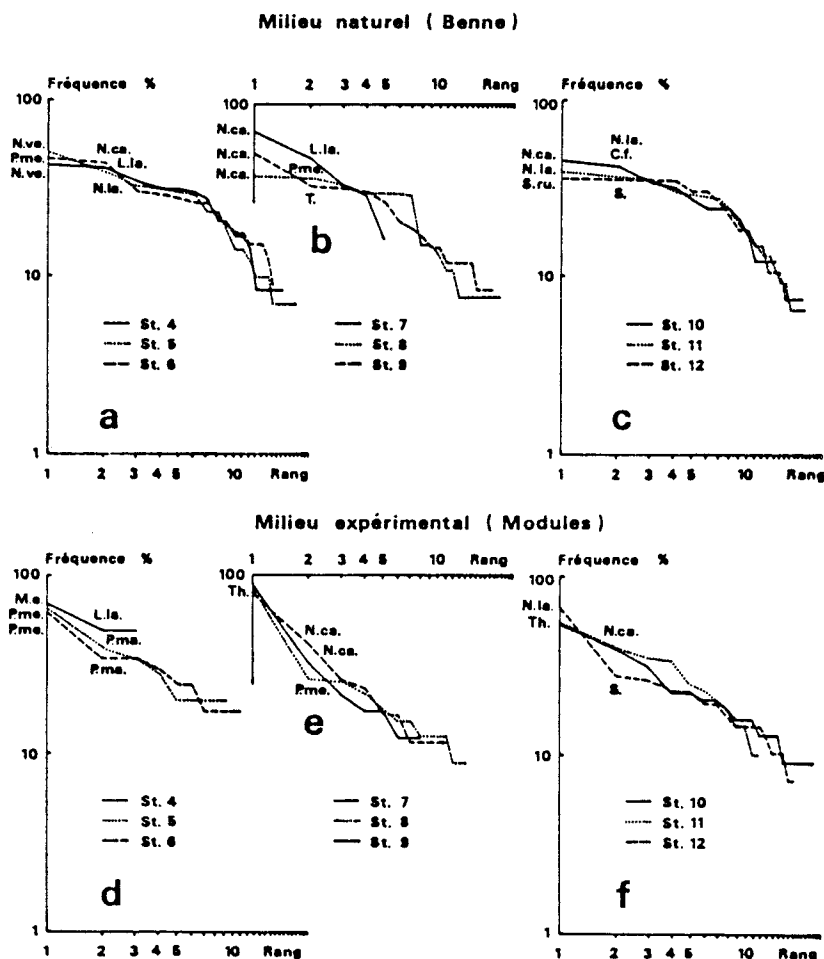


Figure 6

Évolution des diagrammes rang-fréquence en milieu naturel et expérimental :

a, d : juin à juillet 1982;

b, e : septembre à novembre 1982;

c, f : décembre 1982 à mars 1983.

Evolution of rank-frequency diagrams in natural and experimental environments:

a, d : June to July 1982;

b, e : September to November 1982;

c, f : December 1982 to March 1983.

accompagnant, une espèce ou une récolte dont la contribution relative est importante (corrélation de plus de 0,500 avec au moins un axe; Volle, 1985).

La figure 7a représente les projections des espèces structurantes et accompagnantes, soit 36 espèces, sur le plan (I, III). On observe un effet Guttman très marqué (Legendre, Legendre, 1984), principalement dû à l'existence de deux nuages de points-espèces à directions diagonales par rapport aux axes I et III, et perpendiculaires entre eux. En outre, quelques espèces, dont la n° 39 (*Stylarioïdes eruca*), sont éloignées sur l'axe III, donnant à l'effet Guttman une allure en V.

Si on veut interpréter cette ordination des espèces, on constate d'abord que trois ensembles se discriminent nettement sur la projection : (A), espèces exclusivement rencontrées dans le milieu environnant, (B), espèces exclusivement rencontrées dans les modules et (C), espèces communes aux deux milieux. Un des nuages de points-espèces montre un gradient allant d'espèces « exclusives du milieu naturel » (A) à des espèces « exclusives des modules » (partie nord-est de B), en passant par les espèces communes localisées au voisinage de l'origine, donc apportant par elles-mêmes peu d'information (partie inférieure de C). Le second nuage diagonal, qui ne passe pas par l'origine (groupe B), correspond à une évolution du peuplement expérimental qui sera élucidée après examen des projections des points-récoltes. L'allongement le long de l'axe III est principalement dû aux espèces 39 et 52 (*Stylarioïdes eruca* et *Polycirrus medusa*) : 41% de l'inertie de l'axe à elles deux. L'espèce 25 (*Aricia foetida*) est accompagnante. Ces espèces ont leur maximum d'abondance dans les modules 4 et 5 (échantillons 16 et 17), représentant le début de la recolonisation, une fois passée la phase de latence (voir tab. 2).

La figure 7b représente les projections des points-récoltes. Nous avons distingué les récoltes en milieu naturel (points 1 à 12 : contour en traits interrompus) des relevés de modules (points 13 à 23). Les contours des trois ensembles de points-espèces (cf. fig. 7a) ont été reportés sur la figure 7b afin d'établir la correspondance entre l'ordination des espèces et celle des échantillons.

Les récoltes dans le milieu naturel environnant restent proches de l'origine des axes et surtout de l'origine de l'axe I. Elles n'évoquent aucune évolution saisonnière, mais montrent seulement des fluctuations erratiques entre la partie positive et la partie négative de l'axe III, coïncidant alternativement avec une dominance des espèces exclusives au milieu naturel (au-dessous de l'axe I) et une dominance des espèces communes aux deux milieux (au-dessus).

Les récoltes 13, 14, 15 sont isolées; il s'agit des trois premiers modules relevés, très peu peuplés. L'évolution du peuplement des modules est observée à partir de la récolte 16 (module 5 : fin juin). Les récoltes 16 et 17 restent le long de l'axe III, puis une évolution rapide conduit au groupe de récoltes 18, 19, 20 (modules 7, 8, 9 : septembre à novembre). Ce peuplement très particulier, qui se maintient trois mois, correspond à l'extrémité du second nuage de points-espèces signalé plus haut. Il est dominé par *Tharyx* sp. (déposi-

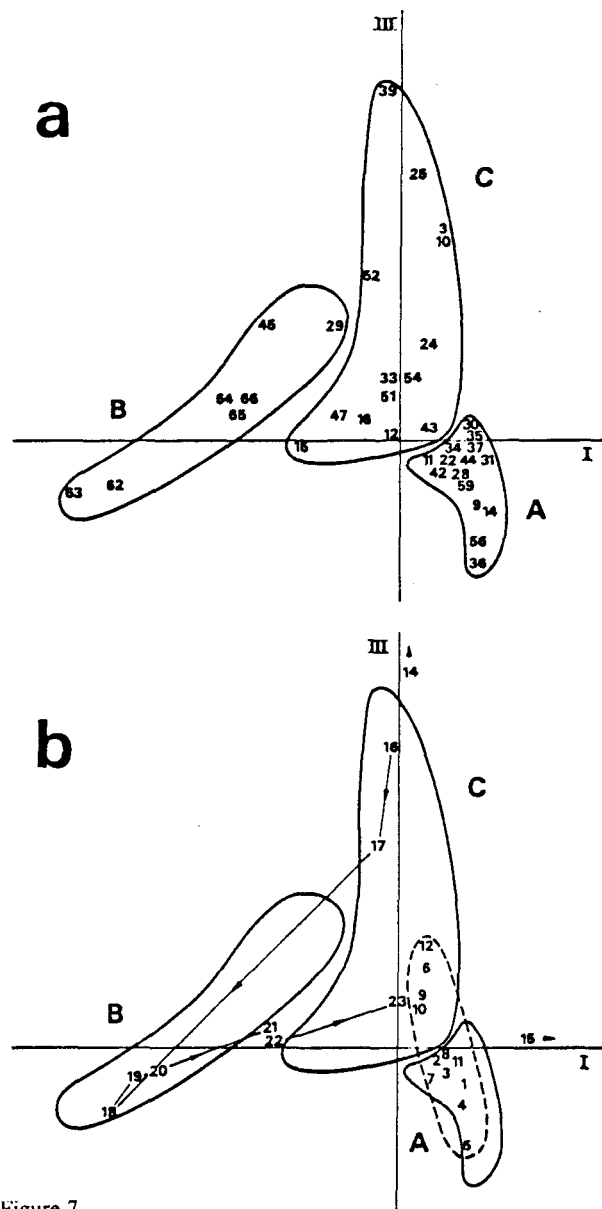


Figure 7

Analyses factorielles des correspondances : projections sur le plan factoriel : des axes I et III des espèces (a) et des prélèvements (b) (voir les abréviations des espèces au tableau 6).

Correspondence factorial analyses: projection of species (a) and samples (b) in the plane of axes I and III (see species abbreviations in Table 6).

vore de surface), *Nereis caudata* (omnivore et carnivore sélectif), *Polycirrus medusa* (filtreur, capable d'utiliser la matière organique dissoute). Du point de vue trophique, ces trois espèces semblent être capables d'exploiter différentes ressources du milieu et donc elles peuvent coexister et dominer l'assemblage pendant un certain temps; puis l'arrivée d'autres espèces va changer la structure spécifique. Après la récolte 20, on constate un rebroussement rapide en direction du peuplement du milieu environnant; le dernier module (récolte 23, c'est-à-dire module relevé en mars 1983) se trouve pratiquement parmi les récoltes du milieu environnant comprenant les espèces communes aux deux milieux.

En conclusion, le milieu naturel ne montre pas, dans le « plan factoriel » (I, III) de variation saisonnière mais seulement des apparitions sporadiques d'espèces également présentes dans les modules. Le peuplement des modules, d'abord difficile à caractériser en raison du faible niveau de colonisation, se singularise par l'éta-

blissement d'un peuplement opportuniste à dominance de *Tharyx* sp. ($\approx 60\%$ de juvéniles) très différent de la biocoenose environnante. Ce peuplement évolue brusquement vers une composition finale très voisine de celle de la communauté environnante naturelle. L'évolution des modules expérimentaux n'est donc pas univoque : après une phase de colonisation, le retour à la biocoenose SVMC est retardé par l'installation, pendant trois mois, d'un peuplement très particulier marqué par une dominance d'espèces absentes du milieu extérieur.

Analyse de tableaux simplifiés

Comme cela est classique dans la pratique de l'AFC, nous avons analysé sur des tableaux dans lesquels certaines lignes et colonnes, possédant une très forte inertie susceptible de masquer l'information sous-jacente, ont été éliminées. Nous avons ainsi supprimé du tableau les espèces *Tharyx* sp. (76,1% de l'inertie de l'axe I et 16,6% de l'inertie totale du tableau) et *Mercierella enigmatica* (90,7% de l'inertie de l'axe II et 17,7% de l'inertie totale), ainsi que la récolte 15 (98,3% de l'inertie de l'axe II et 19,2% de l'inertie totale), liée à *M. enigmatica*.

Les résultats trouvés sont très similaires aux précédents, à l'exception de l'individualisation des récoltes 18, 19, 20 liée essentiellement à la colonisation par les *Tharyx*. Le point de rebroussement correspondant à cette phase transitoire du peuplement, paraît encore lié aux autres espèces présentes, mais de façon beaucoup moins accusée. Cela montre que cette phase intermédiaire n'est marquée que par la prolifération des *Tharyx*, mais concerne l'ensemble du peuplement, puisqu'il subsiste après la suppression de cette espèce.

Il est remarquable que la classification des allures de diagrammes rangs-fréquences aboutit à des conclusions identiques. Les DRF des modules 2 à 4 (récoltes 13 à 15) ne sont pratiquement pas représentatifs en raison du faible nombre d'espèces. Les modules 5 et 6 (récoltes 16 et 17) ont donné des DRF rectilignes de pente $-1,65$; la récolte 18 (module 7) montre le maximum de dominance de *Tharyx* (67%), qui apparaît donc bien comme l'espèce caractéristique de cette singularité du processus de recolonisation, également marquée par une diminution temporaire des indices de diversité et de régularité (fig. 5). Nous avons mis en relation cette diminution de diversité avec la tempête qui avait bouleversé les peuplements en septembre; l'effectif total des annélides des modules n'avait pas été affecté dans sa croissance (fig. 3). Cet effectif élevé correspond ainsi à la colonisation des modules par les *Tharyx* aussitôt après la tempête, et pour une durée de trois mois. A partir de décembre (modules 10 à 12 = récoltes 21 à 23), l'évolution du peuplement vers la biocoenose extérieure se marquait par une réaugmentation de la diversité et de la régularité, les DRF de pente $-1,2$ commençaient à présenter une convexité les faisant se rapprocher de ceux, nettement convexes, du peuplement extérieur.

Classification hiérarchique des échantillons et des espèces

Groupement des échantillons

L'algorithme sépare, à un échantillon isolé près, le premier et le second semestre et le milieu expérimental

et naturel, les quatre combinaisons s'intercalant (fig. 8). Le dernier module expérimental (échantillon 23) contient une faune qui se rapproche sans ambiguïté de celle du milieu naturel à la même époque.

Le groupement numérique montre donc la réalité de la modification faunistique, à la fois dans la comparaison des deux milieux et dans leur évolution au long de l'année. Cependant, l'information obtenue est assez grossière : on ne discerne pas le détail de l'évolution du peuplement. L'état des modules expérimentaux au deuxième semestre se montre très éloigné de l'ensemble des autres échantillons (aussi bien de ceux provenant du milieu environnant que des modules du premier semestre). Il semble ainsi que les modules expérimentaux aient franchement évolué, dans la deuxième partie de l'année, vers une structure de peuplement qui leur est propre, conséquence du confinement imposé par les parois des modules. Seul le dernier module relevé (échantillon 23) se rapproche du peuplement naturel.

Groupement des espèces

Le dendrogramme obtenu à partir de la totalité des espèces (67) est illisible. Nous l'avons simplifié en le restreignant aux 36 espèces « structurantes » et « accompagnantes » au sens de l'AFC (cf. fig. 9).

On retrouve les mêmes groupes d'espèces qu'avec l'analyse factorielle : espèces propres au milieu extérieur (A), propres aux modules (B), communes (C), avec individualisation du peuplement des modules à *Tharyx* sp. et *Amphitrite cirrata*.

CONCLUSION : DYNAMIQUE DU REPEULEMENT

Nous observons tout d'abord (pendant les trois premiers mois d'exposition des modules aux conditions

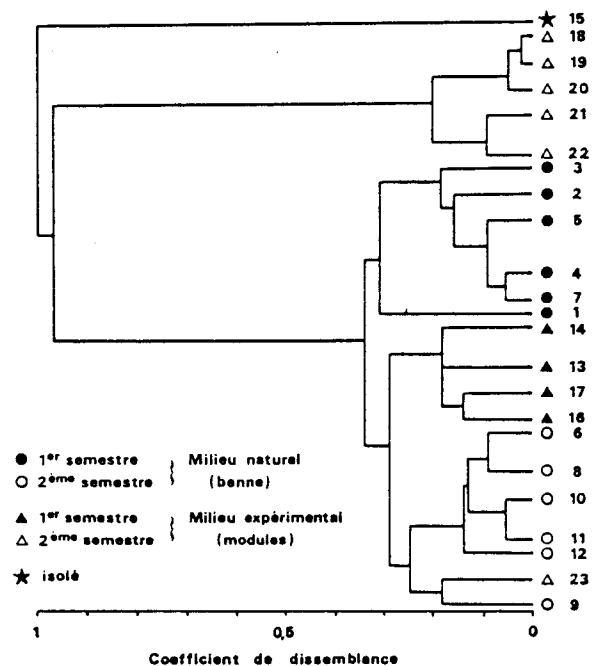


Figure 8
Classification hiérarchique des prélèvements.
Hierarchical classification of samples.

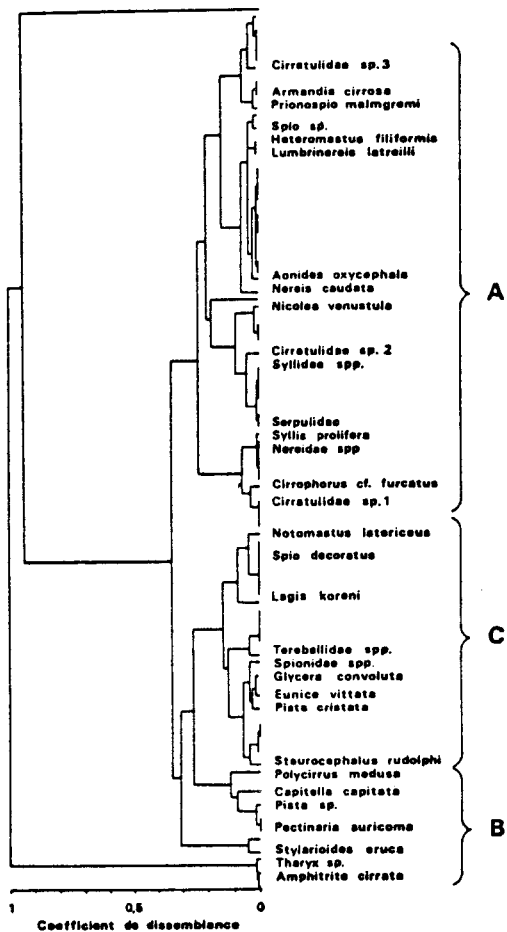


Figure 9
Classification hiérarchique des espèces.
Hierarchical classification of species.

ambiantes) une phase de latence durant laquelle le repeuplement est quasi-nul. Cette phase correspond vraisemblablement à la période de relargage des polluants chimiques et d'oxydation de la matière organique du sédiment. Ce biotope vierge va attirer par la suite un flux d'organismes opportunistes.

La période de cette recolonisation coïncide avec l'époque de reproduction de nombreuses espèces, telles que *Nereis caudata*, *Capitella capitata*, *Aonides oxycephala*, *Notomastus latericeus*, *Prionospio malmgreni* et *Spio decoratus* (Guérin, Massé, 1974). Ces espèces abondantes dans le milieu naturel au début de la recolonisation des modules, participent à cette colonisation. Cependant certaines espèces abondantes à l'extérieur ne participent pas à la recolonisation, pour des raisons que nous n'avons pas élucidées au cours de cette étude. Les deux premiers mois de recolonisation, faisant suite à la période de latence, sont marqués par l'installation de *Stylarioides eruca* et de *Polycirrus medusa*, qui se raréfient ensuite. L'installation de ce peuplement pionnier coïncide avec une baisse notable de la pollution des modules (fig. 3 c, d, e).

La suite du processus comprend l'envahissement des modules par des espèces n'appartenant pas à la biocoenose extérieure, en particulier par une *Tharyx* sp. qui va prédominer pendant trois mois, associée à d'au-

tres espèces également particulières à cette phase intermédiaire. Cet épisode a été précédé par une tempête dont les effets se répercutent sur la diversité spécifique aussi bien dans les modules que dans le milieu extérieur (fig. 5). La diversité dans le peuplement extérieur reprend très vite sa valeur initiale, alors que celle des modules se maintient pendant trois mois à une valeur assez faible en raison de la dominance persistante des *Tharyx*. Les premiers *Tharyx* observés (8 septembre) sont en majorité juvéniles. Leur origine n'a pas pu être élucidée : arrivée possible de juvéniles à partir d'une autre zone marine lors de la tempête de début septembre.

A partir de décembre la dominance de cette espèce diminue et, comme nous l'avons établi par AFC et par l'examen des diagrammes rangs-fréquences, un peuplement du même type que celui du milieu extérieur se rétablit lentement : diversité spécifique de même valeur, même liste d'espèces, diagrammes rangs-fréquences tendant à montrer la même convexité que dans le peuplement extérieur. Cependant, l'ordre quantitatif des espèces est différent : l'arrangement entre espèces est différent au terme de l'évolution des modules et dans le peuplement extérieur, ce qui montre qu'en dépit de caractères quantitatifs voisins, les peuplements sont en réalité distincts, chacun semblant trouver un « équilibre » entre les espèces, différent suivant le caractère ouvert ou confiné du biotope.

Il n'est pas sans intérêt de comparer l'évolution du peuplement en annélides à celles des peuplements en crustacés et en mollusques, que nous avons décrits ailleurs (Diaz-Castañeda, 1984; Diaz-Castañeda, Safran, 1986).

L'analyse multivariable exécutée sur l'ensemble des groupes zoologiques (Diaz-Castañeda, 1984) aboutit à des conclusions très voisines de celles fournies par les seuls polychètes. Les polychètes prennent donc une part essentielle dans la reconstitution et l'organisation du peuplement, dans les conditions expérimentales pratiquées, démontrant que le peuplement expérimental après un an de recolonisation ne reproduit pas exactement le peuplement environnant, le facteur « confinement » jouant certainement un rôle, alors même que les caractères physiques du substrat sont similaires.

Remerciements

Ce travail fait partie d'une étude pluridisciplinaire effectuée à la Station Marine d'Endoume (équipe du Dr. G. Bellan). Les analyses chimiques ont été effectuées à la Faculté de Pharmacie de Marseille, par les Services du Professeur Arnoux. Les traitements numériques ont été réalisés, à l'Université des Sciences et Techniques de Lille (USTL), Laboratoire d'Écologie Numérique du Professeur Frontier, que les auteurs tiennent à remercier tout spécialement. Enfin, nous remercions MM. Joël Le Campion, Raphaël Plante et C. Caillier, dont les conseils nous ont permis d'améliorer ce manuscrit.

RÉFÉRENCES

- Arntz W. E., Rumohr H., 1978. The Benthosgarten: Field experiments on benthic colonization on the western Baltic. II: Subsequent successional stages, *Kiel. Meeresforsch Sonderh.*, 4, 97 p.
- Arntz W. E., Rumohr H., 1982. An experimental study of macrobenthic colonisation and succession and the importance of seasonal variation in temperate latitudes, *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 64, 1, 17-45.
- Bachelet G., 1981. Données préliminaires sur l'organisation trophique d'un peuplement benthique marin, *Vie Milieu*, 31, 3-4, 205-213.
- Bell S. S., Devlin D. J., 1983. Short-term macrofaunal recolonization of sediment and epibenthic habitats in Tampa bay, Florida, *Bull. Mar. Sci.*, 33, 1, 102-108.
- Bellan G., 1964. Contribution à l'étude systématique, bionomique et écologique des Annélides Polychètes de la Méditerranée, *Rec. Trav. Stn. Mar. Endoume*, 372 p.
- Benzecri J. P. et al., 1973. L'analyse des données. Tome II: L'analyse des correspondances, Éd. Dunod, Paris, 619 p.
- Bhaud M., 1982. Relations entre stratégies de reproduction et aire de répartition chez les annélides polychètes, *Oceanol. Acta*, 5, 4, 465-472.
- Bhaud M. et al., 1981. Recrutement du substrat en larves d'invertébrés. Rôle de l'hydrodynamisme, *Oceanis*, 7, 1, 97-113.
- Bonsdorff E., Osterman C. S., 1984. The establishment, succession and dynamics of a zoobenthic community—an experimental study, *Proc. 19th Eur. Mar. Biol. Symp.*, 287-298.
- Bourcier M., Nodot C., Jendi de G. A., Tine J., 1979. Répartition des Biocénoses Benthiques en fonction des substrats sédimentaires de la Rade de Toulon (France), *Tethys*, 9, 2, 103-112.
- Brancato M. S., Woollacott R. M., 1982. Effect of microbial films on settlement of bryozoan larvae (*Bugula simplex*, *B. stolonifera* and *B. turrita*), *Mar. Biol.*, 71, 51-56.
- Brenchley G. A., 1981. Disturbance and community structure: an experimental approach, *J. Mar. Res.*, 39, 767-790.
- Castric-Fey A., 1984. Revue des méthodes actuelles d'étude des substrats durs infralittoraux, *Oceanis*, 10, 3, 207-235.
- Crisp D. J., 1974. Factors influencing the settlement of marine invertebrate larvae, in: *Chemoreception in marine organisms*, edited by P. T. Grant and A. Mackie, Academic Press, New York, 177-265.
- Dauer D. M., Simon J. L., 1976 a. Repopulating of the Polychaete fauna of an intertidal habitat following natural defaunation-species equilibrium, *Oecologia*, 22, 99-117.
- Dauer D. M., Simon J. L., 1976 b. Habitat expansion among Polychaetous Annélides repopulating of defaunated marine habitat, *Mar. Biol.*, 37, 169-177.
- Dauvin J.-C., 1984. Revue des principales techniques utilisées pour l'étude expérimentale de l'établissement de peuplements macrobenthiques subtidaux de sédiment meuble. Premiers résultats des expérimentations réalisées en baie de Morlaix, *Oceanis*, 10, 3, 237-258.
- Desbryères D., Bervas J.-Y., Khripounoff A., 1980. Un cas de colonisation rapide d'un sédiment profond, *Oceanol. Acta*, 3, 285-291.
- Diaz-Castañeda V., 1984. Étude de la colonisation benthique de sédiments mis en enceintes expérimentales dans la baie du Lazaret (Toulon, France), *Thèse Doct. 3^e cycle*, *Oceanol.*, Univ. Aix-Marseille II, 231 p.
- Diaz-Castañeda V., 1986. Étude expérimentale de la recolonisation par des populations annéliennes de substrats meubles pollués en Méditerranée, *Rapp. Cons. Int. Mer Médit.*, 30, 2, 21 p.
- Diaz-Castañeda V., 1987. Quelques données préliminaires sur la colonisation benthique de substrats meubles pollués en Mer du Nord (Port de Dunkerque, France), *J. Rech. Océanogr.*, 12, 1, 21-25.
- Diaz-Castañeda V., Safran P., 1986. Contribution des Mollusques à la recolonisation d'un sédiment pollué, mis en enceintes expérimentales en Méditerranée (Toulon, France), *Haliotis*, 15, 335-344.
- Fauchald K., Jumars P., 1979. The Diet of Worms: a study of Polychaete feeding guilds, *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.*, 17, 193-284.
- Frontier S., 1977. Réflexions pour une théorie des cosystèmes, *Bull. Écol.*, 8, 4, 445-464.
- Frontier S., 1985. Diversity and the structure in aquatic ecosystems, *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.*, 23, 253-312.
- Grassle J. F., Grassle J. P., 1974. Opportunistic life histories and genetic systems in marine benthic Polychaetes, *J. Mar. Res.*, 32, 2, 253-268.
- Gray J. S., 1974. Animal-sediment relationships, *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.*, 12, 223-262.
- Gray J. S., 1981. *The ecology of marine sediments. An introduction to the structure and function of benthic communities*, Cambridge University Press, Cambridge, 185 p.
- Guérin J.-P., 1970. Étude expérimentale de l'établissement d'un peuplement de substrat meuble à partir de larves méroplanctoniques, *Cah. Biol. Mar.*, 11, 167-185.
- Guérin J.-P., Massé H., 1974. Observations sur la reproduction de *Notomastus latericeus* Sars (Annélide Polychète), *Cah. Biol. Mar.*, 15, 351-358.
- Hong J. S., 1980. Étude faunistique d'un fond de concrétionnement de type corraligène soumis à un gradient de pollution en Méditerranée nord occidentale, *Thèse*, Univ. Aix-Marseille II, 137 p.
- Ledoyer M., 1968. Écologie de la faune vagile des biotopes méditerranéens accessibles en scaphandre autonome. 4: Synthèse de l'étude écologique, *Rec. Trav. Stn. Mar. Endoume*, 44, 60, 126-295.
- Legendre L., Legendre P., 1984. *Écologie numérique. La structure des données écologiques*, Coll. Écologie 13, Masson, Paris et Presses Univ. Québec, 254 p.
- Maki J. S., Mitchell R., 1985. Involvement of lecithins in the settlement and metamorphosis of marine invertebrate larvae, *Bull. Mar. Sci.*, 37, 2, 675-683.
- Massé H., Guérin J.-P., 1978. Étude expérimentale sur le recrutement des espèces de la macrofaune benthique des substrats meubles. Données sur les cycles biologiques des Polychètes et des Bivalves, *Tethys*, 8, 3, 283-294.
- McCall P., 1977. Community patterns and adaptive strategies of the infaunal benthos of Long Island Sound, *J. Mar. Res.*, 35, 2, 221-266.
- Obrebski S., 1979. Larval colonizing strategies in marine benthic invertebrates, *Mar. Ecol. Progr. Ser.*, 1, 4, 293-300.
- Pearson T. H., Rosenberg R., 1978. Macrobenthic succession in relation to organic enrichment and pollution of the marine environment, *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.*, 16, 229-311.
- Péres J.-M., Picard J., 1964. Nouveau manuel de Bionomie benthique de la Mer Méditerranée, *Rec. Trav. Statn. Mar. Endoume*, 31, 47, 137 p.
- Pielou E. C., 1975. *Ecological diversity*, Wiley, New York, VIII, 165 p.
- Rhoads D. C., Young D. K., 1970. The influence of deposit-feeding organisms on sediment stability and community trophic structure, *J. Mar. Res.*, 28, 150-178.
- Richter W., Sarnthein M., 1977. Molluscan colonization of different sediments on submerged platforms in the Western Baltic Sea, reprinted from: *Biology of Benthic Organisms*, edited by B. F. Keegan, P. O. Ceidigh and J. S. Boadan, 531-539.
- Rumohr H., Arntz W. E., 1982. The "Benthosgarten" a new approach for the study of soft bottom communities. Meeresforschung. Reports on Marine Research, *Sonderdruck aus Bd.*, 29, H. 4., 225-238.
- Santos S. L., Simon J. L., 1980. Marine bottom community establishment following annual defaunation: Larval or Adult Recruitment? *Mar. Ecol. Progr. Ser.*, 2, 235-241.
- Sarnthein M., Richter W., 1974. Submarine Experiments on Benthic Colonization of Sediments in the Western Baltic Sea. I: Technical Layout, *Mar. Biol.*, 28, 159-164.
- Shannon C. E., 1948. A Mathematical theory of communication, *Bell Syst. Tech. J.*, 27, 379-423, 623-656.
- Voile M., 1985. *Analyse des données*, Éd. Economica, Paris, 317 p.
- Zajac R. N., R. B. Whitlatch, 1984. A hierarchical approach to modelling soft-bottom successional dynamics, *Proc. 19th Eur. Mar. Biol. Symp.*, 265-276.

QUATRIEME PARTIE :

RESULTATS DE L'EXPERIMENTATION
EN MER DU NORD
AVRIL 1985 A JUILLET 1986

QUATRIEME PARTIE

EXPERIMENTATION EN MER DU NORD

(avril 1985 à juillet 1986)

Comme nous l'avons indiqué, la méthodologie a été adaptée et améliorée à partir des conclusions de l'expérience méditerranéenne. Le plan de l'exposé sera le même que dans la 3ème partie, ce qui nous permettra de mieux comparer les deux expériences.

1. LE MILIEU : EVOLUTION DES PARAMETRES PHYSICO-CHIMIQUES (METAUX EXCLUS)

1.1. La masse d'eau environnant les modules

Les variations des différents paramètres observés sont montrées par les figures 65 et 66.

La température présente des valeurs maximales en juillet (18,1 et 19,6°C) et minimales en février (0,8°C). A partir de mars nous constatons un réchauffement progressif de l'eau de mer jusqu'à un palier de 16 à 18° se prolongeant jusqu'en novembre, puis la température chute jusqu'au mois de février, pour remonter début mars l'année suivante.

La salinité varie peu le long de la période étudiée, oscillant entre 32,6 et 34,3‰ ; les salinités les plus élevées se situent en été.

L'oxygène dissous varie entre 5,6 et 7 ml/l, sauf en période estivale où nous constatons des valeurs plus faibles (4,4 à 5,5 ml/l). Dans l'ensemble, le milieu est relativement bien oxygéné grâce à l'hydrodynamisme de la zone.

Les valeurs de turbidité les plus fortes se situent en période estivale (24/7 et 11/9/1985, voir Tableau 37) et en novembre 85 à cause d'une forte tempête, suivies par les valeurs de printemps dues en grande partie aux blooms phytoplanctoniques caractérisant cette période de l'année (MAILLARD-QUISTHOUDT, 1988).

Le pH, également témoin de la photosynthèse, oscille entre 7,85 et 8,50 pendant les seize mois de l'étude (Fig. 66).

Le Eh se situe en été 1985 entre 65 et 110 mV ; en automne entre 70 et 100 mV ; en hiver il est relativement stable autour de 100 mV (voir Fig. 66). Les valeurs les plus élevées sont rencontrées au printemps 1986 (120 à 130 mV).

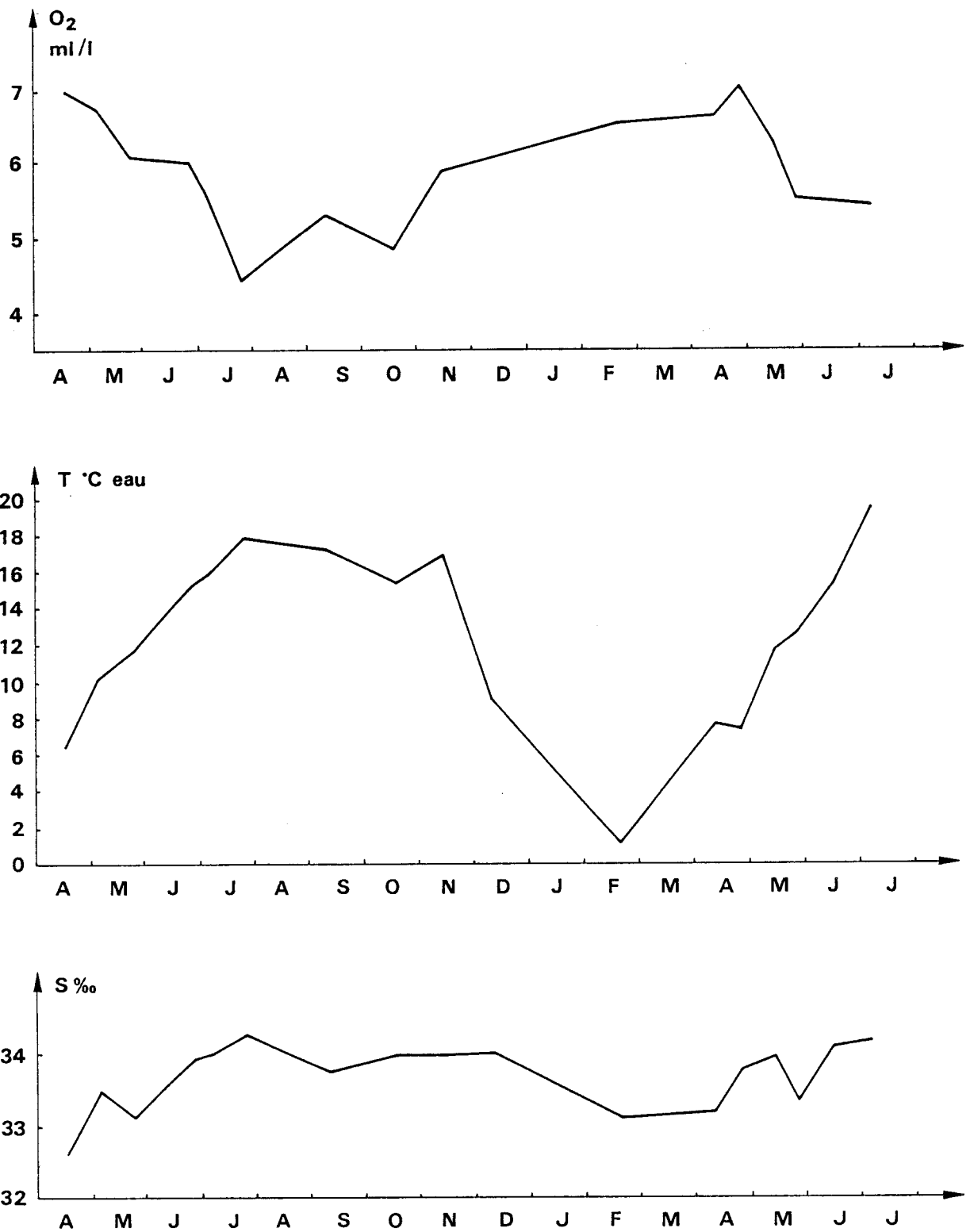


Fig. 65. Variations de la température, l'oxygène dissous et la salinité dans la masse d'eau environnant les modules expérimentaux.

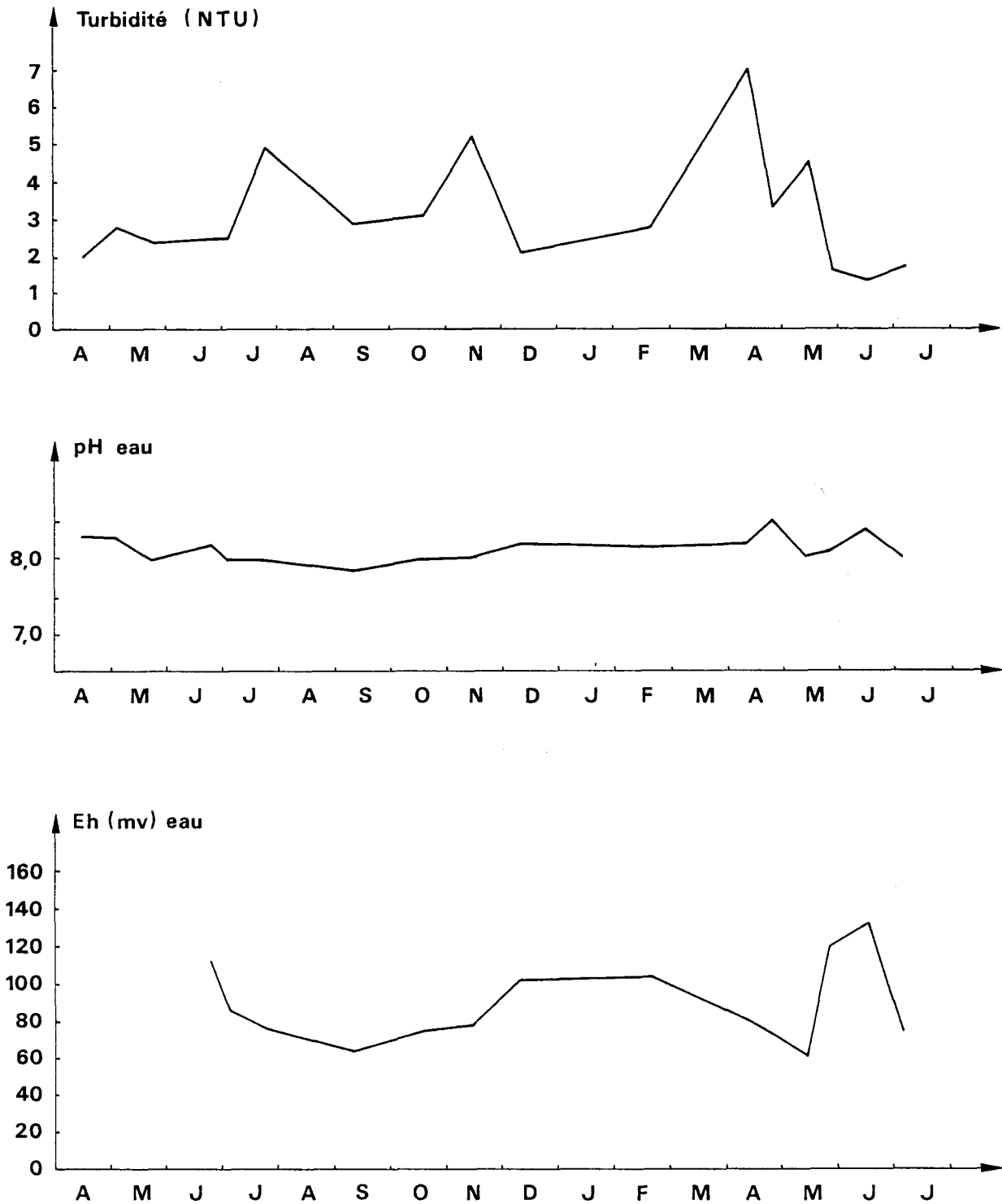


Fig. 66. Variations saisonnières de la turbidité, le pH et le Eh sur le site de modules expérimentaux.

Tableau 37 : Turbidité des eaux de l'avant-port ouest de Dunkerque

| Date | Turbidité (NTU) |
|----------|-----------------|
| 15.04.85 | 2,0 |
| 23.05 | 2,4 |
| 26.06 | 2,5 |
| 24.07 | 4,9 |
| 11.09 | 3,0 |
| 18.10 | 2,4 |
| 14.11 | 5,2 |
| 9.12.85 | 2,2 |
| 20.02.86 | 2,3 |
| 12.04 | 2,7 |
| 25.04 | 2,4 |
| 14.05 | 4,5 |
| 27.05 | 2,7 |
| 16.06 | 1,3 |
| 5.07.86 | 1,6 |

1.2. Les sédiments

1.2.1. Granulométrie

a) Le sédiment utilisé pour remplir les modules expérimentaux (provenant de l'intérieur de l'avant-port) est un sédiment fin vaseux (Fig. 16, 2ème Partie). Dans les cinq séries immergées, le pourcentage de fraction pélitique oscille entre 46 et 58% (voir Tableau 13, 2ème Partie). Il a l'aspect d'une vase un peu fluide, riche en eau et réduite. Sa teneur en polluants métalliques ainsi que l'anoxie sont probablement les causes de son dépeuplement.

b) Le sédiment du milieu d'accueil (MNIP : avant-port de Dunkerque) et de la station extérieure (MNEP). Le premier est un sable envasé, à granulométrie unimodale, le mode se situant dans les sables fins ($\approx 35\%$ de 0,16 mm), avec néanmoins une forte proportion des pélites ($\approx 20\%$). Les taux les plus élevés en pélites se localisent au début du printemps (15/4/85) et de l'été (24/7/85) : $\approx 25\%$ alors que le maximum en sables fins se situe au printemps 1986 : 40 à 50%, voir figure 17a, 2ème Partie.

Le second est légèrement plus sableux que le sédiment du MNIP. Pendant la plus grande partie de l'année le mode principal se situe dans la catégorie de sables fins (0,160 mm de diamètre). Dans le MNEP on constate les taux en pélites les plus élevés au printemps 1985 ($\approx 45\%$) et

MNIP

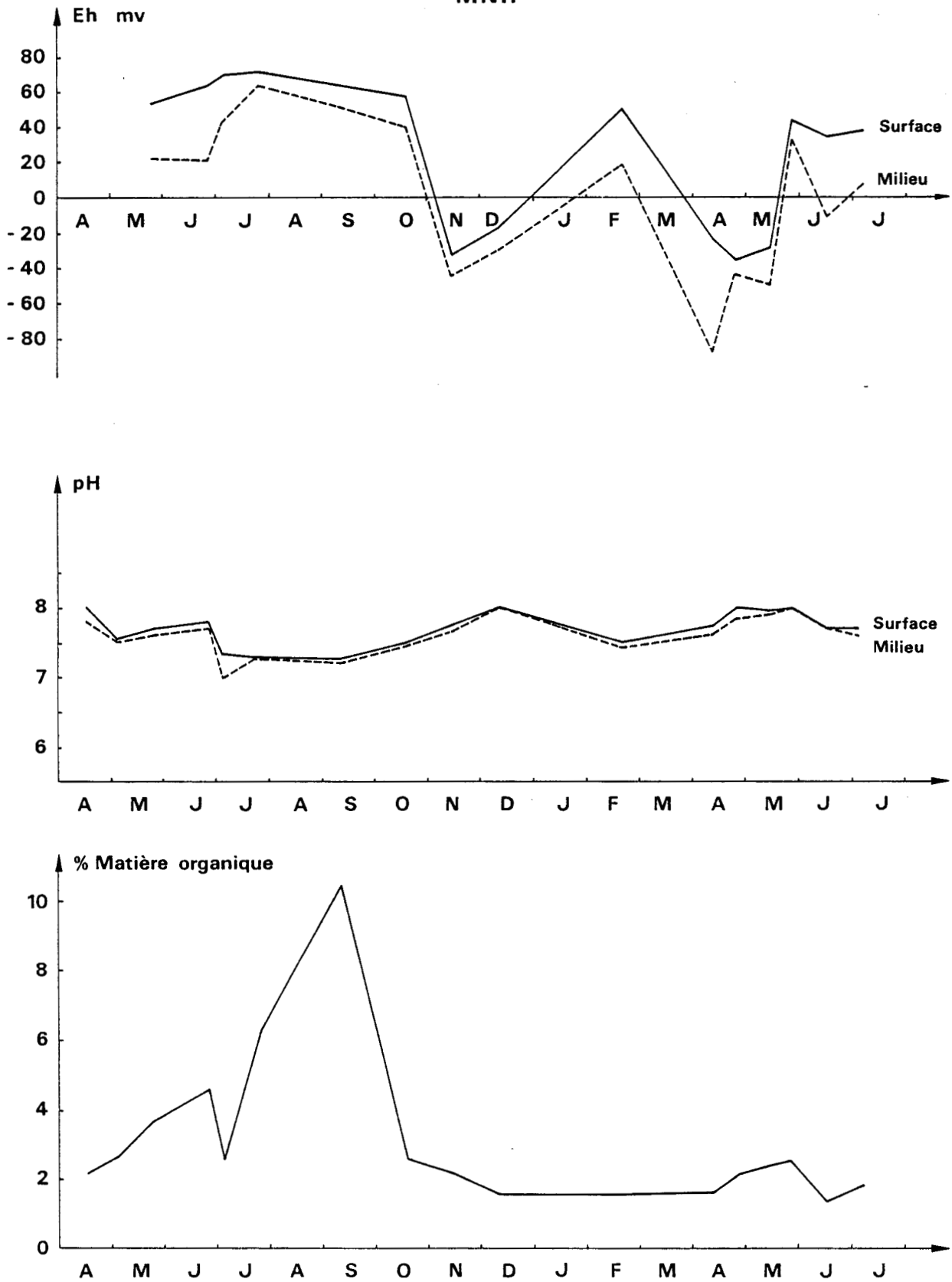


Fig. 67. Variations du potentiel redox (Eh), pH et matière organique dans les sédiments du milieu naturel : MNIP.

MNEP

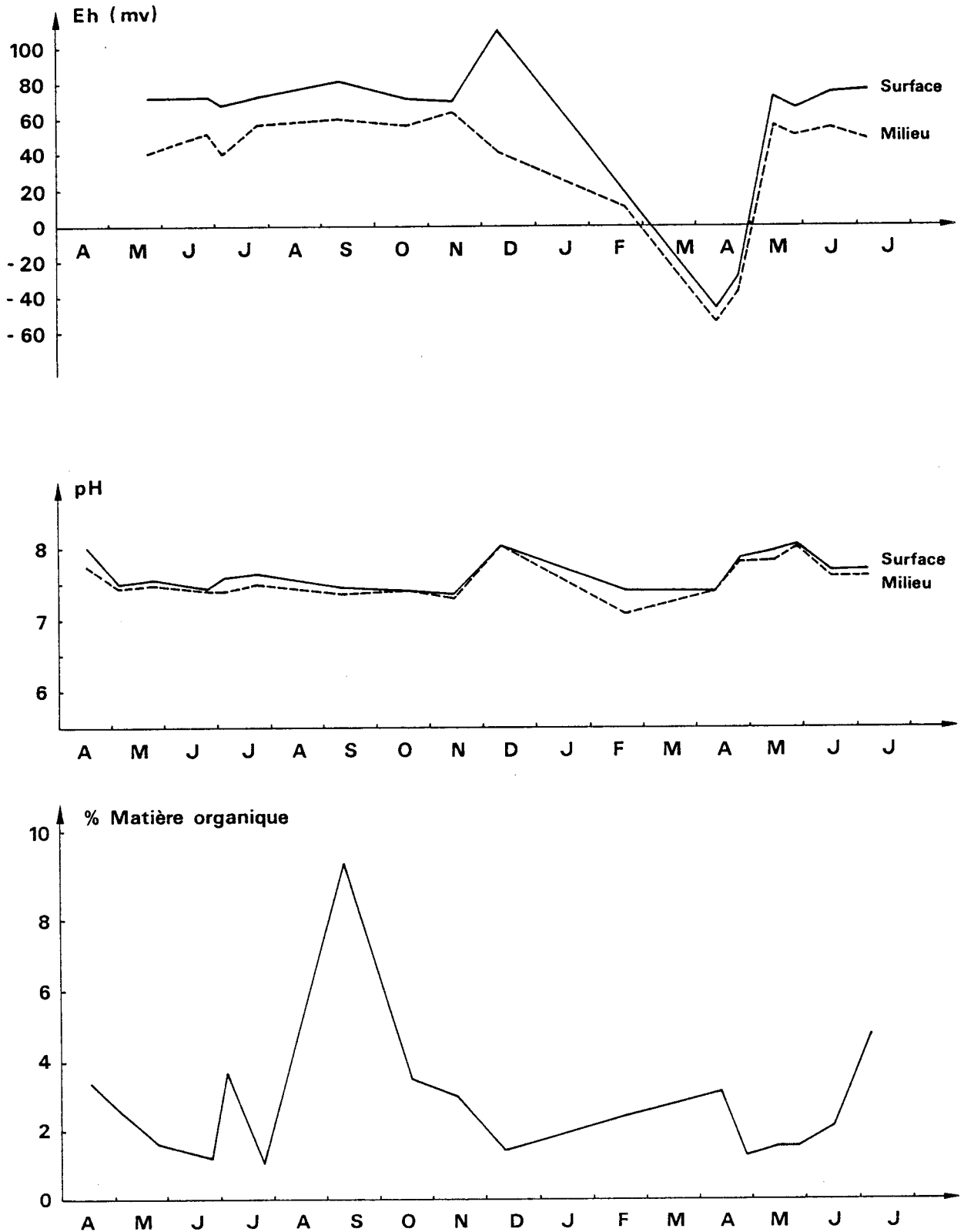


Fig. 68. Variations du potentiel redox (Eh), pH et matière organique dans les sédiments du milieu naturel : MNEP.

au début de l'été 1986 (50-60%). En été et automne (24/7, 18/10) 1985 ainsi qu'au printemps 1986, les particules dominantes sont celles de 0,160 mm, elles constituent de 20 à 40% de l'échantillon (voir figure 17).

1.2.2. Eh, pH et matière organique

a) Sédiments du milieu d'accueil (MNIP) et de la station extérieure (MNEP)

- Potentiel redox (Eh) : Rappelons que deux mesures ont été réalisées à chaque date d'observation, à environ 1,5 cm et 6-7 cm de profondeur.

Les valeurs près de la surface et à 7 cm évoluent d'une façon remarquablement parallèle, avec cependant des valeurs toujours supérieures en surface.

Le MNIP et le MNEP présentent une évolution semblable. Cependant, dans le second on observe une baisse des valeurs du Eh uniquement au printemps (jusqu'à environ - 50 mV), tandis que dans le MNIP, on observe cette baisse au début du printemps et en automne (Fig. 67 et 68).

- Le pH varie peu, se maintenant pratiquement entre 7,30 et 8,0 pendant toute la durée de notre expérience. Ici encore, les deux valeurs mesurées (en surface et à 7 cm) évoluent de façon pratiquement parallèle avec néanmoins des valeurs légèrement inférieures en profondeur (Fig. 67 et 68).

- La matière organique : la figure 67 met en évidence un pic important en septembre (9,5 à 10,5%), des valeurs de 3 à 4% au printemps 1985, et une chute hivernale (1,5 à 2%).

b) Sédiments du milieu expérimental

- Le potentiel redox (Eh) évolue de manière similaire dans les cinq séries de modules (voir figure 69), avec au départ des valeurs assez fortement négatives (- 200 à - 350 mV), témoignant des conditions anoxiques et de la présence de H₂S. Par la suite, le Eh augmente, atteignant progressivement des valeurs positives en juin et juillet 1986 pour la série D (immergée le 14 novembre 1985). Après l'arrivée des

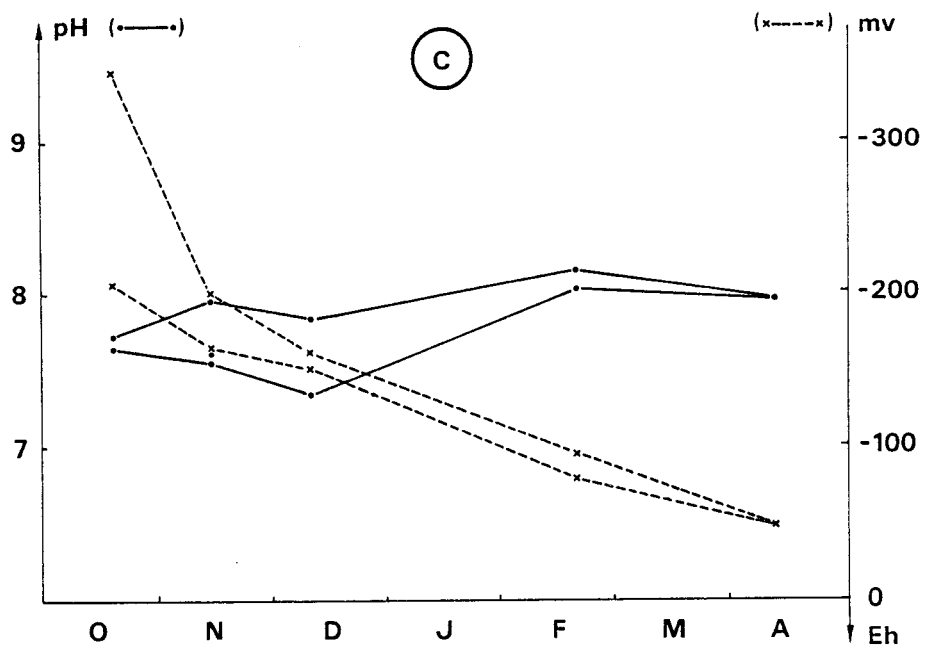
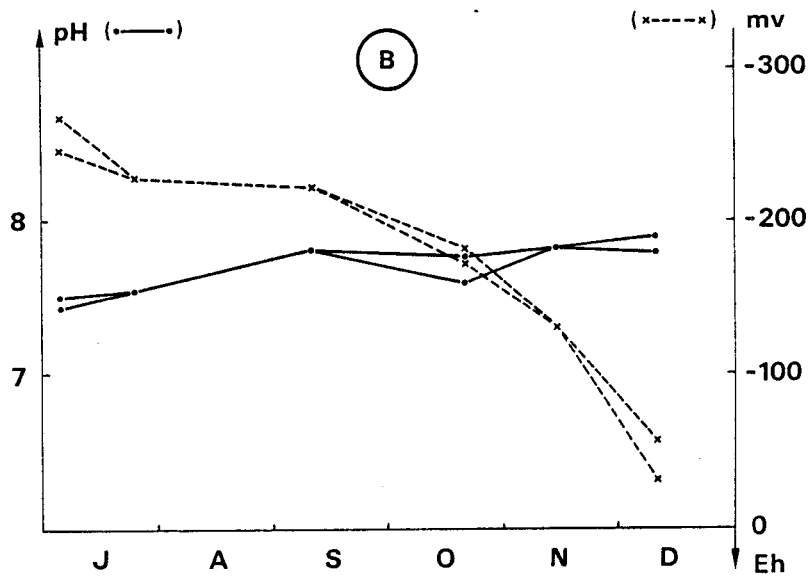
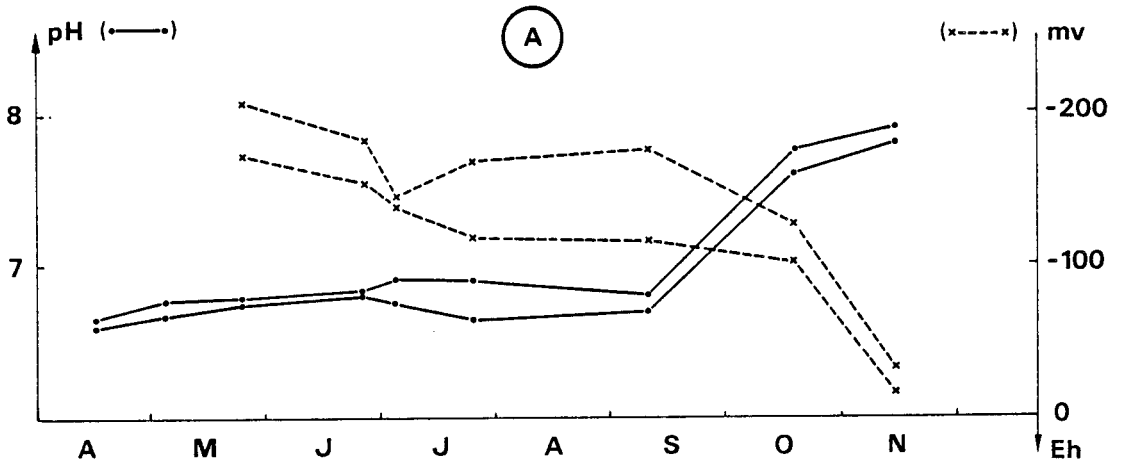


Fig. 69a. Evolution du potentiel redox et du pH dans les séries expérimentales A, B et C.

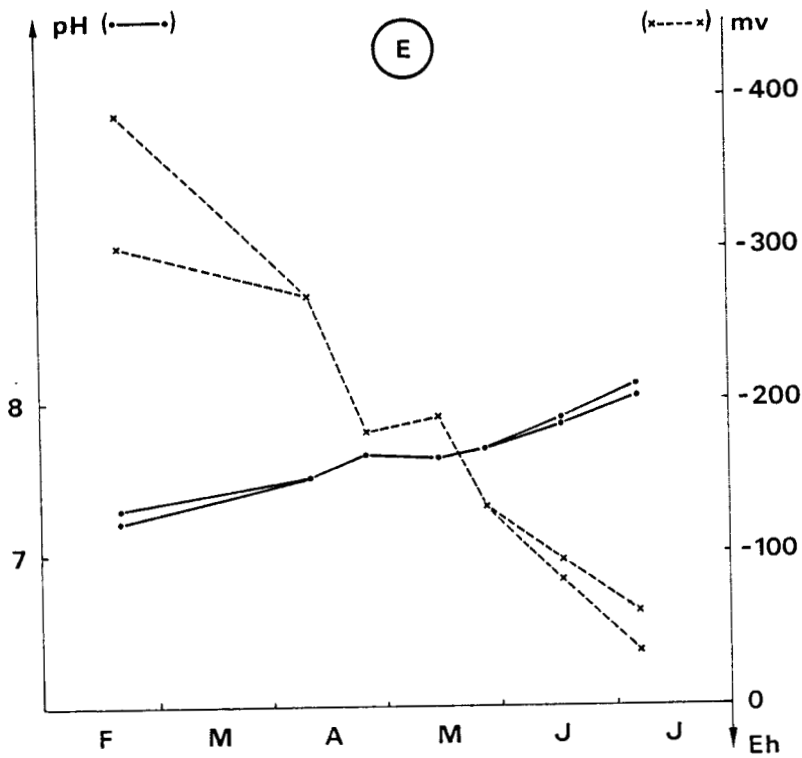
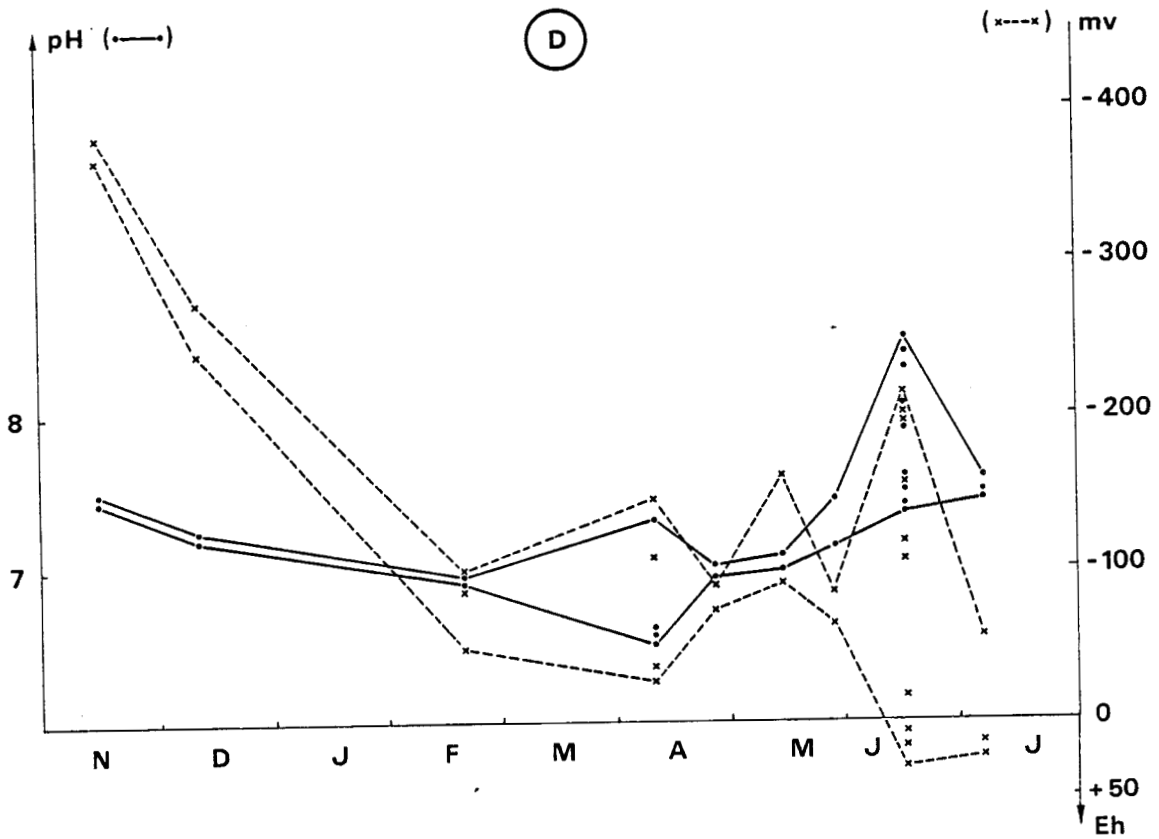


Fig. 69b. Evolution du potentiel redox et du pH dans les séries expérimentales D et E.

espèces pionnières, la bioturbation qu'elles créent contribuera à l'oxydation, permettant ensuite la recolonisation par de nouvelles espèces au-dessus de la "RPDL" (Redox potential discontinuity layer) et dans des micro-niches oxydées.

- Le pH est légèrement acide au départ de l'expérience ; il augmente lentement jusqu'à 7,5 à 8,5 (sauf pour la série D qui se singularise par une diminution de pH pendant les quatre premiers mois de l'étude, puis rejoint les valeurs observées dans les autres séries) (Voir figure 69).

- La matière organique. Le tableau 13 (2ème Partie) indique le pourcentage de M.O. dans la vase au départ des séries : il varie entre 7,8 et 13,3% et la figure 70 indique l'évolution dans les différents modules. On constate une tendance générale à la diminution de la teneur en M.O. avec le temps d'immersion. On observe en outre une diminution marquée en période hivernale, et une augmentation au cours de l'été (cette dernière observation est très claire dans les séries A et B, les deux maxima se situant en septembre).

Ces résultats coïncident remarquablement avec ceux du milieu naturel environnant, ce qui nous amène à penser que l'apport provient des contributions des organismes (pelotes fécales, pseudofécès...) et du dépôt des détritiques en provenance des couches d'eaux sus-jacentes, indépendamment de la concentration en M.O. de la vase utilisée au départ.

2. POLLUANTS METALLIQUES DANS LES SEDIMENTS ET LES ORGANISMES

2.1. Généralités

La capacité des sédiments à absorber et à piéger les métaux dépend de divers facteurs physico-chimiques du milieu.

Les métaux atteignent les sédiments de différentes manières : soit par adsorption à l'interface eau/sédiment, soit par apport de particules sur ou dans lesquelles ces métaux sont adsorbés ou absorbés, et qui sédimentent depuis la couche d'eau sus-jacente, ou bien sont transportés latéralement le long du fond.

D'après la littérature (FORSTNER, 1977 ; WARREN, 1981), l'apport le plus important est constitué par la sédimentation de particules provenant de la masse d'eau.

D'autre part, la capacité d'adsorption des métaux dépend de la

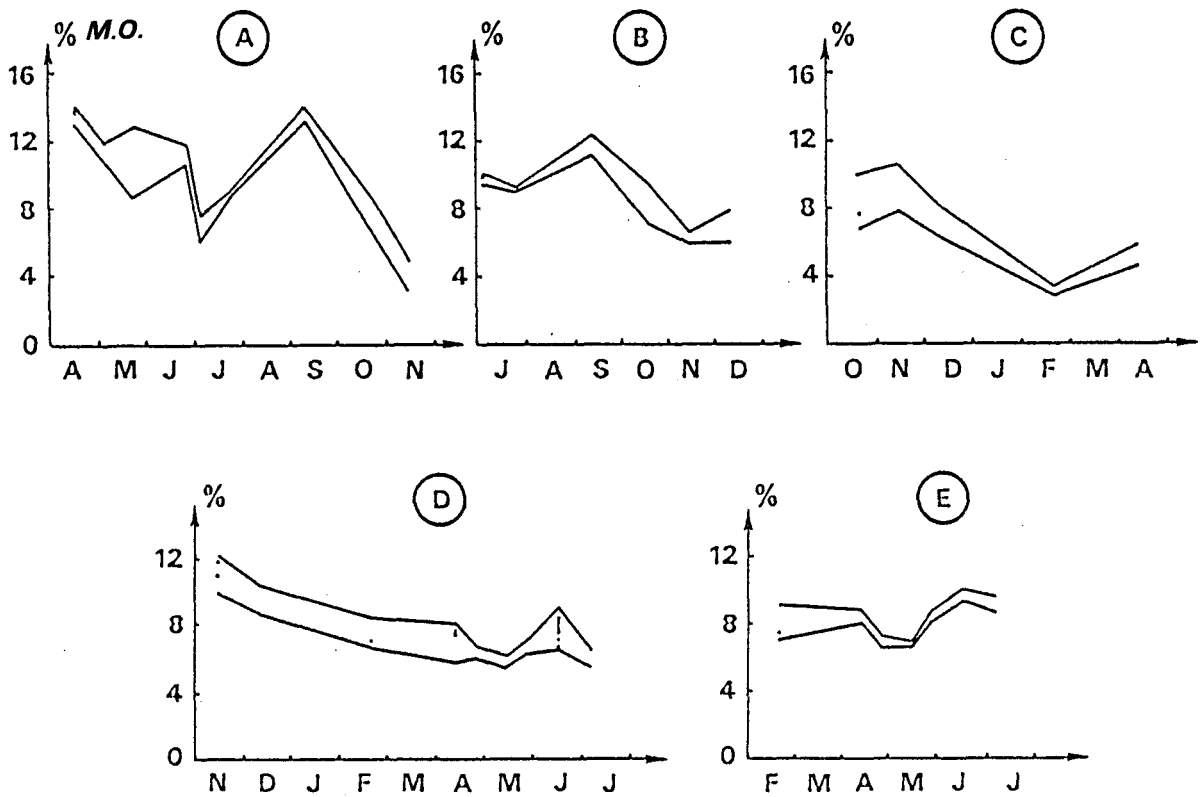


Fig. 70. Evolution de la teneur en matière organique des sédiments expérimentaux.

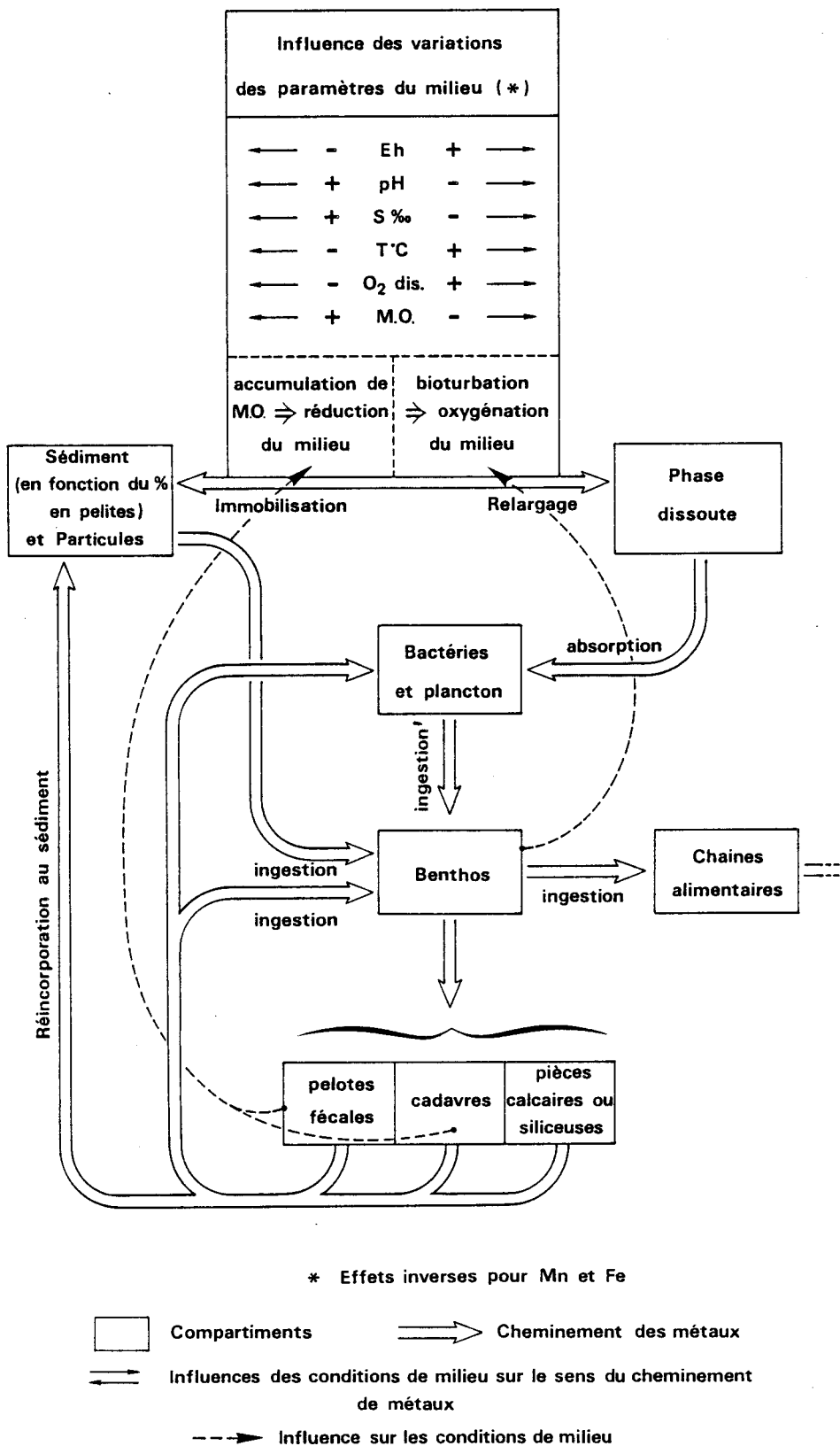


Fig. 71. Schéma de cheminement des polluants métalliques dans l'écosystème marin.

forme, de la nature, et de la taille des grains. Ce sont les fractions granulométriques les plus fines qui montrent les teneurs les plus importantes en métaux (BREITTMAYER et FLATEAU, 1979). Dans notre milieu naturel, la fraction pélitique constitue 10 à 30% de l'échantillon et les particules de 0,160 mm constituent la fraction granulométrique dominante, retenant des teneurs non négligeables en divers métaux.

Plusieurs paramètres chimiques influencent le dépôt et l'absorption des métaux par les sédiments, et parmi les plus importants, le Eh, le pH, la température, la salinité, ainsi que la nature et le pourcentage du contenu en matière organique (WARREN, 1981 ; WALDICHUCK, 1985).

Les processus d'oxydo-réduction déterminent en grande partie la fixation des métaux dans les sédiments. Généralement, dans des conditions réduites, les métaux sous forme sulfures, sont très insolubles ; en revanche, les formes oxydées sont plus solubles. Cependant le Fe et le Mn présentent le comportement inverse. La concentration d'oxygène influence donc la libération des métaux en contrôlant le potentiel d'oxydo-réduction. En conclusion, dans des milieux anoxiques, réduits (Eh négatives) les polluants métalliques, sauf Fe et Mn, restent piégés et immobilisés dans les sédiments.

Le pH joue un rôle important dans le relargage des métaux du sédiment à l'eau surnageante : si le milieu est acide, les métaux sont libérés plus rapidement que s'il est alcalin.

La diminution de la salinité et l'augmentation de la température favorisent en général aussi le relargage des métaux.

La figure 71 récapitule cette influence des divers paramètres sur le cheminement des métaux dans l'écosystème.

2.2. Teneurs dans le sédiment du milieu naturel

Nous avons étudié la cinétique des métaux cadmium, cuivre, plomb, zinc, manganèse et fer dans le sédiment pendant les 16 mois de notre expérimentation. Les figures 72a, b montrent l'évolution de chaque métal à l'intérieur (MNIP) et à l'extérieur (MNEP) de l'avant-port.

D'emblée, on constate une évolution semblable dans ces deux milieux avec cependant des concentrations légèrement plus élevées à l'intérieur de l'avant-port (MNIP, Tableau 38a). Notons également la présence de teneurs plus élevées au printemps et au début de l'été qu'en hiver, surtout pour le cadmium et le plomb (figure 72a).

TABLEAU 38 a. DOSAGE DE METAUX LOURDS DANS LE SEDIMENT IN TOTO (EN PPM/G POIDS SEC, MOYENNE SUR DEUX COUPS DE BENNE), POURCENTAGES DE PELITES ET MATIERE ORGANIQUE DANS LES ECHANTILLONS DU MILIEU NATUREL

| Date | MNIP | | | | | | | | | | MNEP | | | | | | |
|----------|------|----|-----|-----|----|------|--------------|-----------|-----|----|------|-----|----|------|--------------|-----------|--|
| | Cu | Zn | Cd | Mn | Pb | Fe | % Pélites | % M.O. | Cu | Zn | Cd | Mn | Pb | Fe | % Pélites | % M.O. | |
| 15/4/85 | 9,2 | 70 | 4,0 | 140 | 56 | 5594 | 19,50 | 2,15 | 3,2 | 38 | 3,0 | 117 | 42 | 5190 | 15,08 | 3,40 | |
| 3/5/85 | 7,1 | 51 | 2,1 | 102 | 43 | 5403 | - | 2,66 | 5,2 | 30 | 2,4 | 96 | 39 | 4680 | - | 2,53 | |
| 23/5/85 | 9,0 | 60 | 3,5 | 163 | 58 | 6968 | 16,01 | 3,70 | 7,4 | 48 | 3,3 | 123 | 52 | 3336 | 11,47 | 1,62 | |
| 26/6/85 | 6,0 | 71 | 2,7 | 100 | 47 | 7810 | 19,64 | 4,57 | 1,3 | 19 | 1,0 | 36 | 20 | 1580 | 30,29 | 1,13 | |
| 4/7/85 | 4,5 | 47 | 2,7 | 92 | 29 | 5420 | - | 2,57 | 8,2 | 71 | 3,0 | 120 | 68 | 7590 | - | 3,70 | |
| 24/7/85 | 5,4 | 35 | 1,9 | 103 | 38 | 0700 | 22,10 | 6,30 | 2,4 | 14 | 1,3 | 44 | 24 | 3910 | 12,83 | 1,00 | |
| 11/9/85 | 3,9 | 42 | 2,2 | 61 | 37 | 5650 | - | 14,47 | 3,0 | 29 | 1,8 | 53 | 29 | 4900 | - | 9,62 | |
| 18/10/85 | 2,8 | 24 | 2,3 | 100 | 11 | 3871 | 8,08 | 1,60 | 3,2 | 25 | 2,4 | 106 | 11 | 7170 | 14,97 | 3,52 | |
| 14/11/85 | 1,5 | 11 | 1,8 | 66 | 6 | 3668 | 13,10 | 2,15 | 3,1 | 39 | 2,7 | 99 | 13 | 6575 | 42,77 | 3,00 | |
| 9/12/85 | 2,9 | 29 | 2,3 | 99 | 9 | 4715 | 21,24 | 1,55 | 2,3 | 42 | 2,5 | 112 | 10 | 5559 | 35,65 | 1,38 | |
| 20/2/86 | 2,3 | 18 | 0,6 | 51 | 4 | 2492 | 13,82 | 1,55 | 3,0 | 19 | 0,7 | 91 | 4 | 4743 | 11,39 | 2,45 | |
| 12/4/86 | 3,0 | 20 | 0,7 | 65 | 4 | 2562 | 12,43 | 1,60 | 4,0 | 19 | 0,8 | 92 | 6 | 3534 | 9,20 | 3,15 | |
| 25/4/86 | 3,5 | 33 | 1,7 | 64 | 19 | 4036 | 10,34 | 2,15 | 1,7 | 15 | 1,4 | 52 | 13 | 2702 | 4,71 | 1,25 | |
| 14/5/86 | 2,9 | 26 | 1,5 | 75 | 17 | 3373 | 13,44 | 2,40 | 2,4 | 22 | 1,4 | 79 | 16 | 3314 | 9,90 | 1,53 | |
| 27/5/86 | 4,1 | 36 | 1,8 | 89 | 23 | 4454 | 18,45 | 2,55 | 2,3 | 22 | 1,4 | 70 | 18 | 3254 | 10,86 | 1,55 | |
| 16/6/86 | 2,1 | 21 | 1,3 | 68 | 13 | 2796 | 8,52 | 1,35 | 4,4 | 24 | 1,5 | 77 | 16 | 3600 | 16,16 | 2,15 | |
| 5/7/86 | 2,6 | 18 | 1,1 | 97 | 12 | 2490 | 10,60 | 1,35 | 6,1 | 38 | 1,9 | 189 | 27 | 9757 | 48,21 | 4,80 | |

Milieu naturel : MNIP

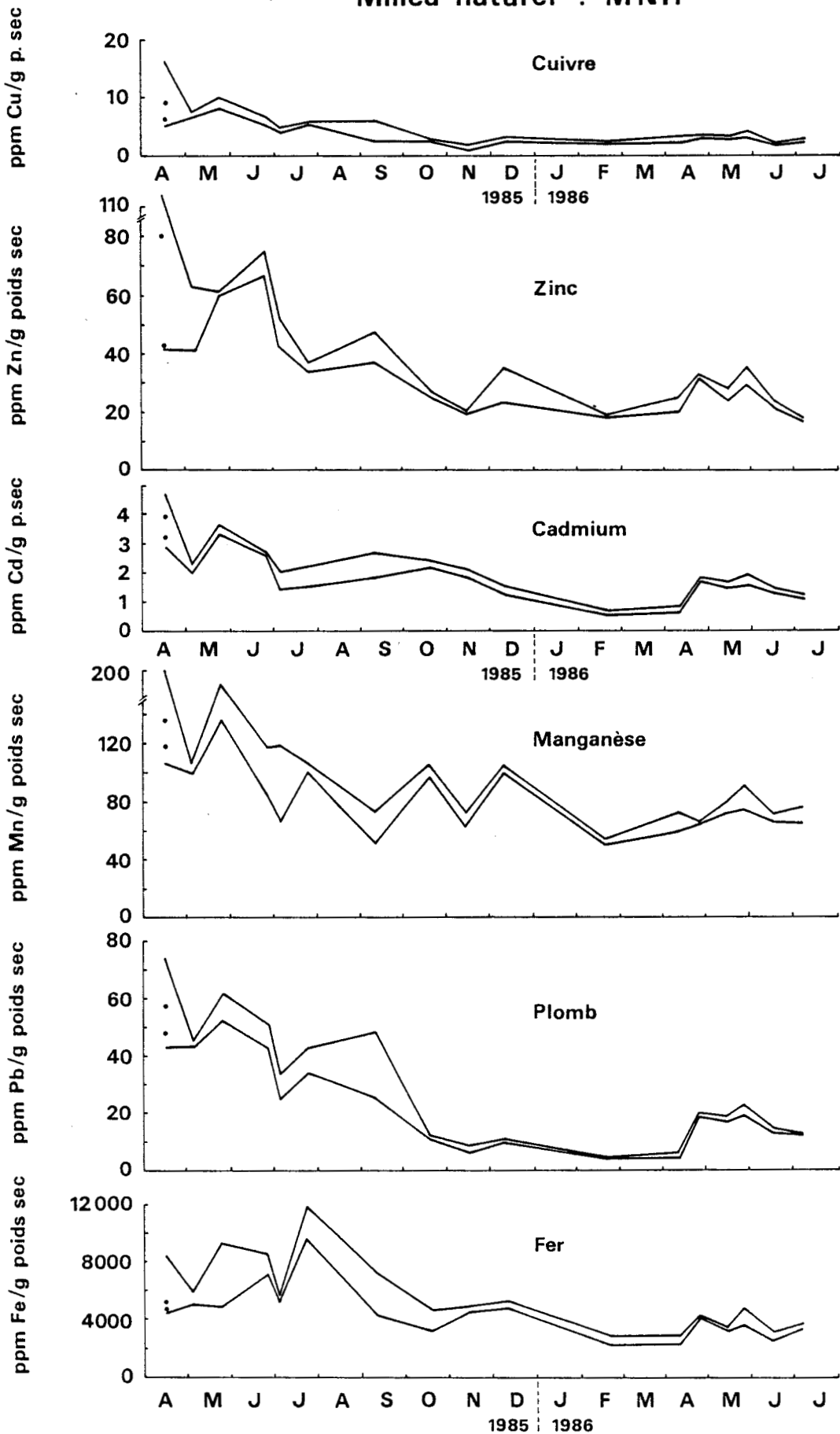


Fig. 72 a. Variations de la teneur en métaux lourds dans les sédiments du milieu naturel à l'intérieur de l'avant-port.

- Le cadmium

Le cadmium est étroitement lié au zinc et serait, d'après FRIBERG et al, 1974, présent partout où on trouve ce dernier dans la nature. Industriellement, c'est un produit secondaire obtenu lors du raffinage du zinc et d'autres métaux ; on le retrouve également dans un certain nombre de pesticides.

Les teneurs trouvées dans nos deux milieux naturels sont dans l'ensemble moyennes, avec cependant plusieurs prélèvements dépassant la teneur définie par DESSAINT, 1987 comme indicatrice de surcharge, soit 2 ppm. Seules les teneurs de la période hivernale et du début du printemps semblent rester au-dessous du seuil mentionné.

- Le cuivre

Les teneurs trouvées sont faibles et aucun prélèvement ne dépasse le seuil de surcharge qui est de 15 ppm d'après DESSAINT, 1987. Il ne semblerait pas y avoir d'apport d'origine anthropique et les concentrations trouvées sont très voisines de celles retenues comme normales dans cette zone (DESSAINT, 1987).

- Le plomb

Les teneurs observées dans le milieu naturel sont moyennes, ne dépassant pas 40 ppm pendant presque toute la durée de l'étude (sauf au printemps 1985, avec des valeurs de l'ordre de 50 à 60 ppm). D'octobre à avril 1986, les teneurs se maintiennent à un niveau inférieur à 15 ppm.

- Le zinc

Comme pour le cadmium et le plomb les teneurs observées dans le milieu naturel sont moyennes, ne dépassant pas 45 ppm, sauf au printemps 85 où on observe des pics à 70 et 75 ppm. On note des valeurs un peu plus basses (20 à 40 ppm) au printemps 86.

- Le manganèse

Métal abondant dans la région (2ème rang après le fer) en raison des industries locales de ferromanganèse qui traitent 10% du Mn mondial.

Les teneurs trouvées dans le milieu naturel sont relativement élevées, notamment en mai 1985 avec des valeurs de l'ordre de 160 ppm à

Milieu naturel : MNEP

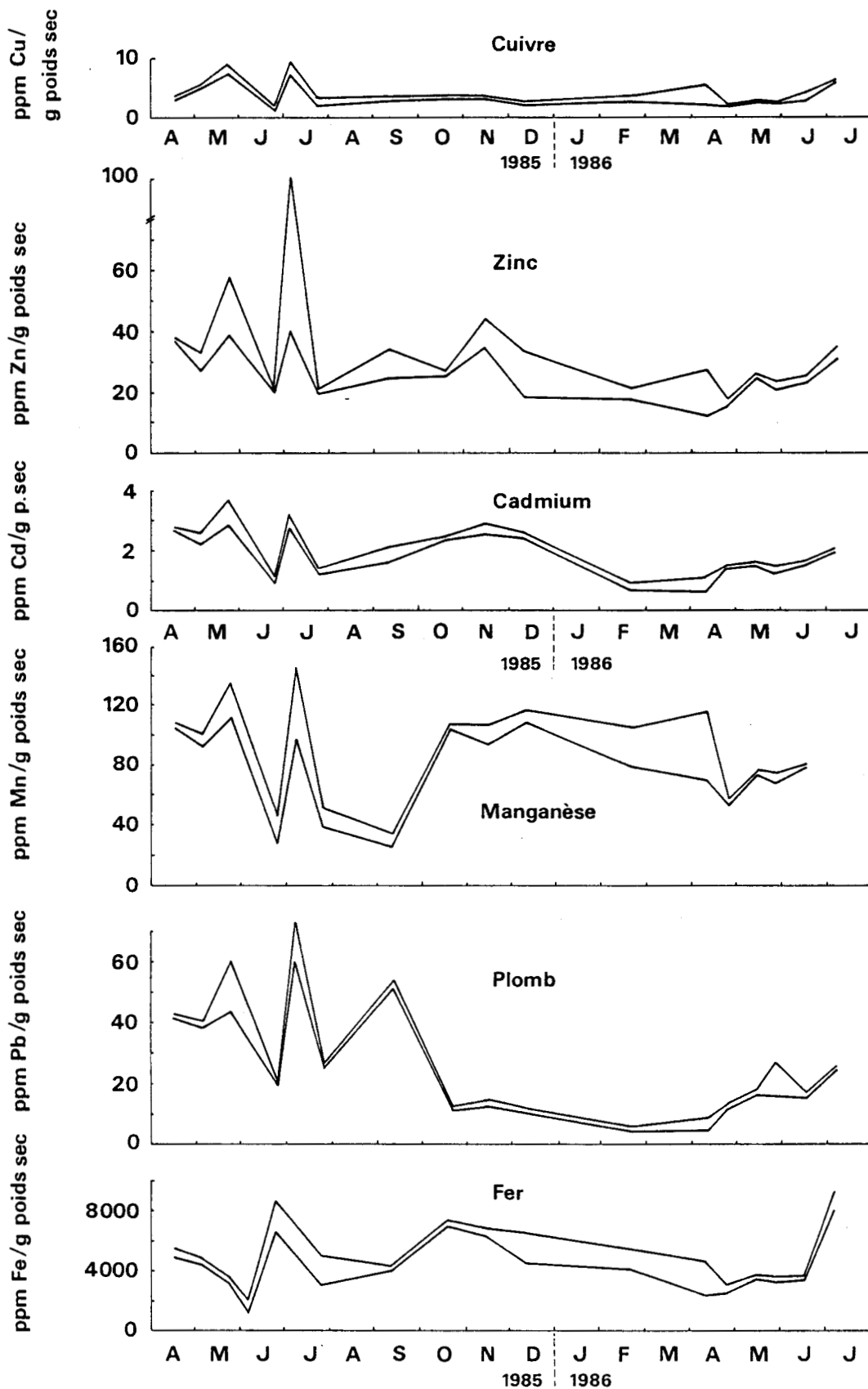


Fig. 72 b. Variations de la teneur en métaux lourds dans les sédiments du milieu naturel à l'extérieur de l'avant-port.

l'intérieur de l'avant-port.

- Le fer

Métal très abondant dans l'environnement de la région (1er rang), surtout dans la zone industrielle de Calais-Dunkerque.

DELVAL et DESMARCHELIER (1982) signalent en 1979, au niveau de Gravelines, de fortes teneurs dans le sédiment (jusqu'à 4,9%). En 1980 toujours au niveau de Gravelines, les teneurs en fer sont encore plus élevées, avec un maximum de 10%. Les concentrations s'abaissent progressivement quand on va vers le sud, jusqu'à atteindre 0,2% entre Calais et l'Aa.

Dans notre étude, les teneurs observées dans le milieu naturel de l'avant-port sont élevées, presque toujours supérieures à 5000 ppm, avec même un pic dépassant les 10 000 ppm (juillet 85).

2.3. Teneurs dans le sédiment des modules expérimentaux

D'une manière générale, on constate dans quelques unes des séries expérimentales un relargage progressif des métaux du sédiment des modules : les métaux sont d'abord libérés dans l'eau interstitielle et ensuite relachés dans le milieu environnant (Fig. 73 à 78, Tableau 38b). Dans d'autres cas, les teneurs se maintiennent à peu près constantes ou diminuent légèrement avant de réaugmenter (ex. Séries D, E). Ces évènements correspondent à la "phase de latence" qui précède le processus de recolonisation biologique. Plus loin dans le chapitre 6.3., des analyses multifactorielles (ACP) montreront que ces relargages sont contrôlés par les conditions climatiques et hydrologiques de la région.

- Le cadmium

Les concentrations trouvées dans les modules correspondent aux teneurs du milieu naturel environnant, soit 1 à 5 ppm. L'évolution au cours de l'expérience d'immersion varie d'une série à l'autre et il semblerait que les conditions ambiantes agissent sur la mobilisation du cadmium d'une manière qui varie selon la saison (Fig. 73).

Ainsi dans la série C, le phénomène de dépollution (relargage) est très net, avec des teneurs initiales en cadmium situées entre 4 et 4,5 ppm diminuant progressivement au fur et à mesure de la succession écologique et avec des taux inférieurs à 1,5 ppm dans les derniers modules relevés (12 avril 1986).

La série A montre également un processus de dépollution mais moins prononcé (sauf les deux avant-derniers modules).

La série D montre, après une augmentation initiale, une période de

TABLEAU 38b. DOSAGES DE METAUX LOURDS DANS LES SEDIMENTS
IN TOTO (PPM/ POIDS SEC), POURCENTAGES DE
 PELITES ET MATIERES ORGANIQUE DANS LES
 MODULES EXPERIMENTAUX

Série A

| Date | N° Module | Cu | Zn | Cd | Mn | Pb | Fe | % Pélites | % M.O. |
|----------|--------------|------|-----|-----|-----|----|--------|--------------|-----------|
| 15.4.85 | Ω | 18,0 | 92 | 4,8 | 166 | 80 | 5155 | 60,40 | 13,10 |
| | Ω | 22,6 | 101 | 4,2 | 166 | 79 | 5754 | 60,15 | 13,40 |
| 3.5 | 1 | 18,2 | 45 | 2,7 | 84 | 42 | 5057 | 54,80 | 12,05 |
| | 2 | 14,0 | 41 | 2,5 | 76 | 39 | 4440 | - | 7,75 |
| 23.5 | 3 | 4,2 | 112 | 4,2 | 172 | 70 | 4878 | 63,20 | 12,80 |
| | 4 | 3,6 | 77 | 3,5 | 135 | 66 | 6948 | - | 7,70 |
| 26.6 | 5 | 7,4 | 93 | 2,7 | 107 | 59 | 7020 | 61,12 | 10,50 |
| | 6 | 7,8 | 97 | 2,3 | 111 | 56 | 7800 | 57,10 | 8,20 |
| 4.7 | 7 | 2,5 | 36 | 1,2 | 51 | 25 | 2780 | - | 10,95 |
| | 8 | 10,3 | 102 | 2,7 | 110 | 46 | 8990 | - | 11,95 |
| 24.7 | 9 | 9,7 | 63 | 2,1 | 65 | 42 | 5550 | 69,03 | 11,80 |
| | 10 | 6,7 | 62 | 2,2 | 79 | 51 | 4520 | 63,10 | 8,90 |
| 11.9 | 11 | 6,9 | 53 | 2,7 | 81 | 49 | 7825 | - | 13,85 |
| | 12 | 7,3 | 65 | 2,2 | 66 | 41 | 9813 | 67,12 | 16,40 |
| 18.10 | 13 | 12,6 | 17 | 4,5 | 347 | 32 | 10,478 | 77,14 | 8,30 |
| | 14 | 14,8 | 58 | 5,3 | 415 | 35 | 10,703 | - | 7,70 |
| 14.11.85 | 15 | 2,7 | 24 | 2,7 | 85 | 12 | 5593 | 60,01 | 2,80 |
| | 16 | 2,5 | 19 | 2,0 | 76 | 12 | 4186 | 58,03 | 2,86 |

Série B

| Date | N° Module | Cu | Zn | Cd | Mn | Pb | Fe | % Pélites | % M.O. |
|---------|--------------|------|-----|-----|-----|----|--------|--------------|-----------|
| 4.7.85 | Ω | 9,7 | 107 | 3,3 | 135 | 79 | 18,750 | 60,02 | 9,40 |
| | | 10,6 | 102 | 3,8 | 138 | 79 | 15,875 | | |
| 24.7 | 17 | 16,9 | 101 | 4,0 | 92 | 58 | 8270 | 69,08 | 7,48 |
| 11.9 | 18 | 9,9 | 81 | 3,1 | 70 | 41 | 7419 | - | 6,43 |
| 18.10 | 19 | 11,2 | 72 | 4,3 | 300 | 29 | 13918 | 71,42 | 8,20 |
| | 20 | 8,9 | 59 | 3,9 | 214 | 24 | 12488 | - | 8,38 |
| 14.11 | 21 | 5,9 | 77 | 5,2 | 223 | 34 | 12498 | 50,53 | 5,75 |
| 9.12.85 | 22 | 4,2 | 36 | 5,8 | 210 | 14 | 5053 | 65,00 | 4,49 |
| | 23 | 7,9 | 42 | 3,2 | 102 | 19 | 7066 | 69,50 | 4,00 |

SERIE C

| Date | N° Module | Cu | Zn | Cd | Mn | Pb | Fe | % Pélites | % M.O. |
|----------|--------------|------|----|-----|-----|----|-------|--------------|-----------|
| 18.10.85 | Ω | 10,4 | 87 | 4,0 | 120 | 38 | 14502 | 60,08 | 7,50 |
| | | 12,9 | 83 | 4,3 | 127 | 31 | 16648 | | |
| 14.11 | 24 | 3,6 | 30 | 2,8 | 104 | 14 | 6570 | 53,00 | 3,55 |
| | 25 | 1,2 | 13 | 1,9 | 75 | 8 | 3363 | 45,01 | 3,40 |
| | 26 | 6,3 | 68 | 4,0 | 174 | 27 | 5168 | - | 11,00 |
| 9.12.85 | 27 | 7,8 | 63 | 1,7 | 295 | 36 | 14533 | 60,03 | 4,10 |
| | 28 | 5,8 | 47 | 1,5 | 210 | 28 | 6553 | 58,30 | 2,90 |
| 20.2.86 | 39 | 1,1 | 14 | 2,0 | 70 | 8 | 8200 | 54,03 | 3,12 |
| | 30 | 1,9 | 17 | 1,3 | 65 | 7 | 5498 | - | 2,84 |
| 12.4.86 | 31 | 1,7 | 12 | 1,2 | 50 | 7 | 3351 | 56,00 | 2,72 |

SERIE D

| Date | N° Module | Cu | Zn | Cd | Mn | Pb | Fe | % Pélites | % M.O. |
|----------|--------------|------|-----|-----|-----|----|-------|--------------|-----------|
| 14.11.85 | Ω | 11,3 | 73 | 4,1 | 183 | 28 | 14155 | 67,21 | 11,80 |
| | Ω | 5,7 | 20 | 3,0 | 73 | 8 | 13606 | 10,02 | 3,73 |
| 9.12 | 32 | 8,3 | 89 | 5,0 | 216 | 40 | 6047 | 68,03 | 8,15 |
| | 33 | 10,8 | 39 | 5,0 | 171 | 48 | 1898 | 12,82 | 1,30 |
| 20.2.86 | 34 | 2,2 | 15 | 0,8 | 57 | 3 | 3378 | 12,24 | 1,30 |
| | 35 | 11,1 | 82 | 1,7 | 121 | 14 | 10950 | 65,13 | 8,45 |
| | 36 | 10,0 | 68 | 1,4 | 136 | 12 | 7525 | 70,01 | 6,83 |
| 12.4 | 37 | 12,0 | 71 | 1,8 | 170 | 14 | 8976 | 72,06 | 8,10 |
| | 38 | 13,0 | 79 | 2,0 | 163 | 16 | 9400 | 77,33 | 7,60 |
| | 39 | 3,0 | 24 | 0,8 | 81 | 5 | 3277 | 9,00 | 1,21 |
| | 40 | 13,0 | 79 | 1,9 | 161 | 15 | 9872 | 78,85 | 7,60 |
| 25.4 | 41 | 15,1 | 123 | 3,6 | 207 | 57 | 12152 | 62,10 | 6,70 |
| | 42 | 14,0 | 111 | 3,5 | 231 | 55 | 12500 | - | 6,01 |
| 14.5 | 43 | 10,9 | 90 | 3,0 | 184 | 47 | 10641 | 60,16 | 6,05 |
| | 44 | 11,9 | 94 | 3,1 | 190 | 50 | 9690 | - | 5,38 |
| 27.5 | 45 | 13,2 | 100 | 2,3 | 423 | 56 | 10060 | 48,78 | 4,00 |
| | 46 | 12,1 | 93 | 2,1 | 367 | 53 | 12350 | 55,00 | 3,60 |
| 16.6 | 47 | 12,6 | 100 | 3,6 | 163 | 52 | 10738 | 70,08 | 7,80 |
| | 48 | 9,2 | 84 | 3,4 | 144 | 41 | 7600 | 61,00 | 1,60 |
| | 49 | 9,5 | 85 | 3,6 | 131 | 46 | 7128 | - | 8,41 |
| | 50 | 13,9 | 115 | 3,6 | 195 | 56 | 11201 | 67,12 | 9,10 |
| | 51 | 9,7 | 93 | 3,3 | 158 | 44 | 8210 | - | 7,70 |
| | 52 | 10,6 | 100 | 3,4 | 181 | 47 | 8725 | 61,00 | 8,12 |
| | 53 | 9,5 | 91 | 3,4 | 169 | 45 | 7681 | 60,00 | 8,20 |
| | 54 | 13,2 | 105 | 3,6 | 207 | 55 | 10272 | 61,01 | 7,10 |
| | 55 | 11,0 | 86 | 3,0 | 166 | 46 | 9816 | - | 6,06 |
| | 56 | 13,8 | 106 | 3,5 | 189 | 53 | 10975 | 68,26 | 5,40 |
| 5.7.86 | 57 | 2,7 | 22 | 1,5 | 121 | 16 | 3206 | 44,40 | 3,50 |
| | 58 | 5,7 | 52 | 1,3 | 215 | 28 | 1722 | - | 3,01 |
| | 59 | 4,0 | 55 | 2,1 | 210 | 39 | 5052 | 53,17 | 5,02 |

SERIE E

| Date | N° Module | Cu | Zn | Cd | Mn | Pb | Fe | % Pélites | % M.O. |
|---------|--------------|------|-----|-----|-----|----|-------|--------------|-----------|
| 20.2.86 | Ω | 13,1 | 96 | 3,3 | 381 | 61 | 13406 | 54,23 | 7,60 |
| | | 12,9 | 98 | 3,1 | 397 | 57 | 13878 | | |
| 12.4 | 60 | 11,9 | 95 | 2,1 | 329 | 53 | 12513 | 52,00 | 6,10 |
| 25.4 | 61 | 12,5 | 97 | 2,3 | 344 | 55 | 12354 | 48,53 | 4,83 |
| 14.5 | 62 | 13,9 | 107 | 2,3 | 395 | 60 | 14246 | 50,14 | 4,03 |
| 27.5 | 63 | 13,2 | 99 | 2,4 | 401 | 58 | 11040 | - | 3,16 |
| 16.6 | 64 | 17,2 | 112 | 3,5 | 204 | 59 | 11925 | 46,80 | 3,78 |
| | 65 | 13,2 | 131 | 3,5 | 204 | 54 | 11606 | - | 5,19 |
| 5.7.86 | 66 | 10,0 | 77 | 2,7 | 229 | 46 | 7883 | 45,12 | 2,07 |
| | 67 | 12,2 | 96 | 2,3 | 305 | 54 | 10329 | 47,92 | 2,30 |

Ω Teneurs initiales en métaux de la vase avec laquelle on a rempli les modules.

modules relevés (12 avril 1986).

La série A montre également un processus de dépollution mais moins prononcé (sauf les deux avant-derniers modules).

La série D montre, après une augmentation initiale, une période de

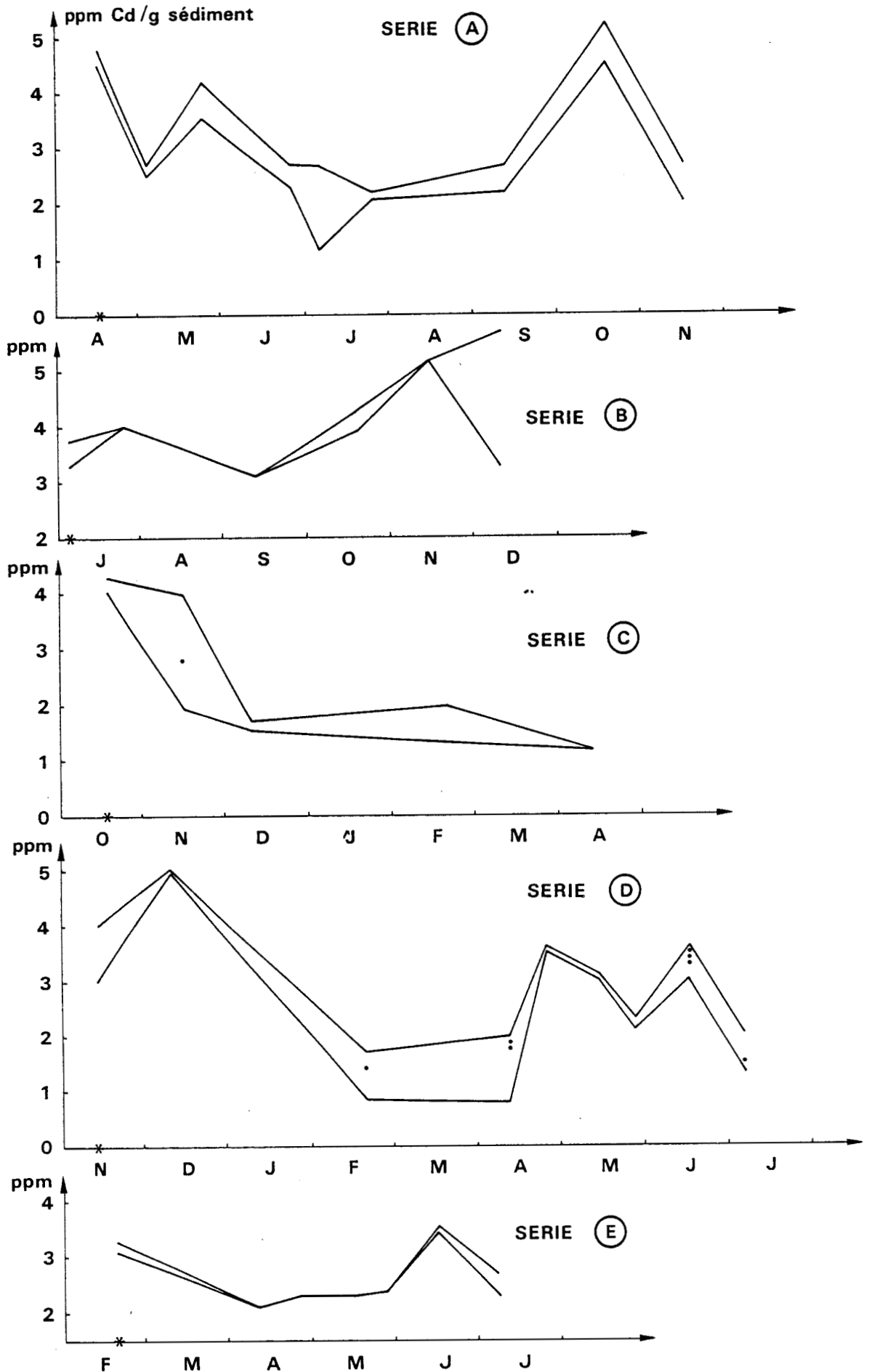


Fig. 73. Evolution de la teneur en cadmium dans les sédiments de séries expérimentales.

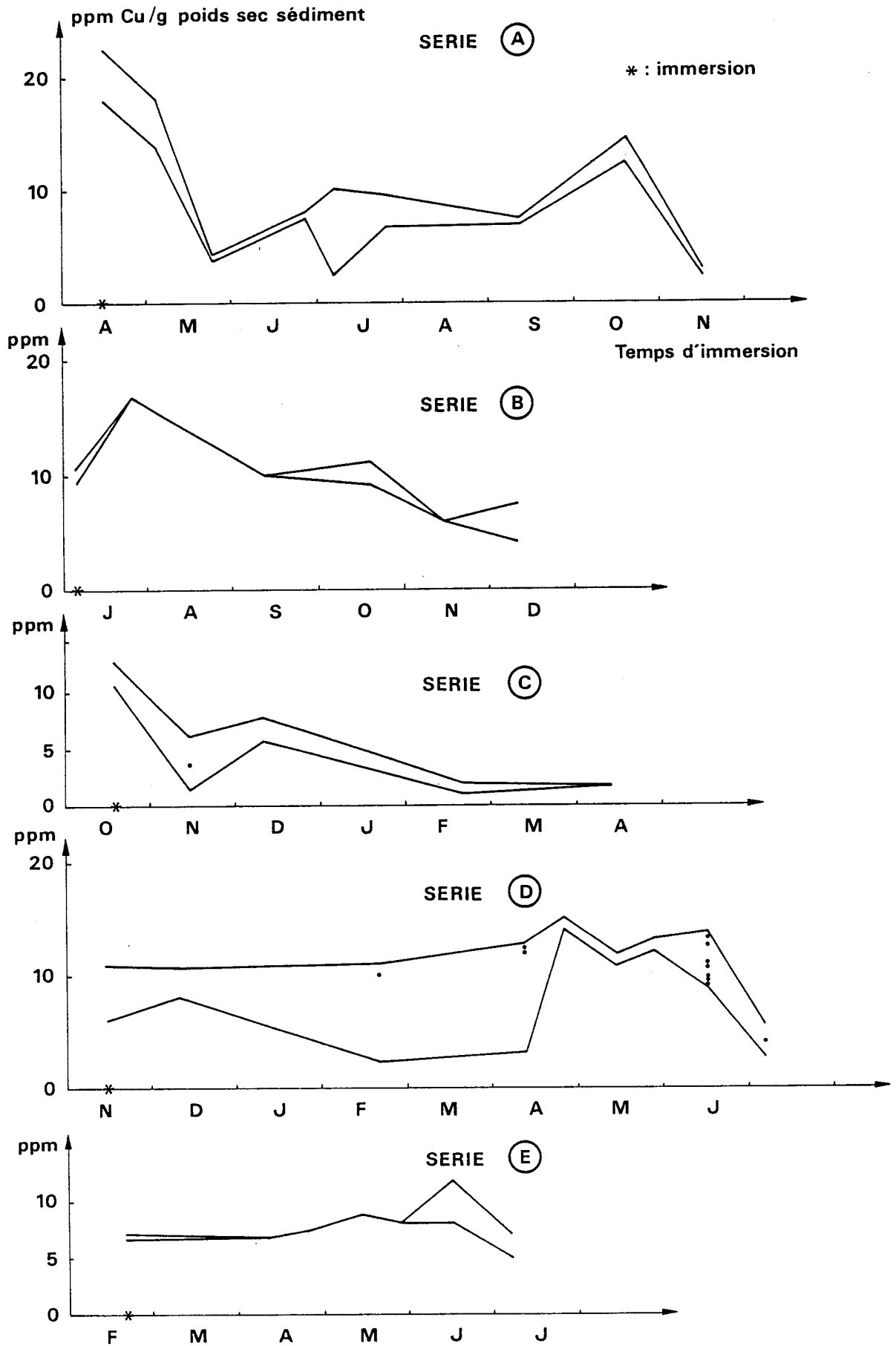


Fig. 74. Evolution de la teneur en cuivre dans les sédiments de séries Expérimentales.

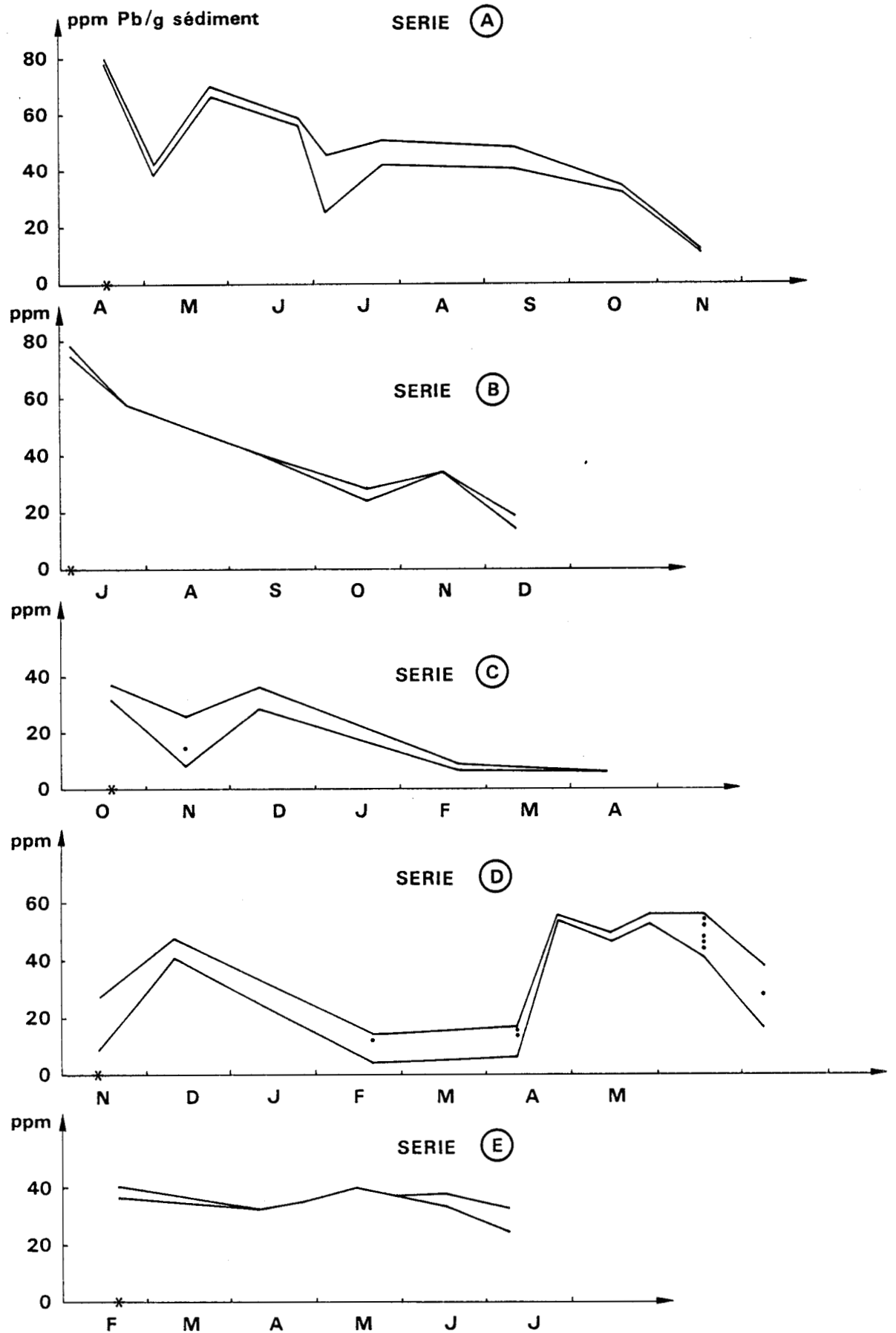


Fig. 75. Evolution de la teneur en plomb dans les sédiments de séries expérimentales.

relargage qui se prolonge jusqu'à la mi-avril 86, où on observe 1,3 à 2 ppm.

Dans les autres séries, l'évolution semble moins claire, n'indiquant pas de comportement particulier.

- Le cuivre

Les teneurs trouvées au début de l'expérience sont supérieures à celles du milieu naturel environnant, s'élevant de 10 à 25 ppm (les plus fortes teneurs apparaissent dans la série A, mise en mer mi-avril 85).

Les séries A et C (Fig. 74) montrent une dépollution nette au cours de la période d'immersion : dans la série A, les teneurs initiales en cuivre sont de l'ordre de 23 à 25 ppm alors que les teneurs dans les derniers modules relevés sont de l'ordre de 2 à 3 ppm ; dans la série C, les teneurs initiales sont de 10,5 à 12,5 ppm et s'abaissent jusqu'à 2 ppm dans les derniers modules.

Dans la série B, on constate une augmentation de la teneur dans le premier module relevé, puis une diminution progressive, jusqu'à des valeurs de 4 à 6 ppm dans les derniers modules.

- Le plomb

Les séries A, B et E présentent des concentrations plus élevées que le milieu naturel environnant avec, au départ, des valeurs comprises entre 60 et 80 ppm (Fig. 75).

Dans les séries A, B et C, immergées au printemps et en début de l'été, on constate un relargage graduel tout particulièrement dans la série B qui montre des teneurs initiales d'environ 80 ppm, chutant en 5 mois jusqu'à des valeurs de 14 à 17 ppm.

Dans la série D, immergée en novembre 85, on observe plusieurs fluctuations successives des teneurs en plomb avec une augmentation marquée au départ, puis une diminution rapide jusqu'à mi-avril 86, suivie d'une nouvelle augmentation pendant le printemps et enfin une diminution importante des teneurs pendant la saison estivale.

Dans la série E, immergée en dernier (février 86), on constate une légère dépollution avec une augmentation temporelle intermédiaire.

- Le zinc

Les teneurs initiales en zinc dans le sédiment des modules sont plus

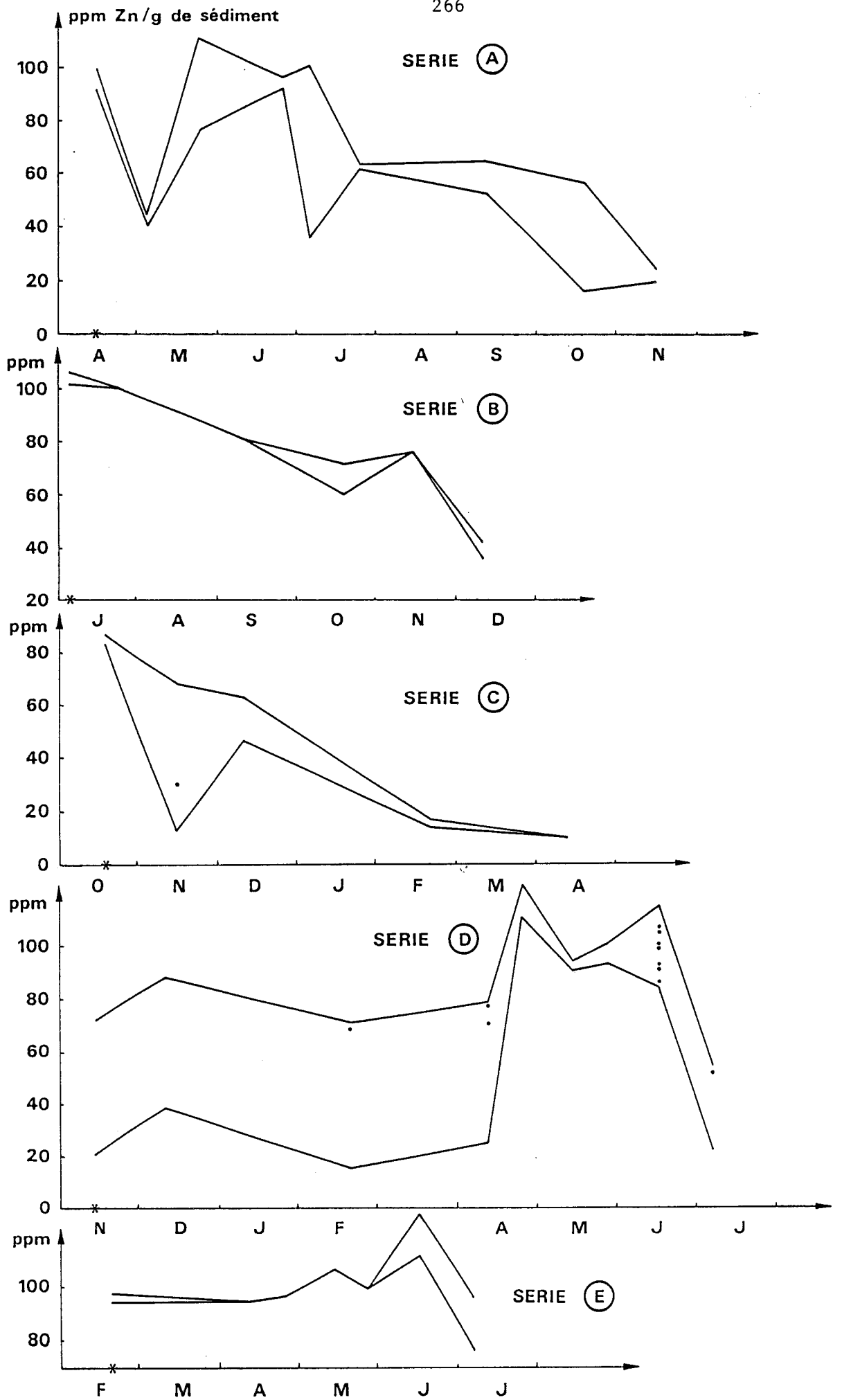


Fig. 76. Evolution de la teneur en zinc dans les sédiments de séries expérimentales.

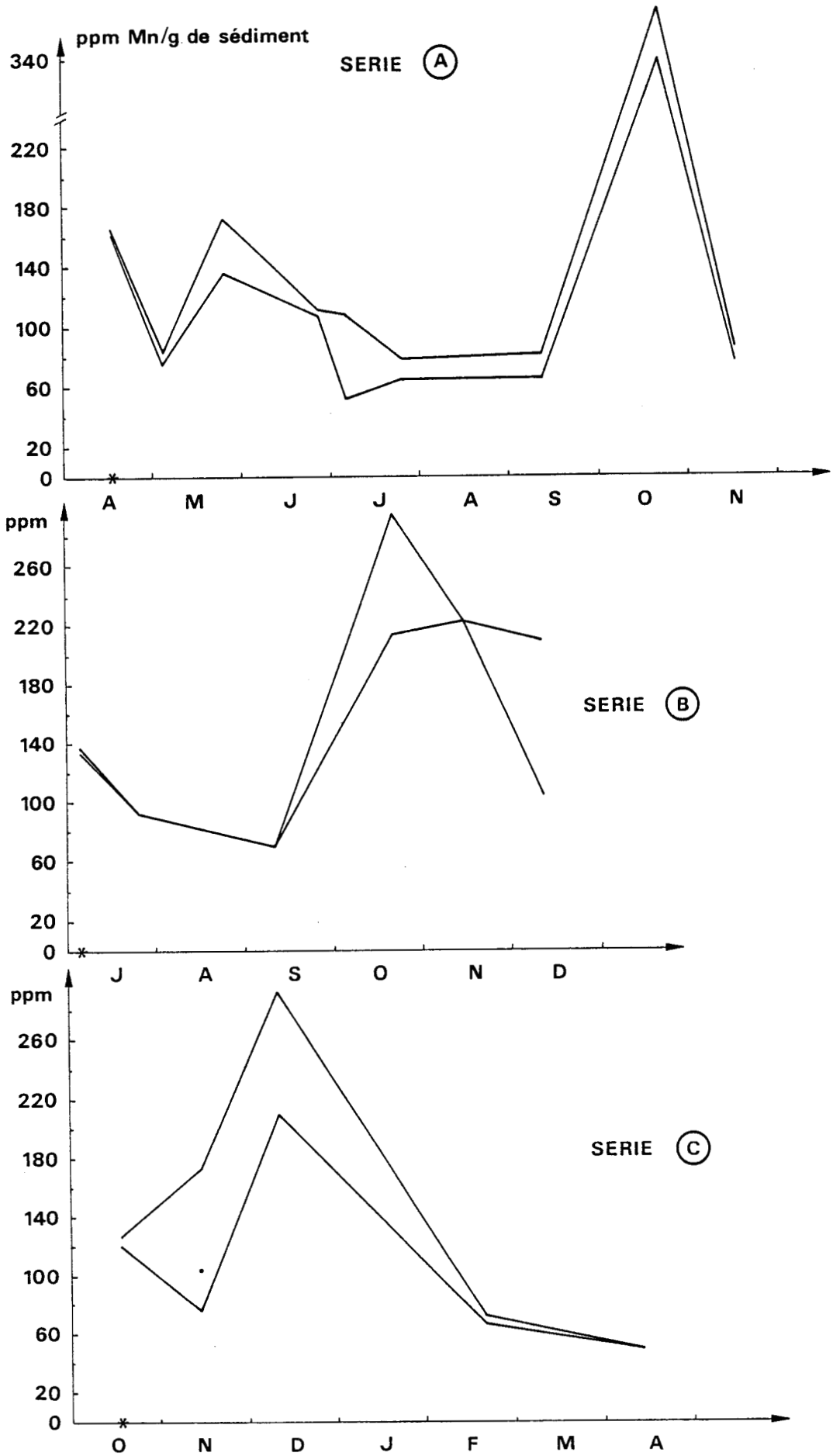


Fig. 77 a. Evolution de la teneur en manganèse dans les sédiments de séries expérimentales : A, B et C.

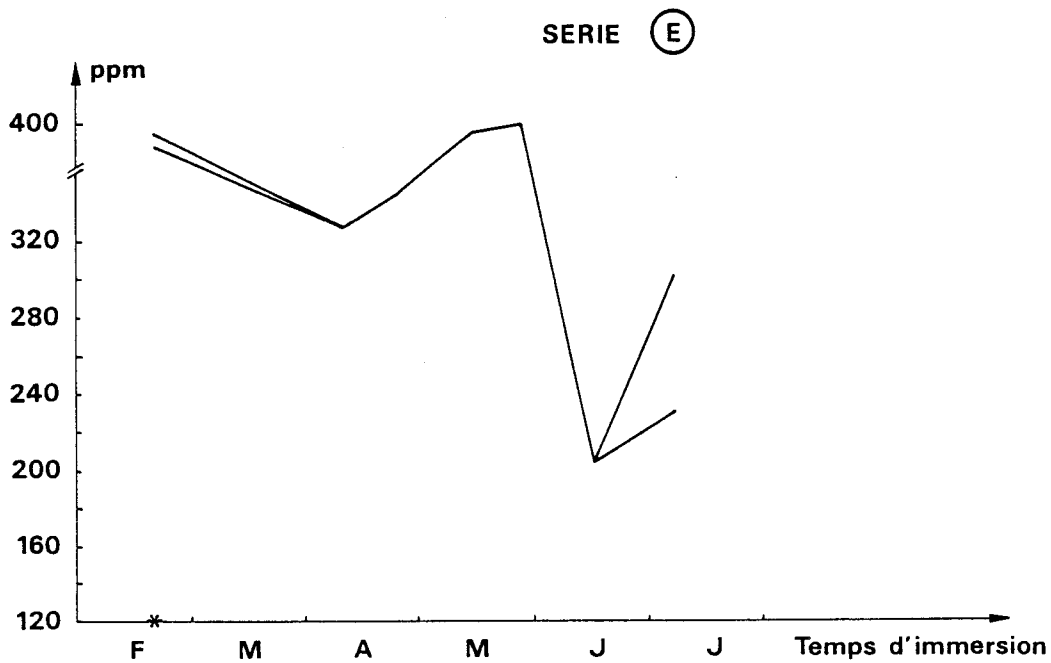
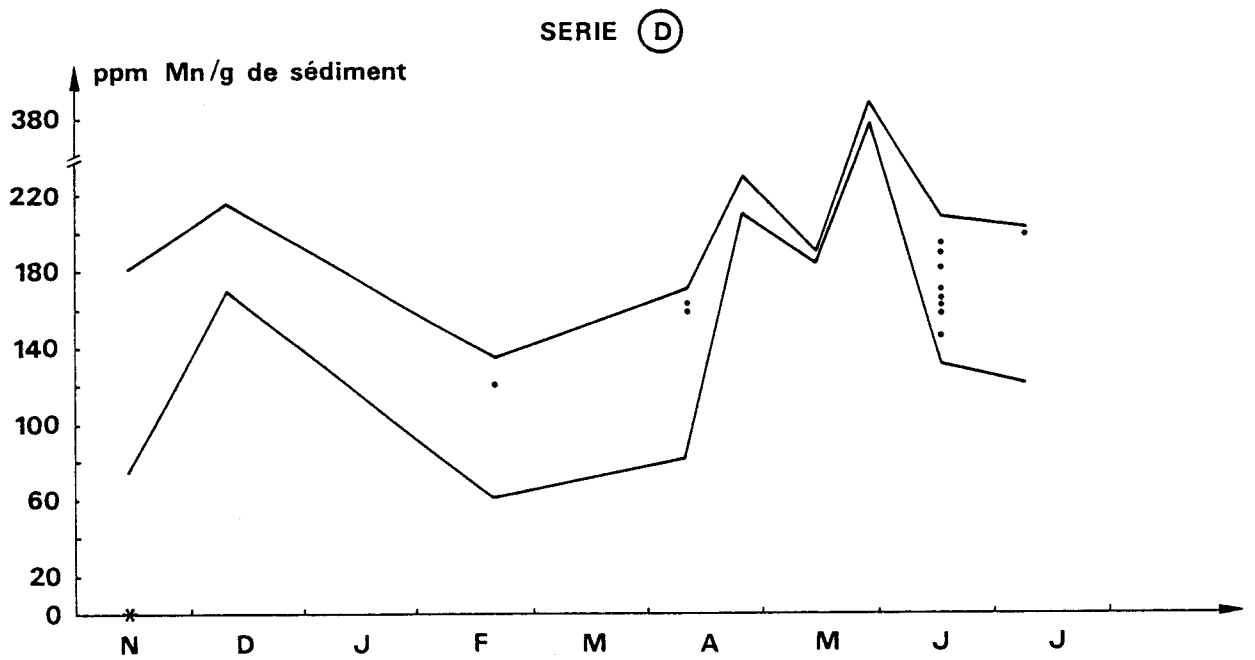


Fig. 77 b. Evolution de la teneur en manganèse dans les sédiments de séries expérimentales D et E.

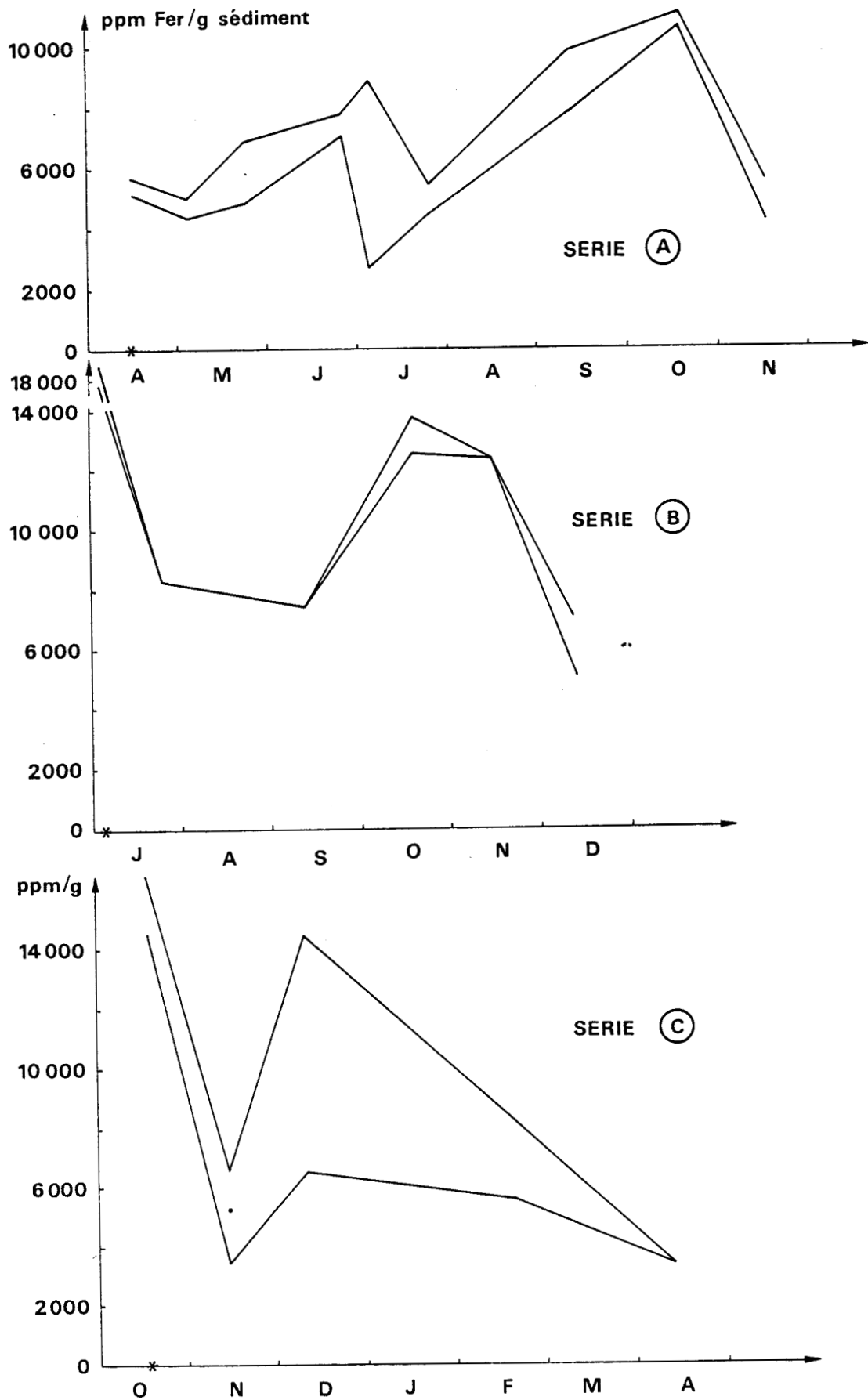


Fig. 78 a. Evolution de la teneur en fer dans les sédiments de séries expérimentales : A, B et C.

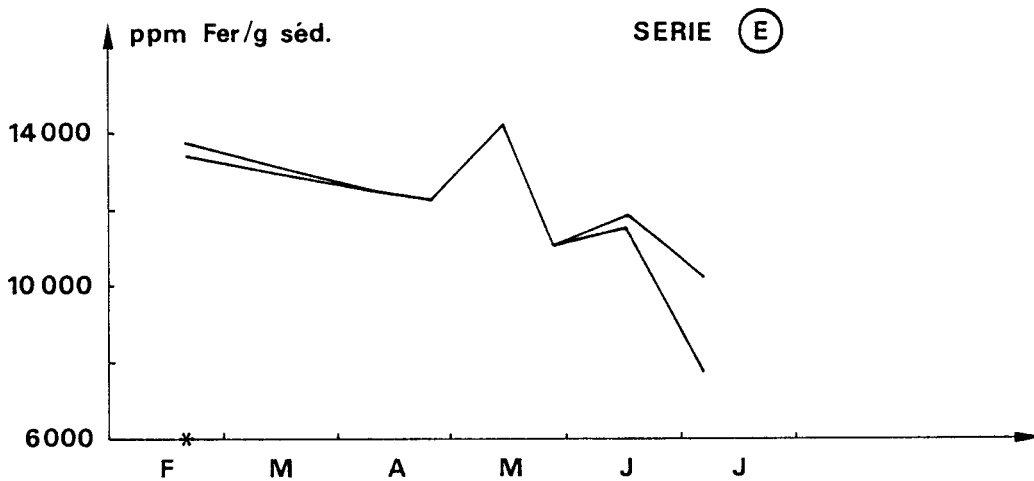
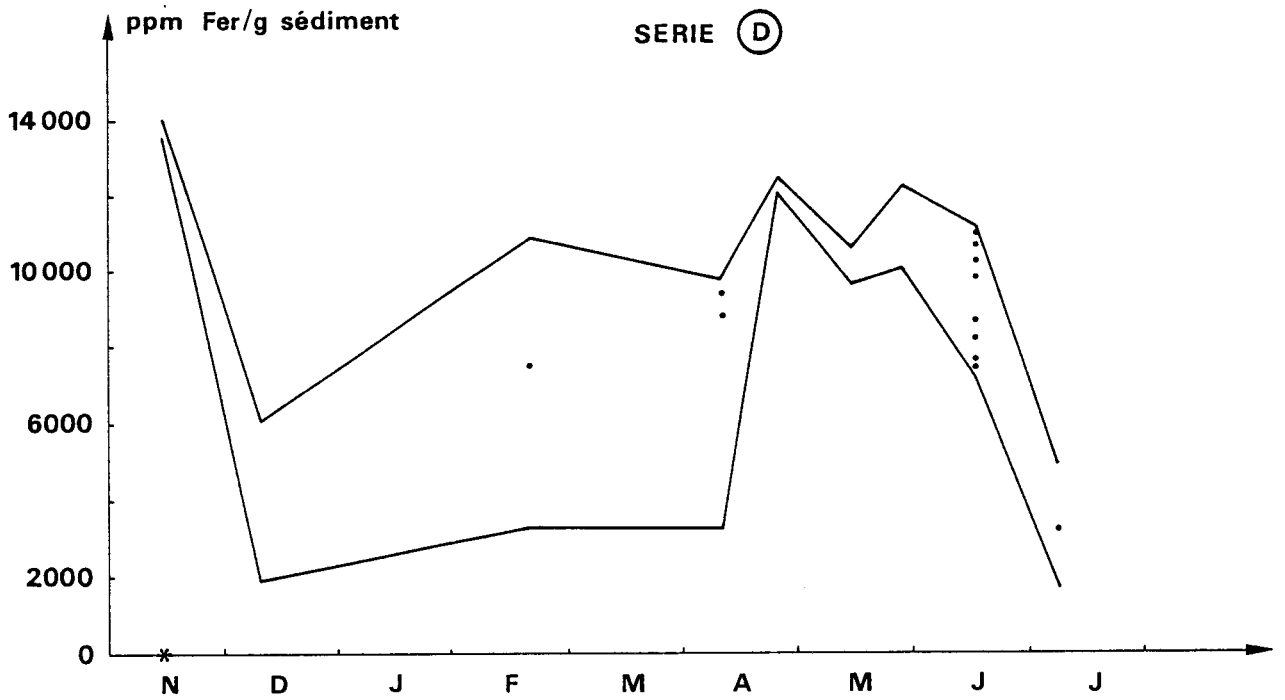


Fig. 78 b. Evolution de la teneur en fer dans les sédiments de séries expérimentales D et E. La trame correspond à la variabilité des modules relevés à la même date.

élevées que celles observées dans le milieu naturel environnant (Fig. 76).

Dans les séries A, B et C, on observe un processus de relargage progressif ; ce phénomène est moins net dans les séries D et E.

- Le manganèse

Les teneurs initiales observées dans les modules sont très élevées et supérieures à celles du milieu naturel environnant. Dans les séries A, B, C, D, les teneurs initiales sont de l'ordre de 80 à 180 ppm et dans la série E de 370 à 390 ppm. Rappelons que dans le milieu naturel, ces teneurs vont de 120 à 160 ppm, dépassant rarement 120 ppm (Fig. 77 a,b).

L'évolution des teneurs en manganèse semble être différente de celles observées pour les autres métaux. En effet, après une légère diminution dans les premiers mois, on observe une augmentation brusque (en octobre pour les séries A et B, en décembre 1985 pour la C et en mai 1986 pour la D) avec des concentrations en général supérieures à celles des sédiments initiaux.

- Le fer

Les résultats obtenus à partir des 5 séries de modules indiquent une évolution erratique difficile à interpréter (Fig. 78 a,b).

Néanmoins, les séries C et E montrent un relargage progressif, surtout la série C où les teneurs initiales sont situées entre 14 000 et 16 000 ppm et diminuent progressivement pour atteindre des teneurs de l'ordre de 6 000 ppm dans les derniers modules relevés, c'est qui est assez remarquable.

Dans les séries A et B, on note un pic important en ^{octobre} novembre 85, peut-être en relation avec une tempête, période de forte oxygénation, ayant eu lieu à la même époque. En effet, l'oxygène contrôle le Eh, qui à son tour affecte le relargage des métaux, d'abord dans l'eau interstitielle des sédiment puis dans la masse d'eau.

2.4. Concentrations des métaux lourds dans les organismes

Nos dosages ont porté sur des Annélides Polychètes, Mollusques, Crustacés, Echinodermes et Antozoaires collectés dans le milieu naturel environnant les modules. Ils ont porté sur les organismes entiers, à l'exception des Mollusques et des Echinodermes dont les coquilles ou les

TABLEAU 39 . TENEURS EN METAUX LOURDS EN DIVERS GROUPES D'ORGANISMES
BENTHIQUES COLLECTES DANS L'AVANT-PORT OUEST DE DUNKERQUE

METAUX DOSES (µg/g poids sec)

| CATEGORIE TROPHIQUE | Date | Cu | Zn | Cd | Mn | Pb | Fe |
|------------------------|----------|--------|--------|-------|-------|--------|--------|
| CARNIVORES | | | | | | | |
| Nereis longissima | 17.04.85 | 0,48 | 7,44 | 0,97 | 5,81 | 4,38 | 283,00 |
| | 23.05.85 | 0,07 | 30,22 | 0,46 | 1,66 | 3,17 | 62,00 |
| | 26.06.85 | 0 | 4,33 | 0,10 | 0,25 | 2,35 | 12,75 |
| | 24.07.85 | 0,53 | 22,33 | 0,25 | 0,43 | 2,83 | 28,75 |
| | 24.07.85 | 0,33 | 56,48 | 0,20 | 0,98 | 2,13 | 43,75 |
| | 11.09.85 | 0 | 7,10 | 0,53 | 0,18 | 1,97 | 108,00 |
| | 11.09.85 | 4,98 | 56,03 | 0,66 | 3,52 | 2,24 | 126,07 |
| | 18.10.85 | 1,10 | 63,83 | 0,63 | 3,48 | 0,85 | 161,55 |
| | 14.11.85 | 2,78 | 100,80 | 0,85 | 4,65 | 1,05 | 289,94 |
| | 9.12.85 | 5,15 | 191,22 | 1,43 | 6,88 | 2,95 | 305,91 |
| | 20.02.85 | 4,93 | 170,78 | 0,68 | 5,71 | 3,94 | 342,75 |
| | 12.04.86 | 5,11 | 255,68 | 0,51 | 5,72 | 0,34 | 508,43 |
| | 25.04.86 | 3,41 | 151,98 | 0,64 | 10,37 | 2,29 | 553,85 |
| | 14.05.86 | 4,38 | 180,89 | 0,34 | 7,58 | 4,24 | 464,19 |
| | 16.06.86 | 3,75 | 215,64 | 0,82 | 19,59 | 16,28 | 474,93 |
| 5.07.86 | 5,45 | 263,55 | 0,02 | 6,90 | 0,63 | 462,29 | |
| Nephtys cirrosa | 24.07.85 | 0,30 | 8,38 | 0,30 | 0,60 | 3,35 | 34,75 |
| | 12.04.86 | 5,66 | 217,06 | 0,34 | 18,95 | 3,11 | 605,50 |
| | 15.04.86 | 1,28 | 212,41 | 1,62 | 16,01 | 7,25 | 846,46 |
| | 16.06.86 | 5,40 | 287,75 | 1,94 | 13,85 | 28,16 | 696,94 |
| Nephtys hombergii | 17.04.85 | 2,40 | 74,12 | 0,93 | 4,77 | 9,71 | 316,00 |
| | 23.05.85 | 0 | 48,13 | 0,64 | 0,68 | 3,32 | 20,00 |
| | 26.06.85 | 0,75 | 49,43 | 0,55 | 1,43 | 6,30 | 93,50 |
| | 26.06.85 | 0 | 14,95 | 0,23 | 0,63 | 3,48 | 50,00 |
| | 26.06.85 | 0 | 9,28 | 0,18 | 0,15 | 2,75 | 14,50 |
| | 24.07.85 | 1,08 | 49,28 | 0,35 | 1,40 | 5,48 | 96,25 |
| | 24.07.85 | 0 | 25,95 | 0,30 | 0,70 | 3,88 | 22,00 |
| | 11.09.85 | 4,12 | 78,82 | 0,59 | 6,05 | 6,70 | 147,80 |
| | 11.09.85 | 0 | 9,71 | 0,61 | 0,15 | 2,60 | 274,00 |
| | 18.10.85 | 2,78 | 73,45 | 1,25 | 5,82 | 2,50 | 472,29 |
| | 14.11.85 | 5,85 | 97,65 | 1,93 | 7,86 | 5,68 | 255,14 |
| | 14.11.85 | 1,65 | 45,13 | 1,15 | 4,15 | 1,78 | 146,27 |
| | 20.02.86 | 8,00 | 191,47 | 3,14 | 7,75 | 12,15 | 506,00 |
| | 12.04.86 | 7,58 | 266,89 | 1,26 | 25,14 | 3,64 | 536,96 |
| | 25.04.86 | 5,58 | 198,34 | 1,03 | 0,40 | 6,24 | 784,14 |
| | 14.05.86 | 5,69 | 204,89 | 1,52 | 9,45 | 17,29 | 812,80 |
| | 27.05.86 | 3,77 | 152,00 | 1,03 | 5,29 | 9,47 | 600,11 |
| 16.06.86 | 6,34 | 294,21 | 2,24 | 12,85 | 16,90 | 745,24 | |
| 5.07.86 | 6,29 | 250,89 | 2,03 | 8,02 | 15,88 | 646,51 | |
| Nephtys longosetosa | 24.07.85 | 1,45 | 56,85 | 0,43 | 3,05 | 11,30 | 58,00 |
| | 9.12.85 | 4,18 | 118,12 | 2,03 | 8,15 | 7,20 | 488,30 |
| Sthenelais boa | 17.04.85 | 0,98 | 123,50 | 0,80 | 9,10 | 84,30 | 903,00 |
| | 26.06.85 | 0,63 | 45,03 | 0,35 | 3,83 | 4,13 | 204,75 |
| | 24.07.85 | 0,98 | 46,60 | 0,45 | 8,73 | 6,48 | 875,00 |
| | 24.07.85 | 0 | 13,00 | 0,15 | 2,73 | 1,85 | 38,75 |
| | 11.09.85 | 0,75 | 47,57 | 0,65 | 5,38 | 6,89 | 641,00 |
| | 11.09.85 | 1,01 | 40,41 | 0,47 | 12,02 | 3,04 | 66,04 |
| | 9.12.85 | 1,05 | 41,65 | 0,50 | 15,32 | 2,90 | 0 |
| Phyllodoce goenlandica | 11.09.85 | 0,27 | 24,80 | 0,36 | 1,71 | 2,02 | 75,00 |
| | 14.11.85 | 0,90 | 11,17 | 0,58 | 0,63 | 1,35 | 26,07 |

| | | | | | | | |
|---------------------------|----------|-------|--------|-------|--------|--------|---------|
| | 14.11.85 | 1,83 | 23,65 | 0,63 | 0,83 | 0 | 38,72 |
| | 20.02.86 | 9,72 | 145,74 | 11,21 | 16,44 | 7,47 | 881,91 |
| | 20.02.86 | 7,37 | 248,72 | < € | < € | 19,40 | 174,61 |
| | 12.04.86 | < € | 199,41 | < € | 14,85 | < € | 859,14 |
| Pholoë minuta | 23.05.85 | 3,10 | 6,45 | 2,14 | 5,26 | 4,42 | 83,10 |
| | 11.09.85 | 3,72 | 7,90 | 1,57 | 5,40 | 5,16 | 78,12 |
| Harmothoë lunulata | 23.05.85 | 0,67 | 58,40 | 0,37 | 6,33 | 3,72 | 206,00 |
| | 11.09.85 | 0,75 | 9,96 | 0,51 | 0,37 | 1,30 | 211,00 |
| Eumida sanguinea | 11.09.85 | 2,01 | 90,77 | 1,06 | 2,08 | 7,22 | 129,91 |
| | 14.11.85 | 0,85 | 10,62 | 0,45 | 0,68 | 0,10 | 13,97 |
| Cerebratulus sp. | 11.09.85 | 84,03 | 30,05 | 1,70 | 4,65 | 17,06 | 93,70 |
| | 12.04.85 | < € | 147,76 | < € | 2,80 | < € | 44,63 |
| | 16.06.86 | < € | 222,70 | 1,42 | 22,88 | 152,53 | 205,92 |
| Macropipus holsatus | 11.09.85 | 0,63 | 10,03 | 0,37 | 4,00 | 2,78 | 210,00 |
| | 11.09.85 | 21,73 | 60,43 | - | 7,03 | 11,05 | 123,06 |
| | 20.02.86 | 19,52 | 105,02 | 5,42 | 9,42 | 8,62 | 249,42 |
| | 12.04.86 | 15,99 | 99,00 | 1,73 | 117,67 | 4,83 | 281,04 |
| | 27.05.86 | 18,35 | 118,23 | 5,29 | 17,65 | 31,76 | 517,12 |
| | 16.06.86 | 16,55 | 68,22 | 3,47 | 36,77 | 52,57 | 2156,31 |
| | 4.07.86 | 11,23 | 65,14 | 10,33 | 29,20 | 40,43 | 498,65 |
| Carcinus moenas | 27.05.85 | 0,78 | 17,66 | 0,32 | 8,65 | 3,60 | 70,00 |
| | 11.09.85 | 6,01 | 60,03 | 3,40 | 5,82 | 12,02 | 158,01 |
| | 9.12.85 | 7,9 | 69,17 | 3,45 | 84,92 | 6,38 | 477,83 |
| | 27.05.86 | 27,73 | 103,61 | 2,60 | 32,24 | 16,89 | 442,46 |
| | 16.06.86 | 20,69 | 60,94 | 3,66 | 214,89 | 41,66 | 901,60 |
| | 4.07.86 | 12,41 | 73,72 | 5,61 | 38,17 | 33,65 | 429,56 |
| Pilumnus hirtellus | 14.11.85 | 1,63 | 9,80 | 0,68 | 5,75 | 0 | 236,07 |
| | 9.12.85 | 1,96 | 10,52 | 0,73 | 6,45 | 2,05 | 216,50 |
| Crangon crangon | 23.05.85 | 0,05 | 11,07 | 0,93 | 0,82 | 5,31 | 14,20 |
| | 11.09.85 | 34,06 | 67,18 | 1,70 | 6,07 | 2,96 | 101,07 |
| | 9.12.85 | 32,65 | 94,4 | 2,08 | 7,7 | 4,03 | 386,98 |
| | 12.04.86 | 45,67 | 63,26 | 1,58 | 18,68 | 2,77 | 365,71 |
| | 14.05.86 | 9,82 | 40,99 | < € | 21,36 | < € | 230,95 |
| Onchidoris bilamellata | 11.09.85 | 0,31 | 5,03 | 0,46 | 0,40 | 2,19 | 45,37 |
| | 9.12.85 | 0,48 | 6,48 | 0,68 | 0,43 | 2,23 | - |
| Cerianthus lloydii | 11.09.85 | 0,48 | 7,40 | 0,77 | 3,94 | 3,51 | 876,00 |
| | 9.12.85 | 0,60 | 11,93 | 0,68 | 1,92 | 3,10 | 304,35 |
| | 25.04.86 | 2,09 | 452,63 | 1,25 | 9,40 | 12,53 | 396,86 |
| | 14.05.86 | 5,92 | 251,58 | 0,97 | 16,50 | 6,79 | 725,05 |
| | 16.06.86 | 5,81 | 181,84 | 4,40 | 7,33 | 55,73 | 369,55 |
| | 4.07.86 | 0,02 | 271,01 | 3,31 | 6,62 | 6,62 | 433,49 |
| Sagartia troglodites | 17.04.85 | 3,13 | 113,70 | 1,96 | 15,13 | 20,76 | 1786,00 |
| | 26.06.85 | 4,60 | 154,18 | 2,00 | 31,18 | 28,90 | 1300,00 |
| | 26.06.85 | 3,13 | 48,60 | 2,20 | 18,65 | 22,95 | 2150,00 |
| | 26.06.85 | 0,00 | 41,90 | 0,18 | 5,20 | 2,28 | 20,50 |
| | 24.07.85 | 4,65 | 157,83 | 0,65 | 6,90 | 9,98 | 314,25 |
| | 24.07.85 | 4,35 | 164,48 | 0,63 | 37,45 | 9,53 | 474,50 |
| | 11.09.85 | 0,00 | 36,70 | 0,38 | 4,39 | 2,48 | 1093,00 |
| | 14.11.85 | 3,65 | 158,10 | 0,98 | 7,35 | 1,95 | 536,34 |
| | 14.11.85 | 3,00 | 92,10 | 0,88 | 7,87 | 0,00 | 555,25 |
| | 9.12.85 | 3,63 | 134,87 | 1,05 | 10,62 | 4,03 | 512,32 |
| | 20.02.86 | 4,10 | 140,40 | 1,57 | 36,21 | 6,70 | 531,40 |
| | 12.04.86 | 5,30 | 264,99 | 0,32 | 5,71 | 0,80 | 345,76 |
| | 12.04.86 | 3,71 | 135,42 | 0,73 | 1,18 | 6,05 | 490,43 |
| | 25.04.86 | 4,24 | 150,68 | 0,62 | 6,83 | 2,19 | 400,15 |
| | 14.05.86 | 2,90 | 139,48 | 0,80 | 8,27 | 6,78 | 404,62 |
| | 16.06.86 | 4,31 | 165,30 | 0,81 | 6,08 | 4,97 | 359,40 |
| | 4.07.86 | 4,29 | 183,29 | 0,83 | 6,80 | 6,38 | 388,15 |

| | | | | | | | |
|---------------------------|----------|-------|--------|------|--------|-------|---------|
| Asterias rubens | 11.09.85 | 2,76 | 70,01 | 3,01 | 4,11 | 7,85 | 108,15 |
| | 14.11.85 | 4,88 | 87,02 | 4,20 | 5,37 | 9,45 | 112,67 |
| | 12.04.86 | 2,20 | 58,11 | 7,92 | 0 | 3,08 | 211,31 |
| | 16.04.86 | 5,31 | 98,11 | 3,45 | 11,21 | 38,83 | 167,84 |
| Pomatoschistus minutus | 9.12.85 | 1,15 | 21,02 | 1,00 | 5,42 | 4,4 | 45,37 |
| DEPOSIVORES | | | | | | | |
| Notomastus latericeus | 17.04.85 | 0,30 | 8,57 | 0,38 | 4,37 | 5,60 | 194,00 |
| | 26.06.85 | 0 | 2,90 | 0,13 | 1,38 | 2,48 | 111,00 |
| | 24.07.85 | 0 | 3,58 | 0,28 | 4,38 | 5,00 | 183,50 |
| | 11.09.85 | 0,12 | 5,88 | 0,29 | 3,44 | 3,03 | 201,00 |
| Cirratulus cirratus | 17.04.85 | 0,01 | 11,26 | 0,40 | 3,85 | 6,07 | 256,00 |
| | 26.06.85 | 0,80 | 18,25 | 0,43 | 6,80 | 7,15 | 364,50 |
| | 26.06.85 | 0,08 | 12,25 | 0,35 | 3,75 | 5,70 | 251,00 |
| | 11.09.85 | 1,13 | 28,17 | 0,90 | 10,13 | 3,19 | 82,71 |
| Aonides oxycephala | 23.05.85 | 0,80 | 18,39 | 0,71 | 4,32 | 1,47 | 50,00 |
| | 11.09.85 | 1,16 | 27,02 | 0,97 | 5,61 | 4,06 | 117,74 |
| Capitella capitata | 23.05.85 | 0 | 25,33 | 0,72 | 0,40 | 4,03 | 203,00 |
| | 14.11.85 | 0,65 | 10,60 | 0,58 | 4,00 | 1,63 | 209,45 |
| | 9.12.85 | 1,25 | 10,80 | 0,60 | 4,65 | 1,80 | 1948,48 |
| | 20.02.86 | 10,36 | 142,12 | 0,37 | 33,31 | < ε | 3774,98 |
| | 12.04.86 | 1,97 | 43,41 | 1,23 | 24,97 | < ε | 2140,67 |
| | 25.04.86 | 3,61 | 59,32 | 1,88 | 61,27 | 7,29 | 2627,67 |
| | 14.05.86 | 6,94 | 65,43 | 1,40 | 40,11 | 15,22 | 3889,51 |
| | 16.06.86 | 0,81 | 31,94 | 1,22 | 24,73 | 52,71 | 2702,32 |
| Pectinaria koreni | 17.04.85 | 0,71 | 52,93 | 0,86 | 8,99 | 8,60 | 1211,00 |
| | 23.05.85 | 0,68 | 42,17 | 0,73 | 7,13 | 6,77 | 972,00 |
| | 26.06.85 | 1,05 | 42,53 | 0,73 | 15,25 | 13,38 | 1041,00 |
| | 24.07.85 | 1,75 | 71,33 | 0,40 | 1,90 | 9,75 | 146,25 |
| | 24.07.85 | 2,45 | 36,28 | 0,53 | 5,85 | 4,65 | 218,50 |
| | 11.09.85 | 2,11 | 68,53 | 0,70 | 9,78 | 2,06 | 973,00 |
| | 18.10.85 | 10,00 | 122,08 | 1,18 | 7,67 | 2,50 | 209,00 |
| | 14.11.85 | 8,8 | 122,15 | 3,58 | 85,75 | 13,20 | 2886,00 |
| | 14.11.85 | 3,15 | 47,32 | 1,05 | 9,37 | 2,30 | 921,91 |
| | 9.12.85 | 13,3 | 204,52 | 5,38 | 104,57 | 17,05 | 2098,28 |
| | 20.02.86 | 9,86 | 162,57 | 2,68 | 44,61 | 14,60 | 679,34 |
| | 12.04.86 | 5,18 | 129,22 | 0,44 | 14,20 | 1,19 | 218,93 |
| | 25.04.86 | 5,24 | 101,66 | 0,85 | 12,33 | 3,83 | 528,23 |
| | 14.05.86 | 4,29 | 128,18 | 1,33 | 16,58 | 11,36 | 623,47 |
| | 27.05.86 | 4,63 | 104,85 | 1,83 | 61,68 | 15,99 | 3083,93 |
| | 16.06.86 | 3,15 | 101,04 | 1,59 | 45,45 | 20,01 | 2032,02 |
| | 5.07.86 | 3,71 | 184,81 | 1,61 | 32,82 | 1,41 | 1706,71 |
| Tellina fabula | 17.04.85 | 3,72 | 90,01 | 0,87 | 10,41 | 9,15 | 893,00 |
| | 23.05.85 | 2,98 | 38,13 | 0,43 | 7,45 | 8,44 | 786,00 |
| | 24.07.85 | 0,43 | 30,43 | 0,28 | 3,06 | 4,23 | 121,00 |
| | 11.09.85 | 6,00 | 82,13 | 0,82 | 24,60 | 7,13 | 872,00 |
| | 11.09.85 | 3,34 | 64,80 | 0,36 | 8,76 | 6,57 | 120,90 |
| | 18.10.85 | 1,5 | 31,38 | 0,53 | 5,00 | 0 | 123,50 |
| | 14.11.85 | 2,6 | 59,72 | 0,7 | 6,55 | 2,38 | - |
| | 9.12.85 | 1,58 | 40,1 | 0,68 | 3,53 | 1,45 | 175,07 |
| | 20.02.86 | 18,87 | 417,08 | 4,41 | 37,98 | 9,79 | 1867,28 |
| | 12.04.86 | 17,48 | 460,37 | 1,37 | 41,25 | 3,13 | 1201,48 |
| | 25.04.86 | 15,23 | 340,03 | 2,34 | 45,25 | 6,96 | 2056,91 |
| | 14.05.86 | 13,63 | 360,29 | 1,41 | 50,62 | 19,96 | 1519,61 |
| | 27.05.86 | 19,81 | 414,93 | 1,80 | 58,84 | 19,52 | 1841,22 |
| | 16.06.86 | 13,97 | 326,39 | 1,48 | 62,94 | 14,31 | 1384,41 |
| | 5.07.86 | 16,90 | 426,68 | 1,21 | 49,58 | 14,61 | 1436,57 |
| Abra alba | 17.04.85 | 0,873 | 46,88 | 0,65 | 8,58 | 10,31 | 399,00 |
| | 23.05.85 | 3,47 | 20,14 | 0,67 | 6,48 | 6,78 | 370,00 |
| | 26.06.85 | 1,03 | 35,93 | 0,38 | 8,59 | 10,04 | 329,50 |
| | 24.07.85 | 6,35 | 101,85 | 0,76 | 21,75 | 22,14 | 1333,75 |

| | | | | | | | |
|---------------------------------------|----------|-------|--------|------|--------|--------|---------|
| | 11.09.85 | 0,21 | 77,15 | 0,91 | 29,17 | 2,51 | 1181,00 |
| | 11.09.85 | 1,78 | 40,39 | 1,27 | 6,24 | 3,86 | 111,03 |
| | 18.10.85 | 7,00 | 94,05 | 0,83 | 48,10 | 7,50 | 1110,14 |
| | 14.11.85 | 9,28 | 151,87 | 2,40 | 56,55 | 12,60 | 4038,64 |
| | 14.11.85 | 1,53 | 28,4 | 0,83 | 8,00 | 0,13 | 3698,22 |
| | 9.12.85 | 16,55 | 206,07 | 3,08 | 79,50 | 16,95 | 4542,79 |
| | 20.02.86 | 17,65 | 273,74 | 5,22 | 121,74 | 37,91 | 3566,61 |
| | 12.04.86 | 12,89 | 200,83 | 0,89 | 73,04 | 4,58 | 1144,27 |
| | 12.04.86 | 14,79 | 199,43 | 1,78 | 71,19 | 264,43 | 2629,61 |
| | 25.04.86 | 10,72 | 196,62 | 1,18 | 78,90 | 9,22 | 1595,74 |
| | 14.05.86 | 4,09 | 89,62 | 0,69 | 22,98 | 9,48 | 540,80 |
| | 27.05.86 | 12,31 | 286,57 | 2,42 | 77,40 | 28,19 | 2841,01 |
| | 16.06.86 | 12,44 | 195,89 | 1,71 | 95,67 | 25,66 | 2411,06 |
| | 4.07.86 | 11,51 | 265,89 | 2,12 | 133,85 | 32,86 | 3012,05 |
| Macoma balthica | 23.05.85 | 3,10 | 19,96 | 0,44 | 5,35 | 2,88 | 218,00 |
| | 11.09.85 | 1,15 | 17,80 | 0,70 | 19,90 | 1,71 | 80,06 |
| | 12.04.86 | 21,63 | 305,44 | 7,51 | 75,92 | < € | 1262,36 |
| | 25.04.86 | 12,15 | 225,31 | 6,08 | 45,28 | 5,47 | 1346,10 |
| | 14.05.86 | 5,12 | 169,96 | 0,31 | 20,40 | 5,43 | 510,41 |
| | 27.05.86 | 9,18 | 212,25 | 1,25 | 24,63 | 18,78 | 745,05 |
| | 16.06.86 | 11,55 | 286,18 | 1,65 | 77,41 | 35,35 | 1582,31 |
| | 5.07.86 | 11,21 | 407,22 | 1,13 | 51,74 | 3,40 | 652,09 |
| Echinocardium cordatum | 17.04.85 | 2,13 | 17,30 | 1,57 | 22,16 | 7,37 | 477,00 |
| | 24.07.85 | 2,20 | 27,80 | 1,43 | 31,65 | 24,50 | 902,50 |
| | 11.09.85 | 1,89 | 12,30 | 1,90 | 9,61 | 5,13 | 876,00 |
| | 18.10.85 | 12,03 | 205,50 | 8,12 | 201,52 | 38,95 | 3704,35 |
| | 14.11.85 | 1,50 | 11,35 | 4,40 | 9,05 | 8,38 | 468,00 |
| | 9.12.85 | 1,68 | 11,10 | 1,08 | 19,15 | 5,95 | 3569,72 |
| | 20.02.86 | 1,67 | 15,29 | 2,09 | 49,11 | 12,28 | 1463,06 |
| | 12.04.86 | 1,92 | 15,17 | 0,55 | 45,28 | 3,03 | 2822,81 |
| | 25.04.86 | 1,79 | 15,96 | 1,05 | 53,08 | 6,30 | 881,24 |
| | 14.05.86 | 3,79 | 32,34 | 1,17 | 42,23 | 13,34 | 1056,95 |
| | 27.05.86 | 1,53 | 20,27 | 0,74 | 32,89 | 12,26 | 2016,60 |
| | 16.06.86 | 1,17 | 23,77 | 0,79 | 34,44 | 13,30 | 2851,53 |
| | 5.07.86 | 1,72 | 23,44 | 0,58 | 27,42 | 8,20 | 1293,69 |
| DEPOSIVORES/ NECROPHAGES | | | | | | | |
| Nassarius reticulatus | 17.04.85 | 3,81 | 17,28 | 0,34 | 3,00 | 4,72 | 61,00 |
| | 26.06.85 | 2,20 | 15,18 | 0,25 | 1,93 | 3,90 | 49,50 |
| | 24.07.85 | 3,75 | 13,30 | 0,33 | 2,03 | 4,50 | 50,00 |
| | 11.09.85 | 10,01 | 28,02 | 0,71 | 6,15 | 2,01 | 140,01 |
| | 14.11.85 | 12,4 | 31,15 | 0,80 | 9,00 | 1,23 | 170,17 |
| | 9.12.85 | 15,93 | 30,05 | 0,90 | 29,57 | 3,78 | 426,86 |
| | 12.04.86 | 28,28 | 313,47 | 0,50 | 16,34 | < € | 245,43 |
| DEPOSIVORES/ SUSPENSIVORES | | | | | | | |
| Spio filicornis | 24.07.85 | 0,47 | 9,60 | 0,38 | 3,35 | 4,06 | 91,00 |
| | 11.09.85 | 0,42 | 7,15 | 0,30 | 2,10 | 4,12 | 64,00 |
| | 9.12.85 | 0,49 | 6,05 | 0,39 | 1,98 | 3,96 | 73,00 |
| Polydora ciliata | 17.04.85 | 0,45 | 8,90 | 0,40 | 3,27 | 4,31 | 283,00 |
| | 23.05.85 | 0,34 | 20,44 | 0,43 | 3,00 | 1,78 | 57,00 |
| | 24.07.85 | 0,36 | 12,30 | 0,38 | 3,06 | 2,05 | 78,00 |
| SUSPENSIVORES | | | | | | | |
| Asciidiella aspersa | 14.11.85 | 2,88 | 22,25 | 1,83 | 48,87 | 4,48 | 3164,27 |
| Ciona intestinalis | 14.11.85 | 3,40 | 24,95 | 1,50 | 39,55 | 3,40 | 1828,32 |
| Spisula elliptica | 23.05.85 | 6,50 | 38,45 | 1,54 | 10,35 | 4,10 | 492,60 |
| | 14.11.85 | 9,58 | 92,65 | 2,48 | 14,50 | 5,25 | 787,76 |

| | | | | | | | |
|---------------------------------------|----------|-------|--------|------|--------|-------|---------|
| Sabella pavonina | 12.04.86 | 6,45 | 380,84 | 0,29 | 8,12 | < € | 413,89 |
| Ensis sp. | 9.12.85 | 1,92 | 71,12 | 0,38 | 5,02 | 5,14 | 307,31 |
| | 16.06.86 | 1,73 | 68,17 | 0,42 | 4,18 | 5,67 | 263,25 |
| | 5.07.86 | 4,25 | 86,25 | 0,93 | 12,06 | 4,80 | 653,66 |
| Pecten maximus | 9.12.85 | 0,40 | 16,70 | 0,58 | 6,77 | 0,93 | 45,22 |
| Cultellus pellucidus | 11.09.85 | 0,99 | 45,36 | 0,44 | 6,00 | 6,53 | 307,00 |
| | 14.11.85 | 1,08 | 21,87 | 0,68 | 3,73 | 1,90 | 206,52 |
| | 9.12.85 | 0,83 | 10,25 | 0,83 | 2,40 | 1,48 | 117,17 |
| Spisula subtruncata | 17.04.85 | 2,87 | 19,49 | 0,37 | 4,22 | 4,12 | 70,00 |
| | 11.09.85 | 5,17 | 23,09 | 0,53 | 6,02 | 1,45 | 93,93 |
| | 9.12.85 | 7,40 | 31,03 | 0,93 | 7,70 | 2,50 | 237,45 |
| | 25.04.86 | 15,06 | 52,38 | 0,65 | 14,59 | 3,16 | 524,43 |
| | 14.05.86 | 5,64 | 56,62 | 0,86 | 9,28 | 5,82 | 353,86 |
| | 14.05.86 | 17,00 | 77,99 | 0,55 | 18,65 | 6,05 | 617,09 |
| | 16.06.86 | 9,15 | 59,79 | 0,58 | 12,72 | 17,29 | 703,67 |
| | 5.07.86 | 4,88 | 55,94 | 3,01 | 17,54 | 23,72 | 585,06 |
| Crepidula fornicata | 14.11.85 | 23,75 | 62,27 | 1,85 | 132,55 | 6,68 | 1762,45 |
| Barnea candida | 14.05.86 | 5,05 | 112,06 | 0,60 | 248,82 | 6,98 | 318,05 |
| Veneruspis rhomboides | 23.05.85 | 3,06 | 28,40 | 0,70 | 3,88 | 1,06 | 251,00 |
| | 24.07.85 | 1,05 | 53,55 | 0,88 | 8,75 | 6,50 | 281,00 |
| | 9.12.85 | 1,20 | 11,65 | 0,70 | 2,85 | 1,15 | 136,75 |
| | 27.05.86 | 4,65 | 9,64 | 1,23 | 22,28 | 7,34 | 730,17 |
| | 27.05.86 | 14,90 | 64,93 | 0,88 | 8,67 | 8,12 | 436,71 |
| | 16.06.86 | 3,77 | 43,35 | 0,85 | 14,39 | 7,39 | 401,08 |
| | 5.07.86 | 3,87 | 14,95 | 0,41 | 2,27 | 2,03 | 49,87 |
| Mya truncata | 11.09.85 | 2,06 | 16,40 | 0,48 | 2,06 | 2,93 | 242,00 |
| | 18.10.85 | 1,78 | 25,33 | 0,48 | 24,55 | 2,50 | 111,67 |
| | 14.05.86 | 11,38 | 133,90 | 0,33 | 206,37 | 11,38 | 4281,77 |
| Mytilus edulis | 18.10.85 | 3,86 | 29,48 | 0,93 | 10,05 | 1,23 | 748,40 |
| | 14.11.85 | 3,33 | 39,57 | 1,20 | 11,12 | 1,35 | 923,46 |
| SUSPENSIVORES/ DEPOSIVORES | | | | | | | |
| Owenia fusiformis | 11.09.85 | 1,17 | 40,17 | 0,51 | 0,39 | 2,73 | 49,80 |
| | 14.11.85 | 0,40 | 7,4 | 0,45 | 0,63 | 0,85 | 40,67 |
| | 9.12.85 | 0,65 | 5,63 | 0,48 | 0,53 | 3,00 | 42,77 |
| | 27.05.86 | 5,52 | 209,14 | 2,07 | < € | < € | 379,63 |
| Lanice conchilega | 17.04.85 | 0,81 | 34,22 | 0,61 | 7,31 | 7,33 | 277,00 |
| | 23.05.85 | 0,65 | 27,20 | 0,52 | 5,24 | 6,43 | 184,00 |
| | 26.06.85 | 1,88 | 51,18 | 0,73 | 7,68 | 11,65 | 341,00 |
| | 24.07.85 | 0,75 | 27,65 | 0,43 | 5,48 | 5,0 | 139,00 |
| | 24.07.85 | 0,30 | 25,53 | 0,33 | 5,18 | 3,48 | 127,25 |
| | 11.09.85 | 0,65 | 24,17 | 0,43 | 5,37 | 4,49 | 180,00 |
| | 11.09.85 | 5,01 | 45,19 | 0,43 | 30,12 | 4,03 | 90,03 |
| | 18.10.85 | 0,68 | 9,03 | 0,60 | 3,47 | 1,55 | 158,00 |
| | 14.11.85 | 3,40 | 64,02 | 1,40 | 28,92 | 4,68 | 794,40 |
| | 14.11.85 | 2,53 | 47,72 | 1,28 | 19,05 | 0 | 1143,47 |
| | 9.12.85 | 6,45 | 98,90 | 2,73 | 39,85 | 6,18 | 667,69 |
| | 20.02.86 | 8,99 | 161,65 | 3,66 | 40,22 | 13,98 | 1688,88 |
| | 27.05.86 | 0,49 | 128,90 | 3,70 | 85,44 | 19,76 | 1777,95 |
| | 5.07.86 | 6,18 | 68,03 | 1,76 | 56,58 | 15,68 | 3022,21 |
| Ampelisca brevicornis | 14.11.85 | 0,55 | 9,62 | 0,70 | 2,03 | 1,35 | 38,35 |
| | 25.04.86 | 30,63 | 180,72 | 7,96 | 41,04 | 20,22 | 581,97 |

| | | | | | | | |
|----------------------|----------|-------|--------|-------|-------|-------|---------|
| | 16.06.86 | 10,39 | 144,38 | 2,87 | 25,80 | 7,17 | 630,55 |
| Gammarus zaddachi | 9.12.85 | 28,50 | 46,30 | 2,05 | 32,15 | 4,06 | 366,73 |
| | 12.04.86 | 30,53 | 54,07 | 2,27 | 57,48 | 3,99 | 389,71 |
| | 25.04.86 | 43,95 | 59,60 | 2,41 | 29,56 | 9,61 | 587,34 |
| Mysella bidentata | 14.11.85 | 0,68 | 13,87 | 0,50 | 0,25 | 0 | 32,92 |
| OMNIVORES | | | | | | | |
| Eualus occultus | 14.11.85 | 3,58 | 34,43 | 2,10 | 19,45 | 3,78 | 119,47 |
| Pagurus bernhardus | 12.04.86 | 79,87 | 85,58 | 1,33 | 58,66 | 5,39 | 362,08 |
| | 14.05.86 | 50,82 | 68,73 | 6,16 | 38,41 | 28,84 | 153,04 |
| | 16.06.86 | 66,92 | 76,28 | 1,67 | 17,42 | 17,94 | 295,54 |
| Pisidia longicornis | 14.11.85 | 8,10 | 16,08 | 1,60 | 14,52 | 0 | 294,03 |
| | 9.12.85 | 6,73 | 12,60 | 2,10 | 11,56 | 4,68 | 288,50 |
| Idotea baltica | 9.12.85 | 80,12 | 59,30 | 0,92 | 46,37 | 2,35 | 930,14 |
| | 5.07.86 | 92,55 | 81,79 | < ε | 61,34 | < ε | 1280,67 |
| Ophiura albida | 17.04.85 | 0 | 8,44 | 1,63 | 3,70 | 29,42 | 41,00 |
| | 23.05.85 | 0 | 5,12 | 1,10 | 1,63 | 10,76 | 46,00 |
| | 26.06.85 | 0 | 4,80 | 1,73 | 1,95 | 24,78 | 24,25 |
| | 11.09.85 | 1,17 | 17,10 | 0,61 | 1,73 | 2,01 | 106,90 |
| | 18.10.85 | 0,78 | 16,65 | 2,13 | 12,92 | 4,80 | 70,32 |
| | 14.11.85 | 0,73 | 19,65 | 0,73 | 2,48 | 1,65 | 122,87 |
| | 14.11.85 | 2,50 | 22,75 | 5,70 | 24,02 | 11,65 | 432,15 |
| | 9.12.85 | 2,70 | 18,27 | 5,80 | 9,95 | 15,40 | 156,92 |
| | 25.04.86 | 4,58 | 32,22 | 3,87 | 9,43 | 19,77 | 78,03 |
| | 27.05.86 | 12,73 | 48,14 | 4,83 | 27,03 | 37,11 | 243,79 |
| Ophiura texturata | 26.06.85 | 0 | 10,28 | 2,58 | 3,13 | 38,28 | 37,25 |
| | 24.07.85 | 0,78 | 23,83 | 2,65 | 8,18 | 44,20 | 55,25 |
| | 24.07.85 | 0 | 3,88 | 0,53 | 0,22 | 10,45 | 6,50 |
| | 18.10.85 | 3,08 | 55,25 | 5,06 | 37,75 | 13,70 | 135,87 |
| | 20.02.86 | 4,66 | 103,97 | 9,55 | 45,58 | 36,36 | 192,84 |
| | 12.04.86 | 4,58 | 69,88 | 3,17 | 22,77 | 10,78 | 107,27 |
| | 14.05.86 | 5,46 | 108,95 | 7,81 | 29,03 | 48,02 | 106,67 |
| | 16.06.86 | 2,94 | 30,09 | 8,16 | 18,90 | 95,42 | 163,92 |
| 4.07.86 | 4,87 | 43,22 | 7,22 | 24,00 | 52,69 | 95,49 | |
| Acrochnida brachiata | 14.11.85 | 0,45 | 16,03 | 0,50 | 1,90 | 2,10 | 243,77 |
| | 9.12.85 | 0,41 | 13,05 | 0,47 | 1,60 | 1,80 | 238,25 |

< ε : non détectable

tests calcaires ont été éliminés préalablement (les seconds par dissolution dans de l'acide chlorhydrique Suprapur 10%). Les résultats sont récapitulés dans le tableau 39.

Toutefois les résultats obtenus sont chaotiques et nous n'avons pu en tirer, à cette date, encore aucune information. Les cinétiques des accumulations métalliques dans les organismes vivants est certainement plus complexe que dans le sédiment, et elles doivent faire l'objet d'études spéciales.

3. GRANDS TRAITES DES PEUPELEMENTS DU MILIEU NATUREL ET DES MODULES

3.1. Généralités

Les 67 modules expérimentaux analysés pendant les 16 mois de l'étude ont recueilli un total de 16 935 individus, répartis en 17 groupes zoologiques (cf. Tableau 40a) et 149 espèces, dont 51 espèces d'Annélides Polychètes, 49 de Crustacés et 17 de Mollusques. Ces espèces varient à la fois en fonction de la période d'immersion et de l'époque de récupération des modules. 34 espèces sont communes aux 5 séries (A, B, C, D, E).

Les prélèvements à la benne à l'intérieur et à l'extérieur de l'avant-port (MNIP et MNEP) ont recueilli respectivement 16 290 individus répartis en 167 espèces et 14 184 individus répartis en 163 espèces, dont 46 de Polychètes, 43 de Crustacés et 23 de Mollusques dans le MNIP et 51 de Polychètes, 34 de Crustacés et 20 de Mollusques dans le MNEP (Tableau 40b). L'ensemble du milieu naturel (MNIP et MNEP) présentait globalement 30 474 organismes répartis en 193 espèces, parmi lesquelles 52 n'ont jamais colonisé les modules expérimentaux. 8 espèces sont propres aux modules et ne sont jamais rencontrées dans les échantillons du milieu naturel : *Ampelisca typica*, *Onchidoris bilamellata*, *Corophium arenarium*, *Lysianassidae* indéterminé, *Gammaropsis maculata*, *Iphinoe trispinosa*, *Phollis gunnelus* et *Blenius gattorugine*.

Globalement, on observe donc une plus grande richesse dans le milieu naturel :

| | | | | |
|----------------|---|---------------------|---|-------------------------------|
| | | Modules | | |
| | | 1 | 0 | |
| Milieu naturel | 1 | 141 | 8 | [0 : absence 1 : présence |
| | 0 | 52 | X | |
| | | (Total 201 espèces) | | |

TABLEAU 40a : DIFFERENTS GROUPES ZOOLOGIQUES PRESENTS DANS
LES MODULES EXPERIMENTAUX

| Séries Expérimentales | A | | B | | C | | D | | E | |
|--------------------------|----------|------------|------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|
| Groupes Zoologiques | %* Sp | %* Inds | | | | | | | | |
| POLYCHETES | 43,0 | 58,63 | 42,8 | 71,87 | 40,40 | 70,70 | 40,35 | 77,82 | 46,48 | 82,00 |
| MOLLUSQUES | 11,8 | 13,06 | 9,3 | 10,53 | 10,52 | 11,20 | 12,30 | 13,12 | 9,86 | 9,69 |
| AMPHIPODES | 13,9 | 5,55 | 16,0 | 6,04 | 24,60 | 12,65 | 19,30 | 7,03 | 16,90 | 4,66 |
| CUMACES | 2,15 | 0,15 | 4,0 | 0,70 | 1,80 | 0,40 | 2,63 | 0,30 | 4,23 | 0,57 |
| ISOPODES | 1,07 | 0,09 | 1,3 | 0,07 | | | 2,63 | 0,05 | | |
| MYSIDACES | | | 1,3 | 0,20 | | | | | 2,82 | 0,04 |
| DECAPODES | 15,05 | 16,00 | 14,7 | 8,96 | 14,04 | 2,90 | 7,90 | 0,32 | 9,86 | 1,67 |
| CIRRIPEDES | | | | | | | 0,88 | 0,03 | | |
| ECHINODERMES | 3,22 | 2,47 | 1,3 | 0,27 | | | 0,88 | 0,05 | 1,41 | 0,16 |
| CNIDAIRES | 2,15 | 2,98 | 2,7 | 0,40 | 1,80 | 0,20 | 4,38 | 0,75 | 1,41 | 0,61 |
| NEMATODES | 0,40 | 0,28 | | | | | 0,88 | 0,17 | | 0,37 |
| TURBELLARIDES | | | | | 1,80 | 0,20 | | | | |
| NEMERTES | | | 2,7 | 0,40 | 3,51 | 0,60 | 3,51 | 0,20 | 4,23 | 0,16 |
| OLIGOCHETES | 2,15 | 0,52 | 1,3 | 0,07 | 1,80 | 0,20 | 1,75 | 0,12 | | |
| SIPUNCULIDES | | 0,05 | 1,3 | 0,13 | | | | | | |
| HARPACTICOIDES | | 0,14 | 1,3 | 0,34 | | | 0,88 | 0,04 | | |
| POISSONS | 2,15 | 0,09 | | | | | 1,75 | 0,02 | 2,82 | 0,08 |
| TOTAL Espèces | 92 | | 75 | | 56 | | 114 | | 71 | |
| TOTAL Individus | | 2140 | | 1475 | | 1029 | | 9815 | | 2476 |

* % par rapport au total de chaque série

TABLEAU 40b : DIFFERENTS GROUPES ZOOLOGIQUES PRESENTS
DANS LE MILIEU NATUREL : MNIP ET MNEP

| Groupes Zoologiques | MNIP | | MNEP | |
|------------------------------|-------------------------------|-------------|-------------------------------|-------------|
| | % Espèces | % Individus | % Espèces | % Individus |
| Polychètes | 36,80 | 64,91 | 35,02 | 65,67 |
| Mollusques | 16,27 | 22,22 | 15,57 | 14,53 |
| Amphipodes | 13,22 | 2,53 | 15,56 | 3,67 |
| Cumacés | 2,66 | 0,23 | 1,21 | 0,10 |
| Isopodes | 1,53 | 0,06 | 1,60 | 0,09 |
| Mysidacés | 1,15 | 0,03 | 0,78 | 0,08 |
| Décapodes | 8,30 | 0,42 | 8,38 | 0,78 |
| Cirripèdes | 1,53 | 1,17 | 0,80 | 0,05 |
| Pycnogonides | 0,78 | 0,02 | - | - |
| Echinodermes | 4,55 | 0,69 | 4,00 | 0,37 |
| Chordés | 0,38 | 0,01 | 1,17 | 0,03 |
| Cnidaires | 4,56 | 2,89 | 4,38 | 5,85 |
| Nematodes | 0,78 | 1,38 | 0,81 | 7,81 |
| Turbellarides | - | - | 0,81 | 0,05 |
| Nemertes | 3,04 | 0,33 | 3,60 | 0,21 |
| Oligochètes | 1,15 | 2,62 | 1,22 | 0,37 |
| Sipunculides | 1,53 | 0,38 | 0,78 | 0,03 |
| Harpacticoïdes | 0,78 | 0,38 | 0,81 | 0,31 |
| Chaetognathes | 0,75 | 0,03 | 0,41 | 0,02 |
| Bryozoaires | - | - | 0,81 | 0,03 |
| Poissons | 1,15 | 0,03 | 0,78 | 0,03 |
| * Nb ESPECES Nb INDIVIDUS | 132 espèces 8145 individus | | 126 espèces 7092 individus | |

* Moyenne des deux coups de benne

Milieu naturel (MNIP)

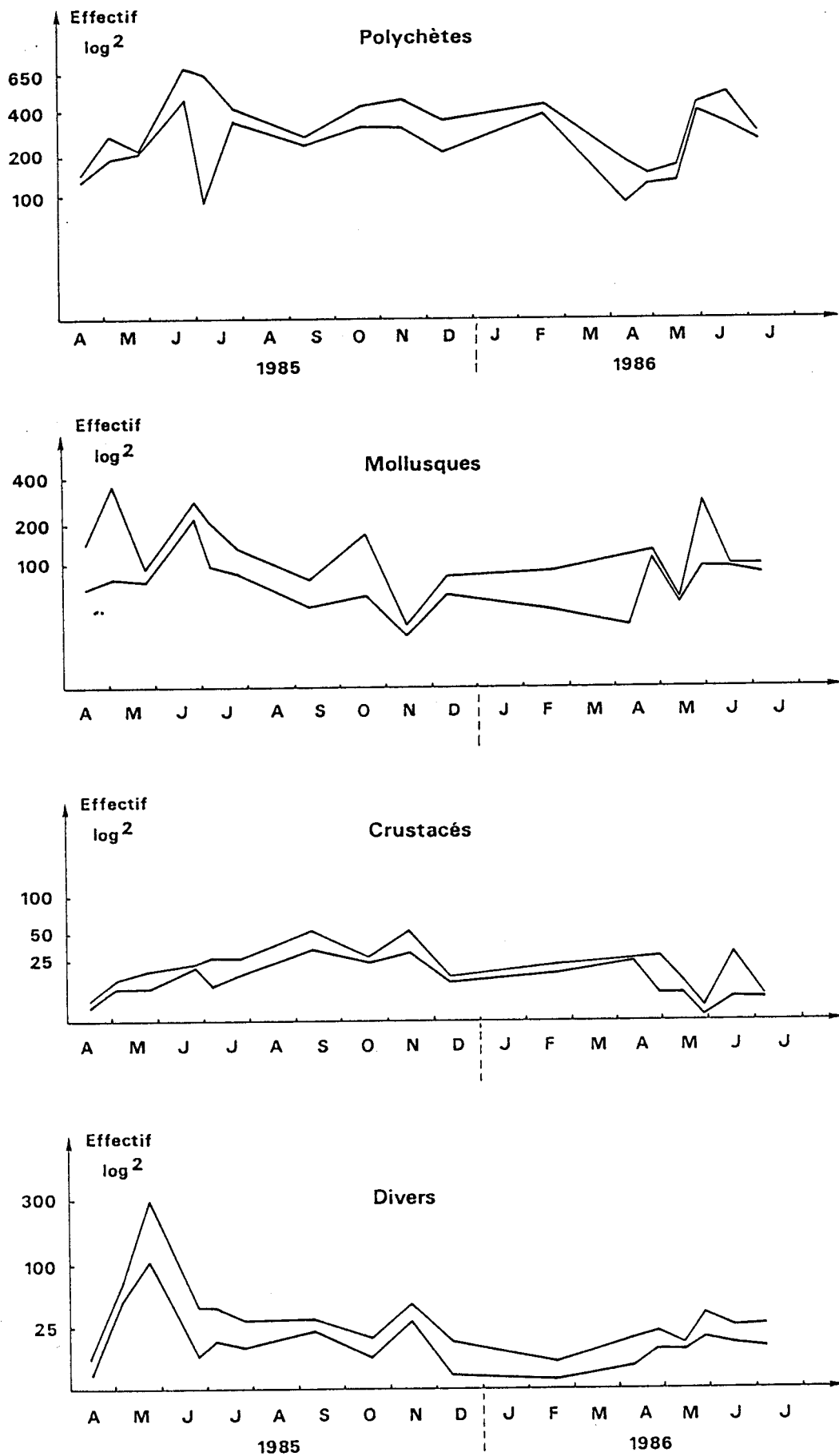


Fig. 79. Variations d'abondance des grandes groupes zoologiques dans le milieu naturel environnant les structures expérimentales.

Dans le milieu d'accueil comme dans les modules, les Annélides Polychètes constituent le groupe le mieux représenté tant en nombre d'espèces qu'en nombre d'individus. Ils ont été les premiers à coloniser les modules par les espèces opportunistes *Capitella capitata*, *Polydora ciliata*, *Scoloplos armiger*, etc, toujours prêts à remplir les niches vacantes.

3.1.1. Variations d'abondance des grands groupes zoologiques

Les variations d'abondance des grands groupes zoologiques : Polychètes, Mollusques, Crustacés et divers (Echinodermes, Oligochètes, etc) sont portés en métrique \log^2 , aux figures 79 à 84. On peut constater la dominance nette des Annélides Polychètes dans les deux milieux. Les maxima dans le milieu naturel (MNIP) se situant respectivement en juin 1985 et juin 1986 (Fig. 79).

3.2. Espèces dominantes et caractéristiques des deux milieux

3.2.1. Liste des espèces dominantes et caractéristiques

a) Milieu d'accueil (avant-port)

La faune présente est constituée essentiellement par des espèces caractéristiques de la communauté à *Abra alba*, qui se développe dans des zones où le sédiment est un sable fin envasé. Les faciès les plus envasés se situent en général près des ports et dans les estuaires.

SOUPLET et DEWARUMEZ (1980) mentionnent en zone côtière, près de l'avant-port ouest de Dunkerque, la présence de deux faciès du peuplement à *Abra alba*. L'espèce dominante est le lamelibranche *Abra alba*, caractéristique des peuplements côtiers plus ou moins envasés de la Mer du Nord. Bien qu'ayant des cortèges d'espèces très semblables, ces deux faciès diffèrent du point de vue de l'importance relative des espèces les plus abondantes : dans le premier, les espèces vasicoles (*Nephtys hombergii*, *Lanice conchilega*, *Tellina fabula*) sont plus importantes que dans le deuxième peuplement. Dans ce dernier, les espèces de sable plus propre (*Nephtys cirrosa*, *Bathyporeia guillamsionana*, etc.) voient leur dominance augmenter.

Notre zone d'étude se trouve située dans le faciès à *Nephtys hombergii*, *L. conchilega* et *T. fabula*, dans un sédiment fin et fortement envasé.

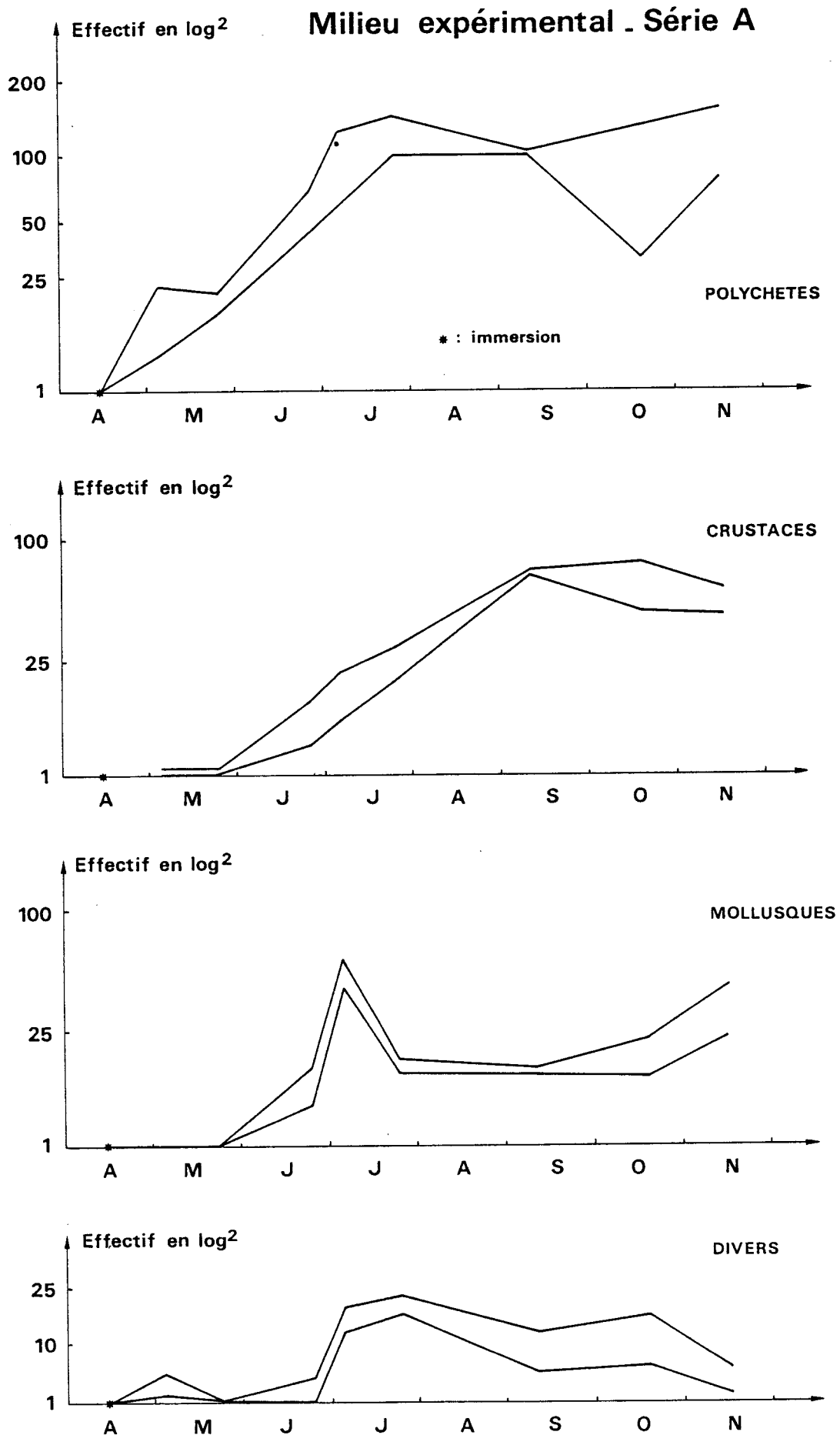


Fig. 80. Evolution des effectifs des grands groupes zoologiques pendant la colonisation de la Série A.

Mil. exp. - Série B

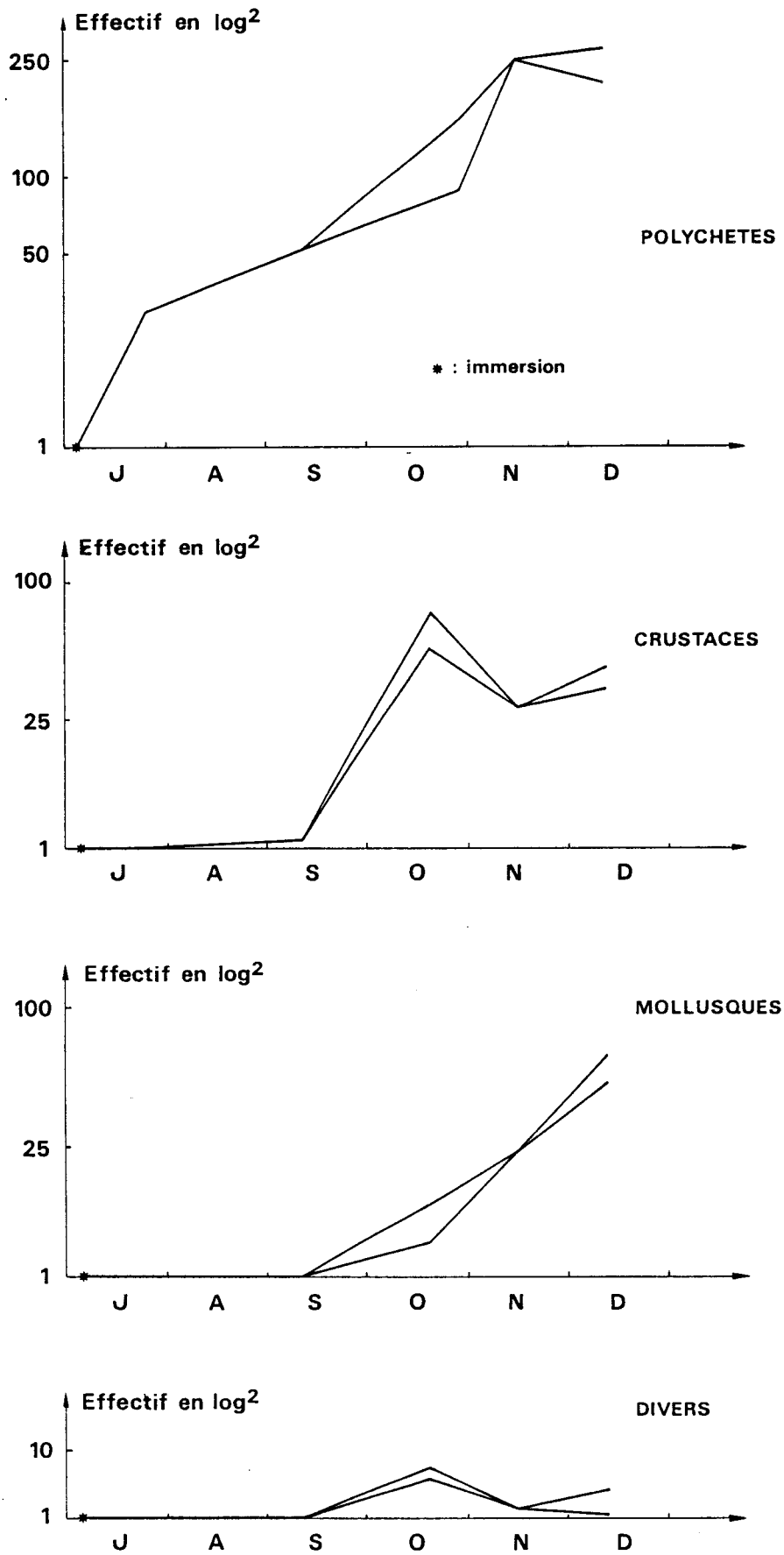


Fig. 81. Evolution des effectifs des grands groupes zoologiques pendant la colonisation de la Série B.

Mil. exp. - Série C

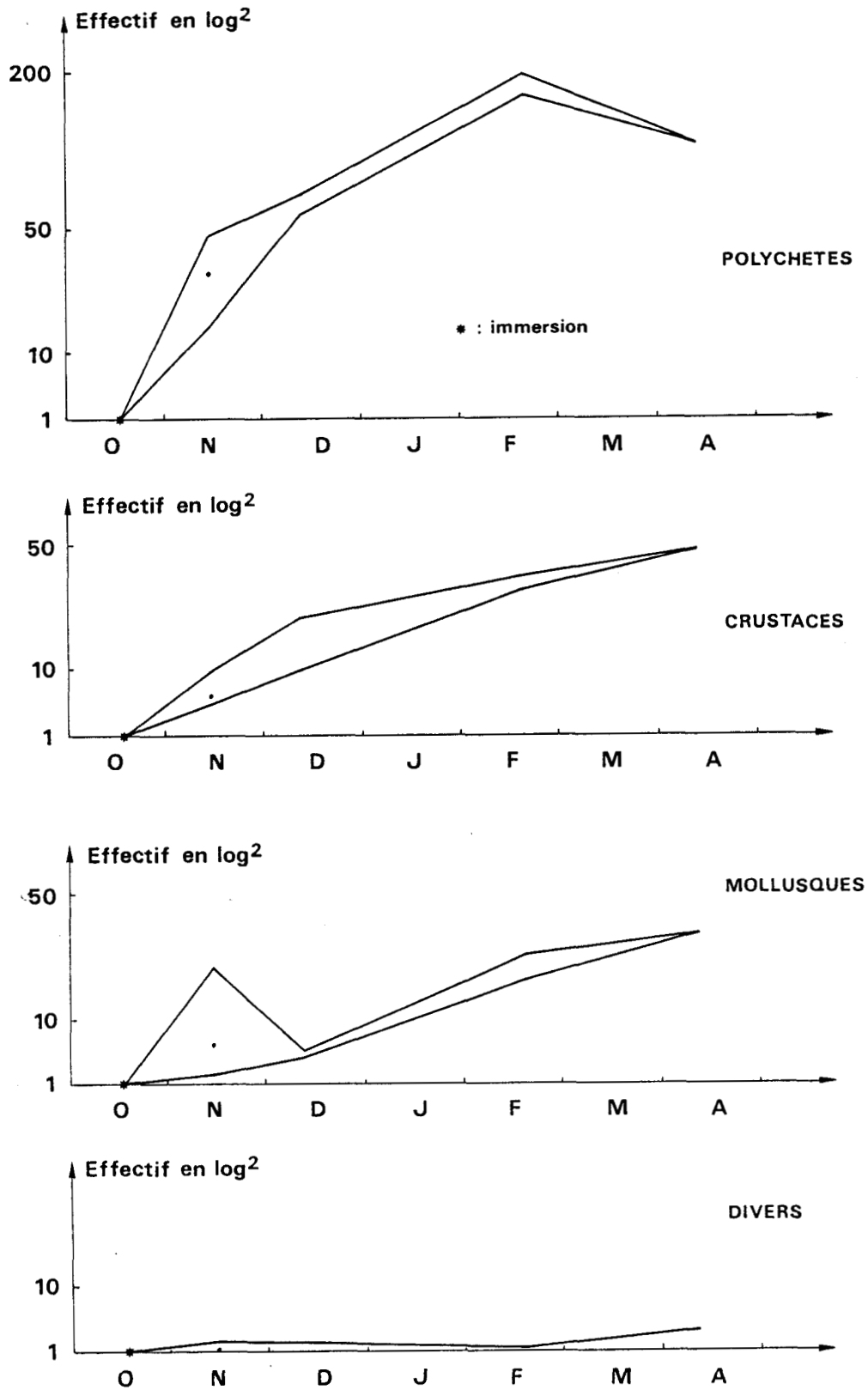


Fig. 82. Evolution des effectifs des grands groupes zoologiques pendant la colonisation de la Série C.

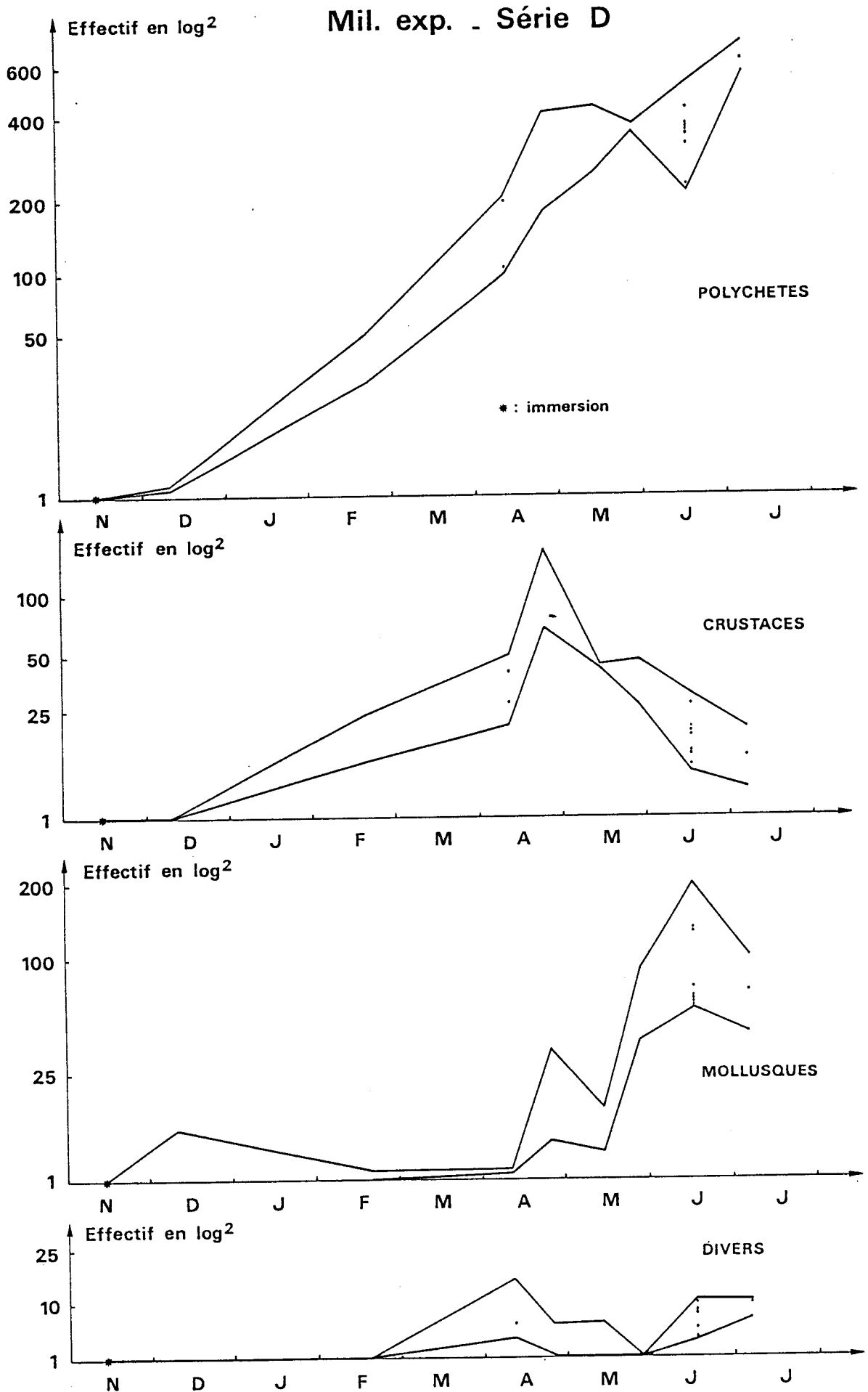


Fig. 83. Evolution des effectifs des grands groupes zoologiques pendant la colonisation de la Série D.

Mil. exp. - Série E

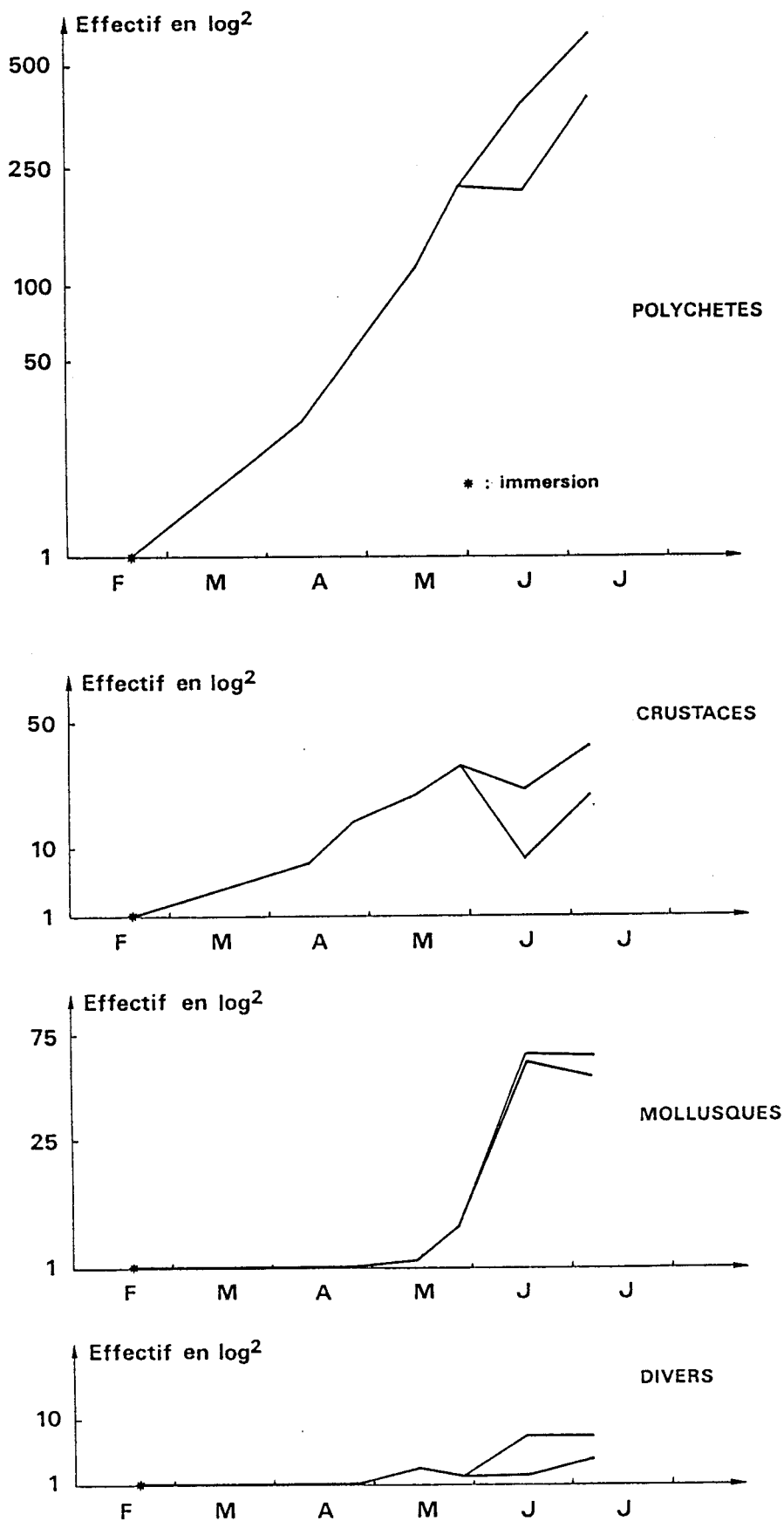


Fig. 84. Evolution des effectifs des grands groupes zoologiques pendant la colonisation de la Série E.

TABLEAU 41 : ESPECES DOMINANTES ET SUBDOMINANTES DU MILIEU NATUREL (MNIP)

| BENNE DATES | N 1 15/4/85 | N 2 3/5/85 | N 3 23/5/85 | N 4 26/6/85 | N 5 4/7/85 | N 6 24/7/85 | N 7 11/9/85 | N 8 18/10/85 | N 9 14/11/85 |
|---------------------------|--|--|---|--|---|---|---|---|---|
| ESPECES DOMINANTES | Spio filicornis Nephtys hombergii Abra alba | Mysella bidentata Abra alba Scoloplos armiger | Oligochètes Scoloplos armiger Abra alba | Lanice conchilega Scoloplos armiger Mysella bidentata | Abra alba Lanice conchilega | Pectinaria koreni Capitella capitata Lanice conchilega | Pectinaria koreni Capitella capitata Abra alba | Lanice conchilega Scoloplos armiger Tellina fabula | Eumida sanguinea Lanice conchilega |
| ESPECES SUB-DOMINANTES | Mysella bidentata Spiophanes bombyx | Nephtys hombergii Pygospio elegans Cirratulus cirratus Sagartia troglodites | Capitella capitata Lanice conchilega Cirratulus cirratus Nephtys hombergii | Mya truncata Eumida sanguinea Phyllodoce mucosa Pectinaria koreni | Pectinaria koreni Mytilus edulis Nephtys hombergii Scoloplos armiger | Mysella bidentata Eumida sanguinea Abra alba Pholoë minuta | Phyllodoce groenlandica Cirratulus cirratus Sagartia troglodites Pholoë minuta | Abra alba Pectinaria koreni Eumida sanguinea Nephtys hombergii | Spiophanes bombyx Spio filicornis Scoloplos armiger Sagartia troglodites |

ESPECES DOMINANTES ET SUBDOMINANTES DU MILIEU NATUREL (MNIP)

| BENNE DATES | N 10 9/12/85 | N 11 20/2/86 | N 12 12/4/86 | N 13 25/4/86 | N 14 14/5/86 | N 15 27/5/86 | N 16 16/6/86 | N 17 5/7/86 |
|---------------------------|--|--|---|---|--|---|---|---|
| ESPECES DOMINANTES | Scoloplos armiger Phyllodoce groenlandica Pectinaria koreni Abra alba | Eumida sanguinea Lanice conchilega Abra alba | Nephtys hombergii Tellina fabula Pholoë minuta | Mysella bidentata Abra alba Pholoë minuta Tellina fabula | Phyllodoce groenlandica Capitella capitata Scoloplos armiger Tellina fabula | Scoloplos armiger Capitella capitata Mysella bidentata | Scoloplos armiger Capitella capitata Lanice conchilega Abra alba | Scoloplos armiger Abra alba Lanice conchilega Tellina fabula |
| ESPECES SUB-DOMINANTES | Mysella bidentata Eumida sanguinea Nephtys hombergii Capitella capitata | Scoloplos armiger Mysella bidentata Phyllodoce groenlandica | Capitella capitata Spio filicornis Mysella bidentata Abra alba | Capitella capitata Nephtys hombergii Pectinaria koreni Microprotopus maculatus | Abra alba Pholoë minuta Pectinaria koreni | Abra alba Pholoë minuta Nephtys hombergii | Pholoë minuta Mysella bidentata Nephtys hombergii Tellina fabula | Capitella capitata Cirratulus cirratulus Pholoë minuta Nephtys hombergii |

TABLEAU 42 : ESPECES DOMINANTES ET SUBDOMINANTES DU MILIEU NATUREL EXTERIEUR (MNEP)

| BENNE DATES | N° 1 15/4/85 | N° 2 3/5/85 | N° 3 23/5/85 | N° 4 26/6/85 | N° 5 4/7/85 | N° 6 24/7/85 | N° 7 11/9/85 | N° 8 18/10/85 | N° 9 14/11/85 |
|---------------------------|---|--|---|--|---|---|--|--|---|
| ESPECES DOMINANTES | Sagartia troglodites abra Nephtys hombergii | Pectinaria koreni Scoloplos armiger Nephtys hombergii | Lanice conchilega Mysella bidentata Sagartia troglodites | Lanice conchilega Microprotopus maculatus Pectinaria koreni | Pectinaria koreni Nephtys hombergii Capitella capitata | Pectinaria koreni Phyllodoce groenlandica Eumida sanguinea | Pectinaria koreni Lanice conchilega Sagartia troglodites | Pectinaria koreni Phyllodoce groenlandica Sagartia troglodites | Sagartia troglodites Lanice conchilega Scoloplos armiger |
| ESPECES SUB-DOMINANTES | Lanice conchilega Eumida sanguinea Phyllodoce mucosa | Phyllodoce mucosa Sagartia troglodites Pholoë minuta | Cirratulus cirratus Oligochètes indéterminés Nephtys hombergii | Mysella bidentata Eumida sanguinea Nereis longissima Sagartia troglodites | Abra alba Phyllodoce groenlandica Magelona papillicornis | Mysella bidentata Lanice conchilega Nereis longissima | Abra alba Spiro filicornis Pholoë minuta Capitella capitata | Lanice conchilega Mysella bidentata Magelona papillicornis Eumida sanguinea Pholoë minuta | Mysella bidentata Pectinaria koreni Eumida sanguinea Phyllodoce groenlandica |

ESPECES DOMINANTES ET SUBDOMINANTES DU MILIEU NATUREL EXTERIEUR (MNEP)

| BENNE DATES | N' 10 9/12/85 | N' 11 20/2/86 | N' 12 12/4/86 | N' 13 25/4/86 | N' 14 14/5/86 | N' 15 27/5/86 | N' 16 16/6/86 | N' 17 5/7/86 |
|---------------------------|---|---|--|--|--|---|--|---|
| ESPECES DOMINANTES | Phyllodoce groenlandica Sagartia troglodites Mysella bidentata | Mysella bidentata Pholoë minuta Pectinaria koreni | Phyllodoce groenlandica Pectinaria koreni Mysella bidentata | Pectinaria koreni Phyllodoce groenlandica Scoloplos armiger | Nephtys hombergii Mysella bidentata Pholoë minuta | Mysella bidentata Nephtys hombergii Pholoë minuta | Nephtys hombergii Pholoë minuta Scoloplos armiger | Pectinaria koreni Phyllodoce groenlandica Tellina fabula Lanice conchilega |
| ESPECES SUB-DOMINANTES | Pectinaria koreni Cirratulus cirratus Pholoë minuta | Phyllodoce groenlandica Abra alba Sagartia troglodites | Pholoë minuta Sagartia troglodites Scoloplos armiger | Mysella bidentata Sagartia troglodites Pholoë minuta | Sagartia troglodites Abra alba Mytilus edulis Phyllodoce groenlandica | Abra alba Spio filicornis Capitella capitata Pectinaria koreni | Capitella capitata Lanice conchilega Sagartia troglodites Mysella bidentata | Scoloplos armiger Nephtys hombergii Abra alba Pholoë minuta |

Le tableau 41 montre les Polychètes, Crustacés et Mollusques dominants et sub-dominants de ce milieu*.

Diverses autres espèces, non dans les tableaux 41 et 42, sont en position dominante : *Clitellio arenarius* (Oligochète), *Ophiura albida* et *Asterias rubens* (Echinodermes).

b) Milieu expérimental

Le peuplement colonisant les modules expérimentaux appartient également en grande partie à la communauté à *Abra alba*, quelle que soit la saison d'immersion ; néanmoins, les proportions des espèces changent selon la saison car elles se trouvent liées à la disponibilité en larves méroplanctoniques du milieu (Tableaux 43 à 47).

La position dominante et subdominante est prise (par ordres d'abondances décroissantes) :

Dans la série A (immergée en avril 1985), par *Capitella capitata*, *Polydora ciliata*, *Phyllodoce groenlandica*, *Pisidia longicornis*, *Scoloplos armiger*.

Dans la série B (immergée en juillet 1985), par *Capitella capitata*, *Scoloplos armiger*, *Nereis longissima*, *Harmothoe lunulata*, *Nephtys hombergii*.

Dans la série C (immergée en octobre 1985), par *Capitella capitata*, *Scoloplos armiger*, *Spio filicornis*, *Phyllodoce groenlandica*, *Cirratulus cirratus*, *Mysella bidentata*.

Dans la série D (immergée en novembre 1985), par *Scoloplos armiger*, *Capitella capitata*, *Harmothoe lunulata*, *Spio filicornis*, *Polydora ciliata*, *Onchidoris bilamellata*, *Lanice conchilega*, *Mya truncata*, *Microtopus maculatus*.

* Les espèces subdominantes, d'après SANDERS et al. (1980) sont les espèces représentant plus de 10% du peuplement dans un échantillon, en l'absence de 2 ou 3 espèces les plus abondantes (espèces dominantes). Lorsque les espèces subdominantes changent peu, c'est que la région est peu perturbée, ou bien que les espèces sont habituées à des conditions de stress permanents - comme c'est le cas ici en Mer du Nord. Par contre, des variations notables d'espèces subdominantes peuvent indiquer une altération marquée du milieu (STORA, 1982).

TABLEAU 43 : ESPECES DOMINANTES ET SUBDOMINANTES DE LA SERIE A

| MODULES DATES | A 2 3/5/85 | A 3 23/5/85 | A 4 26/6/85 | A 5 4/7/85 | A 6 24/7/85 | A 7 11/9/85 | A 8 18/10/85 | A 9 14/11/85 |
|---------------------------|---|--|---|--|---|--|---|--|
| ESPECES DOMINANTES | Capitella capitata | Capitella capitata Polydora ciliata | Phyllodoce mucosa Polydora ciliata Nereis sp. | Pectinaria koreni Phyllodoce groenlandica Polydora ciliata | Capitella capitata Phyllodoce groenlandica Pectinaria koreni | Scoloplos armiger Polydora ciliata Capitella capitata | Capitella capitata Pisidia longicornis Polydora ciliata | Polydora ciliata Pisidia longicornis Capitella capitata |
| ESPECES SUB-DOMINANTES | Spio filicornis Pygospio elegans | Scoloplos armiger Clitellio arenarius | Capitella capitata Abra alba Scoloplos armiger | Capitella capitata Abra alba Nereis longissima Nephtys sp. | Nereis longissima Polydora ciliata Scoloplos armiger | Décapodes indet. Pisidia longicornis Pilumnus hirtellus | Harmothoë lunulata Mysella bidentata Eualus occultus Carcinus moenas Phyllodoce groenlandica | Spio filicornis Phyllodoce groenlandica Harmothoë lunulata Mysella bidentata Abra alba Eumida sanguinea |

TABLEAU 44 : ESPECES DOMINANTES ET SUBDOMINANTES DE LA SERIE B

| MODULE DATES | B 6 24/7/85 | B 7 11/9/85 | B 8 18/10/85 | B 9 14/11/85 | B 10 9/12/85 |
|---------------------------|--|--|--|--|---|
| ESPECES DOMINANTES | Capitella capitata | Capitella capitata | Capitella capitata Pisidia longicornis | Capitella capitata Scoloplos armiger | Capitella capitata Scoloplos armiger Mysella bidentata |
| ESPECES SUB-DOMINANTES | Nereis longissima Lanice conchilega Pectinaria koreni | Nereis longissima Phyllodoce groenlandica Pectinaria koreni | Eumida sanguinea Nereis longissima Harmothoë lunulata Polydora ciliata Phyllodoce groenlandica Pilumnus hirtellus | Harmothoë lunulata Nephtys hombergii Pygospio elegans Eumida sanguinea Polydora ciliata Phyllodoce groenlandica | Pholoë minuta Nephtys hombergii Harmothoë lunulata Abra alba Spio filicornis Nereis longissima Lanice conchilega Microprotopus maculatus |

TABLEAU 45 : ESPECES DOMINANTES ET SUBDOMINANTES DE LA SERIE C

| MODULES DATES | C 9 14/11/85 | C 10 9/12/85 | C 11 20/2/85 | C 12 12/4/85 |
|---------------------------|--|--|---|---|
| ESPECES DOMINANTES | Capitella capitata Myrella bidentata | Capitella capitata Scoloplos armiger | Capitella capitata Scoloplos armiger | Capitella capitata Scoloplos armiger Cirratulus cirratus |
| ESPECES SUB-DOMINANTES | Scoloplos armiger Cirratulus cirratulus Microprotopus maculatus | Spio filicornis Phylloce groenlandica Nephtys hombergii | Spio filicornis Eumida sanguinea Notomastus latericeus | Nephtys hombergii Abra alba Myrella bidentata |

TABLEAU 46 : ESPECES DOMINANTES ET SUBDOMINANTES DE LA SERIE D

| MODULES DATES | D 10 9/12/85 | D 11 20/2/86 | D 12 12/4/86 | D 13 25/4/86 | D 14 14/5/86 | D 15 27/5/86 | D 16 16/6/86 | D 17 5/7/86 |
|---------------------------|--|--|--|--|---|--|---|---|
| ESPECES DOMINANTES | Capitella capitata Scoloplos armiger | Capitella capitata Scoloplos armiger Spio filicornis | Spio filicornis Harmothoë lunulata Capitella capitata | Harmothoë lunulata Spio filicornis Capitella capitata | Harmothoë lunulata Scoloplos armiger Capitella capitata | Harmothoë lunulata Capitella capitata Spio filicornis | Polydora ciliata Scoloplos armiger Capitella capitata Onchidoris billamelata | Scoloplos armiger Pectinaria koreni Lanice conchilega Capitella capitata |
| ESPECES SUB-DOMINANTES | Cirratulus cirratus Nephtys hombergii Abra alba | Pygospio elegans Harmothoë lunulata Cirratulus cirratus Microprotopus maculatus Macoma balthica | Gammarus zaddachi Microprotopus maculatus Phyllodoce groenlandica Nephtys hombergii | Microprotopus maculatus Gammarus zaddachi Onchidoris billamelata Atylus swammerdami Phyllodoce groenlandica | Spio filicornis Nephtys hombergii Phyllodoce groenlandica Gammarus zaddachi Microprotopus maculatus Polydora ciliata | Scoloplos armiger Nephtys hombergii Onchidoris billamelata Pectinaria koreni Phyllodoce groenlandica Gammarus zaddachi Abra alba Polydora ciliata | Mya truncata Eteone longa Lanice conchilega Phyllodoce groenlandica Pholoë minuta Harmothoë lunulata Nephtys hombergii Abra alba | Phyllodoce groenlandica Nephtys hombergii Harmothoë lunulata Abra alba Mya truncata Pholoë minuta Spio filicornis Polydora ciliata |

TABLEAU 47 : ESPECES DOMINANTES ET SUBDOMINANTES DE LA SERIE E

| MODULES DATES | E 12 12/4/86 | E 13 25/4/86 | E 14 14/5/86 | E 15 27/5/86 | E 16 16/6/86 | E 17 5/7/86 |
|---------------------------|---|--|--|---|---|---|
| ESPECES DOMINANTES | Capitella capitata | Capitella capitata Pectinaria koreni | Capitella capitata Nephtys hombergii Pectiniaria koreni | Capitella capitata Scoloplos armiger | Scoloplos armiger Polydora ciliata Nephtys hombergii | Scoloplos armiger Capitella capitata Pectinaria koreni Phyllodoce groenlandica |
| ESPECES SUB-DOMINANTES | Harmothoë lunulata Spiophanes bombyx Microprotopus maculatus | Scoloplos armiger Microprotopus maculatus | Scoloplos armiger Phyllodoce groenlandica Spio filicornis | Spio filicornis Spiophanes bombyx Phyllodoce groenlandica Polydora ciliata Lanice conchilega | Phyllodoce groenlandica Capitella capitata Harmothoë lunulata Onchidoris billamelata Lanice conchilega Pisidia longicornis Spio filicornis | Nephtys hombergii Mya truncata Pholoë minuta Lanice conchilega Spio filicornis Abra alba Harmothoë lunulata Phyllodoce mucosa Corophium sextonae |

Dans la série E (immergée en février 1986), par *Scoloplos armiger*, *Capitella capitata*, *Phyllodoce groenlandica*, *Pectinaria Koreni*, *Polydora ciliata*, *Nephtys hombergii*, *Onchidoris bilamellata*, *Spio filicornis*, *Harmothoë lunulata*.

Trois espèces sont donc toujours dominantes ou subdominantes : ce sont *Capitella capitata*, *Scoloplos armiger* et *Phyllodoce groenlandica*.

Les douze espèces les plus abondantes pour l'ensemble de notre milieu expérimental sont : *Scoloplos armiger*, *Pholoë minuta*, *Capitella capitata*, *Polydora ciliata*, *Phyllodoce groenlandica*, *Harmothoë lunulata*, *Nephtys hombergii*, *Lanice conchilega*, *Onchidoris billamelata*, *Mya truncata*, *Abra alba* et *Microprotopus maculatus*. Elles constituent dans leur ensemble 9 975 individus, soit 58,9% de l'effectif collecté.

D'autre part, les modules ont attiré des espèces caractéristiques des substrats durs telles que les Cnidaires *Alcyonium digitatum*, *Halecium halecium*, *Sertularia sp.* ; quelques Bryozoaires, les Crustacés *Pilumnus hirtellus*, *Pisidia longicornis*, *Balanus crenatus*, *Elminius modestus* et les Chordés *Ciona instestinalis*, *Ascidiella aspersa*, *Styela clava*. Une grande partie de ces espèces est trouvée couramment dans le peuplement des cailloutis et graviers, voisin de notre site (PRYGIEL et al., 1988). Comme nous l'avons mentionné dans la 2ème partie, la paroi des modules a joué le rôle d'un substrat dur vis à vis de ces populations et constitue un artéfact dont nous avons dû tenir compte dans l'analyse faunistique.

3.2.2. Variations d'abondance des principales espèces

Les variations d'abondances des espèces principales sont représentées aux figures 85 à 91 en métrique $\log^2 (X + 1)$ (FRONTIER, 1980) pour chaque série expérimentale. Nous noterons dans ce qui suit les faits notables observés.

Série A (Fig. 85) immergée mi-avril 85

Capitella capitata est bien représenté dans les deux milieux étudiés, néanmoins elle est plus abondante dans le milieu naturel (maxima en juillet 1985 : 100 ind./0,10 m²), sauf en octobre et novembre où les effectifs sont supérieurs dans le milieu expérimental (20 à 40 individus/module : 0,1 m²).



Série A

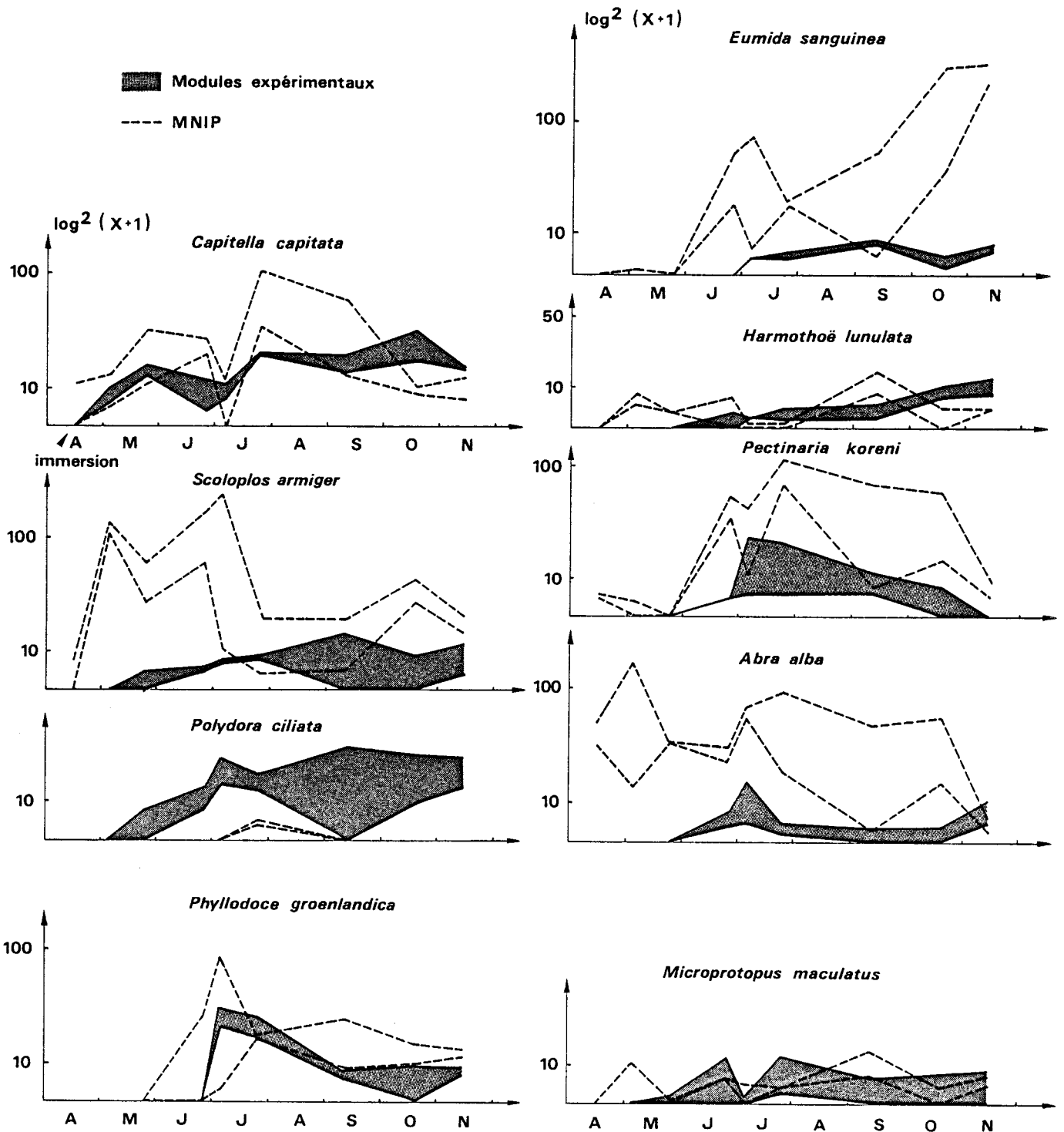


Fig. 85. Variations d'abondance des principales espèces de la Série A, comparées avec celles du milieu naturel (MNIP).

. *Scoloplos armiger* est très abondant dans le milieu naturel, dépassant des densités de 100 ind./0,1 m² au printemps (maxima au début juillet 85 : 195 individus). Le milieu expérimental est rapidement colonisé par cette espèce opportuniste qui semble bien profiter de l'abondante matière organique, les densités dans les modules ne dépassent jamais celles du milieu naturel environnant.

. *Polydora ciliata* est présente dans le milieu naturel une seule fois à la fin juillet 1985. Elle colonise rapidement les modules de cette série, atteignant à la fin de l'expérience des valeurs de l'ordre de 40 ind/0,1 m². Cette espèce présente un comportement opportuniste typique.

. *Eumida sanguinea* présente un comportement différent dans les deux milieux étudiés : elle est assez abondante dans le milieu naturel à partir de juin et jusqu'à la fin de la série. On constate deux maxima en juillet et octobre-novembre 1985. Pendant l'automne elle atteint des effectifs de l'ordre de 200-220 ind./0,1 m². En revanche dans les modules elle est faiblement représentée de juillet à novembre 85 (3 à 10 individus par module).

. *Pectinaria koreni* et *Abra alba* présentent des évolutions similaires, différents dans les deux milieux. Dans le milieu naturel, elles sont nombreuses toute l'année. Le milieu expérimental est par contre colonisé à partir de mai-juin 85, avec des densités généralement inférieures à celles du milieu naturel.

. *Harmothoe lunulata* et *Microprotopus maculatus* présentent aussi des évolutions similaires mais sont dans les deux milieux peu abondants : 2-20 ind./0,1 m².

Série B (Fig. 86) immergée au début juillet 1985

. *Capitella capitata* est abondante dans le milieu naturel de juillet à septembre, dépassant en juillet 100 ind./0,1 m² ; son effectif diminue ensuite fortement d'octobre à décembre (≈ 8 à 16 ind./0,1 m²). Dans le

milieu expérimental on observe une augmentation progressive, et l'abondance dépasse à partir d'octobre les valeurs du milieu naturel.

. *Scoloplos armiger* est abondant dans le milieu naturel. Dans les modules, elle est faiblement représentée jusqu'en novembre 1985, date à laquelle elle atteint l'ordre de grandeur des effectifs du milieu naturel.

. *Nephtys hombergii* est mieux représentée dans le milieu naturel (effectifs 10 à 26 ind./0,1 m²). Elle colonise faiblement les modules, et ce n'est qu'à partir de novembre que l'effectif du milieu expérimental atteint celui du milieu naturel.

. *Lanice conchilega* présente un effectif important dans le milieu naturel pendant toute la durée de la série. Elle présente deux périodes de recrutement : juin et octobre 1985. Le milieu expérimental est rapidement colonisé, mais avec toujours des densités très inférieures à celles du milieu naturel ; l'espèce atteint l'effectif du milieu naturel à la fin de l'expérience (derniers modules relevés le 9/12/85 : 10 à 15 ind./0,1 m²).

. *Phyllodoce groenlandica*, assez abondante dans le milieu naturel, colonise progressivement les modules et atteint à partir d'octobre l'effectif du milieu naturel.

. *Nereis longissima*, bien représentée dans le milieu naturel de juillet à octobre, diminue de façon importante en période hivernale. Elle colonise rapidement le milieu expérimental, dépassant à partir d'octobre l'effectif du milieu naturel ; mais contrairement au milieu environnant, son abondance continue d'augmenter progressivement en hiver.

. *Eumida sanguinea*, *Mysella bidentata* et *Abra alba* (Fig. 86) présentent des comportements similaires dans les deux milieux. Elles sont bien représentées dans le milieu naturel (*E. sanguinea* présente un recrutement important en octobre 1985) pendant pratiquement toute la durée de l'étude. Par contre elles colonisent tardivement les modules expérimentaux, les deux mollusques atteignant cependant les valeurs du

Série B

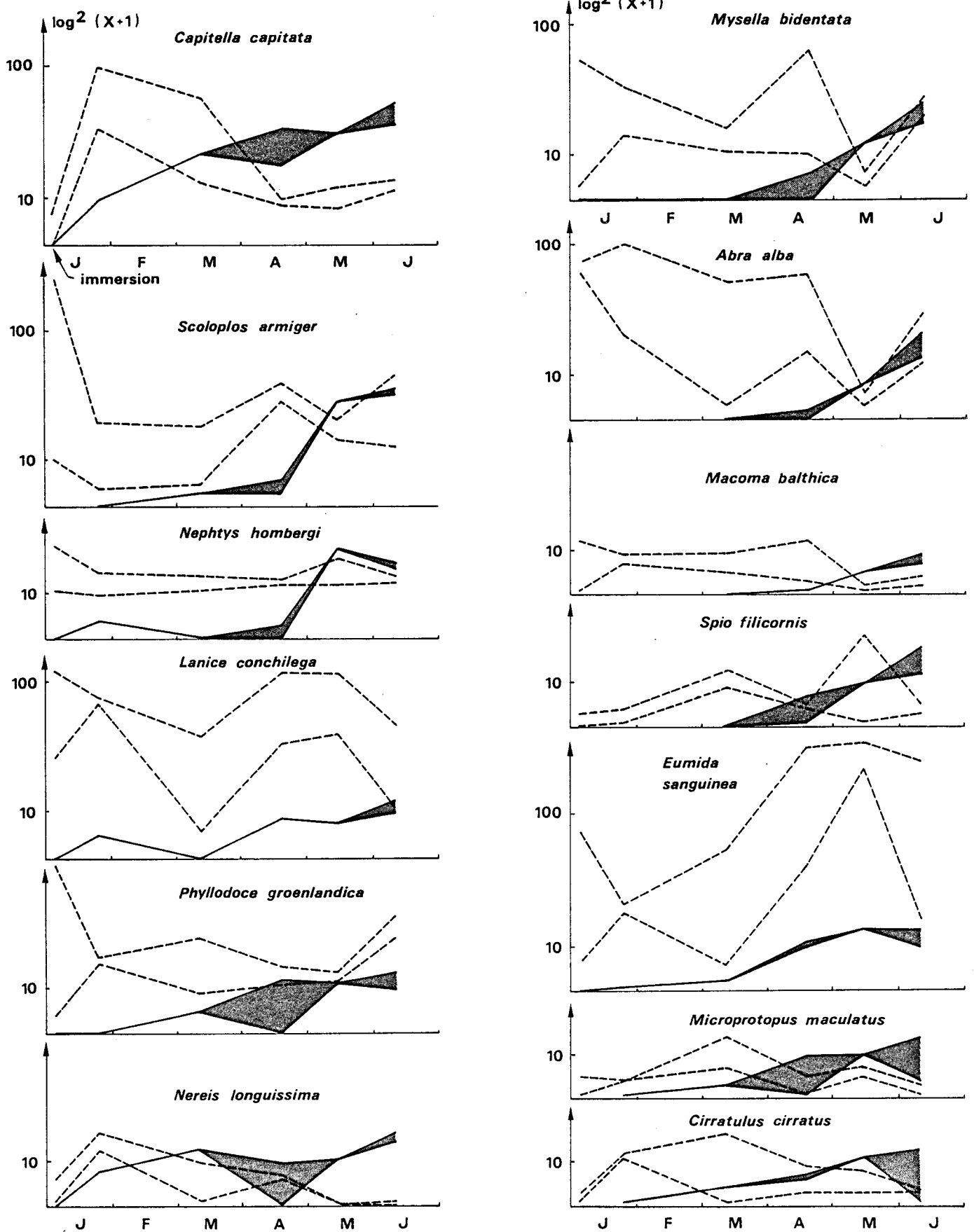


Fig. 86. Variations d'abondance des principales espèces de la Série B , comparées avec celles du milieu naturel (MNIP).

milieu naturel à la fin de l'expérience. *E. sanguinea* augmente progressivement dans les derniers modules relevés mais sans jamais atteindre les valeurs du milieu naturel.

. *Spio filicornis* et *Macoma balthica* ont des évolutions similaires dans les deux milieux. Elles sont représentées dans le milieu naturel par des effectifs rarement supérieurs à 10 ind./0,1 m², mais sont néanmoins présentes pendant toute la durée de la série. Elles ne colonisent le milieu expérimental qu'à partir d'octobre, augmentant progressivement d'abondance et dépassant les valeurs du milieu naturel à la fin de l'expérience.

Série C (Fig. 87) immergée mi-octobre 1985

. *Capitella capitata*, colonise très rapidement les sédiments expérimentaux, dépassant à partir de novembre (27 jours d'immersion) l'effectif du milieu naturel. Dans le milieu expérimental, elle augmente progressivement d'effectif tout au long de l'expérience.

. *Nephtys hombergii* et *Cirratulus cirratus*, moyennement représentés dans le milieu naturel (≈ 4 à 25 ind./0,1 m²), colonisent très rapidement les modules et augmentent progressivement d'effectifs. La première atteint à la fin de la série les valeurs du milieu naturel, tandis que la seconde dépasse les valeurs du milieu naturel dès décembre et jusqu'à la fin de l'expérience.

. *Mysella bidentata* et *Abra alba* sont relativement bien représentées dans le milieu naturel. Elles colonisent rapidement le milieu expérimental, et à partir de novembre (après environ 1 mois d'immersion) atteignent les valeurs du milieu naturel ; elles présentent ensuite une période intermédiaire avec des effectifs inférieurs à ceux du milieu naturel ; enfin, à partir de février 1986 pour *M. bidentata* et d'avril 1986 pour *A. alba*, elles atteignent à nouveau les valeurs du milieu naturel.

. *Microtopus maculatus* (Amphipode), colonise très rapidement le milieu expérimental, dépassant à partir de décembre 85 (52 j.

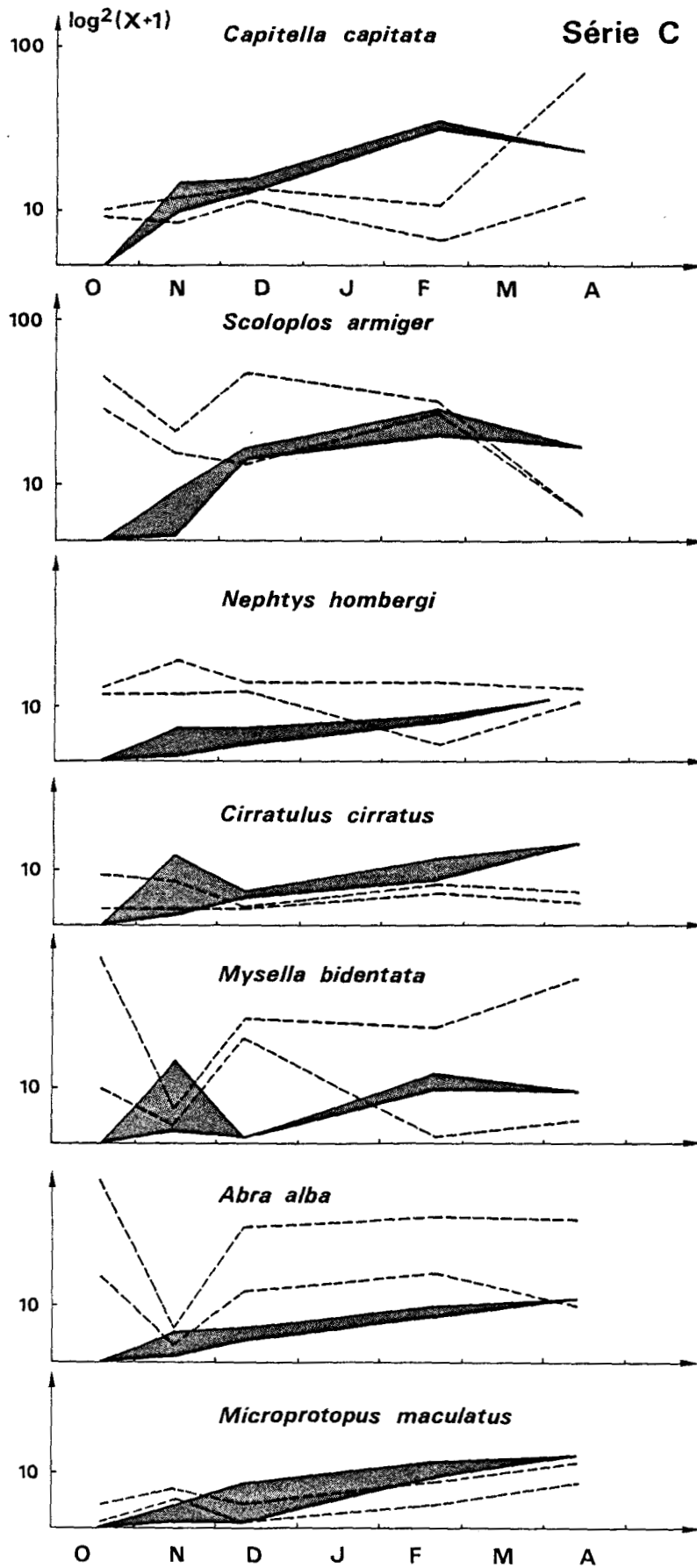


Fig. 87. Variations d'abondance, exprimées en $\log^2(X+1)$, des principales espèces de la Série C.

d'immersion), et jusqu'à la fin de l'expérience, les valeurs du milieu naturel. Il semble donc trouver des meilleures conditions de développement dans les modules expérimentaux que dans le milieu environnant.

Série D (Fig. 88 à 90) immergée mi-novembre 1985

. *Capitella capitata* colonise rapidement le milieu expérimental dépassant à partir de février 1986 les valeurs du milieu naturel. Elle continue d'augmenter progressivement pendant toute la série, certains modules de la fin dépassant largement le milieu naturel (55 à 170 ind./0,1 m²).

. *Scoloplos armiger*, bien représentée dans le milieu naturel sauf en avril 86, présente un recrutement important en mai, net surtout dans le milieu expérimental. Les modules sont colonisés rapidement (25 j. d'immersion : \approx 2 à 8 ind./module), leurs effectifs se maintenant stables (autour de 2 à 11 ind./module) jusqu'en avril 1986 ; suit une augmentation très rapide, atteignant des densités de l'ordre de 40 à 135 ind./module ; les effectifs continuent à augmenter jusqu'à la fin de l'expérience, dépassant le milieu naturel, à partir de juin 1986.

. *Spio filicornis* est peu représentée dans le milieu naturel, dépassant rarement 11 ind./0,1 m². La colonisation du milieu expérimental a lieu après environ 2 1/2 mois d'immersion (février 1986 : 1 à 12 ind./module) ; après février l'effectif augmente considérablement, dépassant en avril 1986 100 ind./0,1 m² ; à partir de mai on constate une diminution progressive qui rejoint en juin 1986 les valeurs du milieu naturel.

. *Polydora ciliata*, présente des comportements opposés dans les deux milieux. Elle est pratiquement absente du milieu naturel pendant toute la série. Par contre, elle colonise les modules à partir d'avril 1986 (1 à 5 ind./module), augmente progressivement d'effectif jusqu'à un maximum en juin 1986 (10 modules relevés : 20 à 106 ind/mod.), enfin présente en juillet 1986 une nette diminution, la faisant rejoindre les valeurs du milieu naturel.

Série D

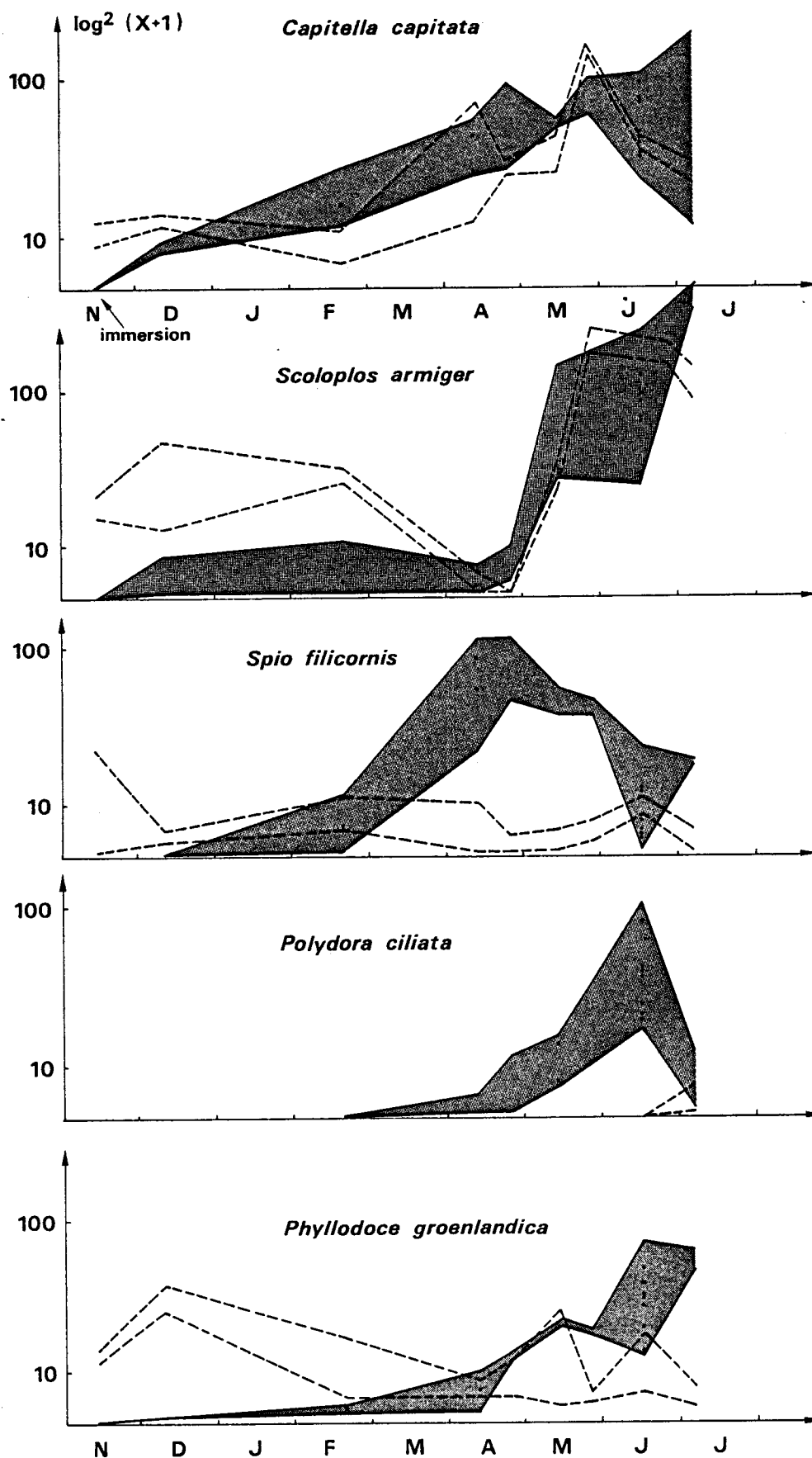


Fig. 88. Variations d'abondance des principales espèces de la Série D comparées avec celles du milieu naturel (MNIP).

. *Phyllodoce groenlandica* est bien représentée dans le milieu naturel toute l'année. Elle colonise tardivement les modules expérimentaux à partir de février 1986, augmente progressivement et dépasse, à partir de mai 1986, l'abondance dans le milieu naturel (54 à 70 ind./0,1 m² dans les derniers modules relevés).

. *Harmothoe lunulata* est peu abondante dans le milieu naturel (dépassant rarement 10 ind./0,1 m²). Elle ne colonise le milieu expérimental qu'à partir de février 1986 (≈ 100 j. d'immersion), puis augmente beaucoup d'effectif au printemps. On observe un pic maximum en avril 1986 (≈ 75 à 185 ind./module) coïncidant avec une période de recrutement qui est pratiquement imperceptible dans le milieu naturel. A partir de mai 1986 les effectifs des modules diminuent progressivement, restant néanmoins très au-dessus de ceux du milieu naturel à la fin de l'expérience.

. *Eteone longa* présente un comportement très différent dans les deux milieux, surtout pendant le dernier trimestre de la série. Cette espèce est peu abondante dans le milieu naturel (toujours moins de 10 ind./0,1 m²). Elle colonise le milieu expérimental après environ 150 j. d'immersion (1 à 8 ind./mod. en avril 1986) ; puis elle augmente progressivement d'abondance, dépassant largement les valeurs du milieu naturel presque à la fin de l'expérience (maximum en juin 1986 : 55 ind./module), suite à quoi l'effectif diminue brusquement, se rapprochant du milieu naturel.

. *Pholoë minuta* est relativement bien représentée dans le milieu naturel (5 à 60 ind./0,1 m²). Elle colonise le milieu expérimental très tardivement, mais massivement, en juin 1986, dépassant l'effectif du milieu naturel (maximum de 40 ind./module). Cette colonisation massive coïncide avec un recrutement en fin de printemps.

. *Lanice conchilega*, annélide tubicole, est abondante dans le milieu naturel au début de la série, puis diminue sensiblement de février à mai 1986, augmentant considérablement d'effectif en juin 1986, juste après une période importante de recrutement (≈ 44 à 220 ind./0,1 m²) : ce

Série D

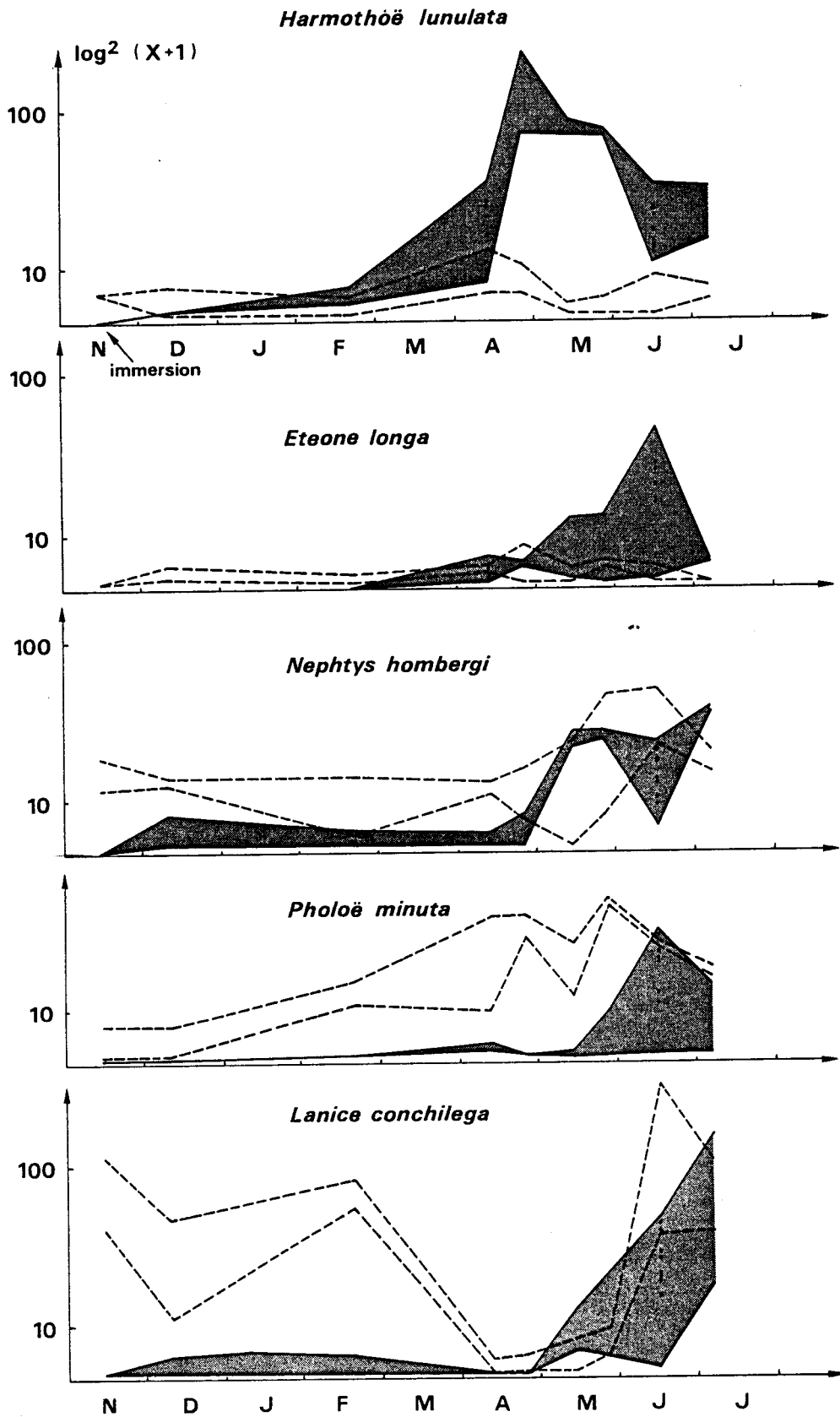


Fig. 89. Variations d'abondance des principales espèces de la Série D, comparées avec celles du milieu naturel (suite).

recrutement peut être avorté. Elle colonise faiblement les modules de décembre à avril 1986, pour ensuite augmenter rapidement et dépasser, à partir de mai 1986, l'effectif du milieu naturel.

. *Eumida sanguinea* est très abondante dans le milieu naturel de novembre 1985 à février 1986 (≈ 175 à 280 ind./ $0,1 \text{ m}^2$) ; elle diminue ensuite brusquement et est pratiquement absente les derniers mois de l'expérience. Elle colonise tardivement les modules et ne présente jamais de densités très importantes (2 à 18 ind./module).

. *Abra alba* est bien représentée dans le milieu naturel toute l'année ; on peut constater un pic maximum en mai 1986 (≈ 55 à 75 ind./ $0,1 \text{ m}^2$). Le milieu expérimental est colonisé relativement vite (après 25 j. d'immersion) mais avec d'abord de faibles densités ; ce n'est qu'à partir d'avril 1986 qu'on observe une augmentation progressive, qui atteint à la fin de l'expérience les valeurs du milieu naturel (≈ 40 ind./ $0,1 \text{ m}^2$).

. *Mya truncata* est peu abondante dans les deux milieux (1 à 5 ind./ $0,1 \text{ m}^2$) sauf en juin 1986, où elle présente un maximum dans le milieu expérimental (10 modules relevés : 3 à 140 ind./module). Elle colonise tardivement les modules, pratiquement pas avant juin, puis il diminue l'abondance, restant néanmoins très au dessus de celle du milieu naturel : 18 à 22 ind./ $0,1 \text{ m}^2$.

. *Onchidonis bilamellata*, nudibranche, n'a jamais été trouvé dans le milieu naturel. Il colonise le milieu expérimental tardivement (après ≈ 160 j. d'immersion), sous forme de juvéniles, et atteint des densités importantes dans les modules relevés à la fin mai et en juin 1986 (10 à 100 ind./module). Cette espèce carnivore semble trouver dans les modules un milieu adéquat pour son développement car elle se nourrit très probablement des jeunes stades benthiques installés récemment, ainsi que des *Balanus crenatus* colonisant les parois des modules.

. *Microprotopus maculatus* et *Gammarus zaddachi*, Amphipodes, présentent une évolution semblable dans les deux milieux. Ils sont peu abondants dans le milieu naturel, dépassent rarement, 8 ind./ $0,1 \text{ m}^2$ pour

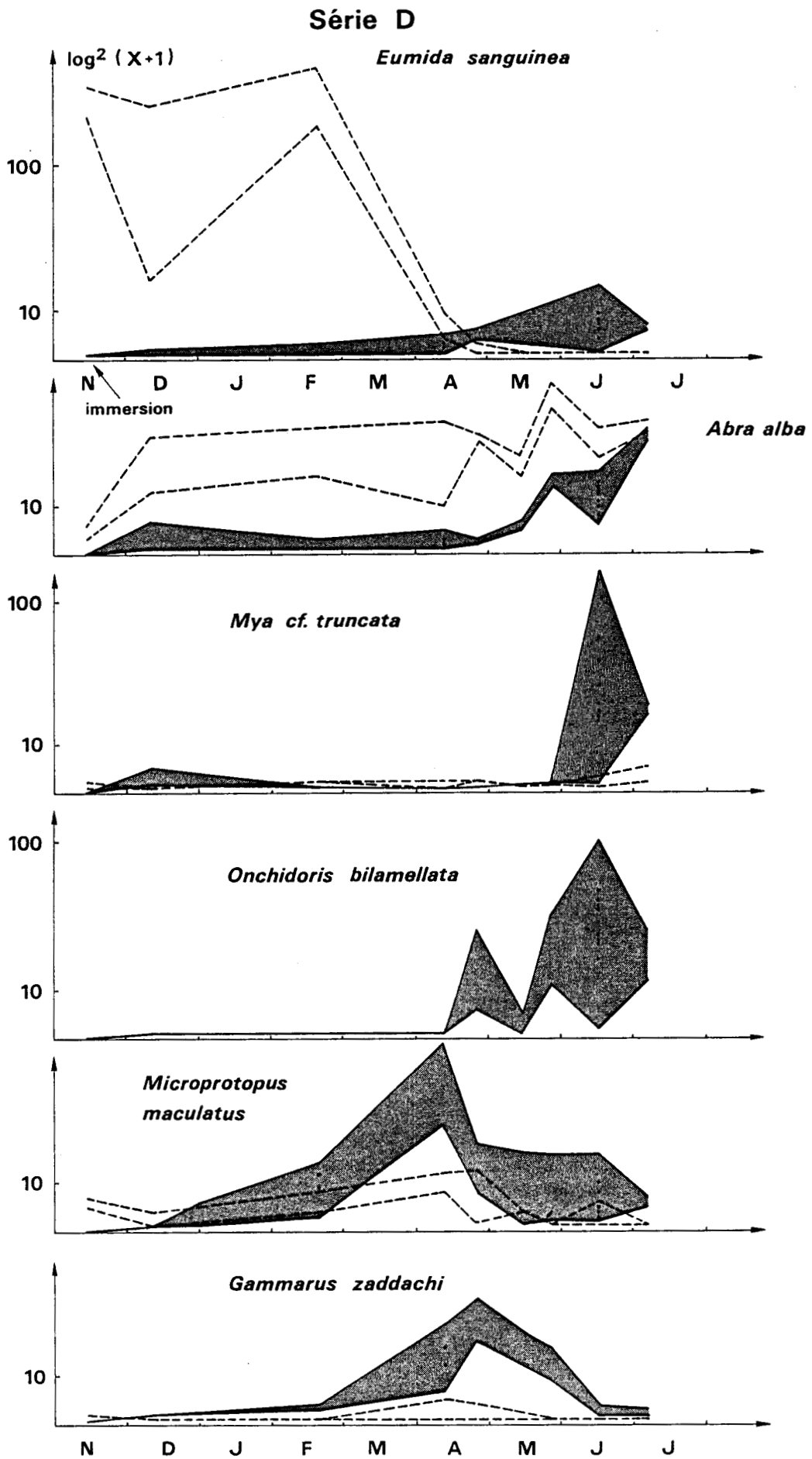


Fig. 90. Variations d'abondance des principales espèces de la Série D, comparées à celles du milieu naturel (suite).

le premier et 4 ind./0,1 m² pour le second. Ils colonisent un peu tardivement (après 100 j. d'immersion) le milieu expérimental, augmentent rapidement d'effectifs jusqu'en avril 1986 (32 à 95 ind./module pour *M. maculatus* et 22 à 43 ind./module pour *G. zaddachi*) ; le dernier trimestre de l'expérience, leurs effectifs diminuent restant cependant toujours au dessus des valeurs du milieu naturel.

Série E (Fig. 91) immergée mi-février 1986

. *Capitella capitata* est assez abondante dans le milieu naturel pendant toute la durée de cette série : effectif oscillant entre 10 et 140 ind./0,1 m², avec un pic fin mai 1986 (126 à 140 ind./0,1 m²). L'espèce colonise rapidement le milieu expérimental : 13 ind./module après 50 j. d'immersion ; l'effectif augmente progressivement, atteignant ≈ 48 ind./module à la fin mai, puis subit une légère chute en juin et réaugmente rapidement au début juillet 1986, dépassant dans les deux derniers modules relevés les valeurs du milieu naturel.

. *Scoloplos armiger* présente une évolution similaire dans les deux milieux. La figure montre dans le milieu naturel une courbe d'abondance sinusoïdale. Elle colonise le milieu expérimental après environ deux mois d'immersion (7 ind./module), puis augmente très rapidement d'effectif, dépassant à la fin de l'expérience (juillet 1986) le milieu naturel avec des densités de 100 à 260 ind./module.

. *Spio filicornis* est peu abondant dans le milieu naturel, dépassant rarement 10 ind./0,1 m². Il colonise les modules à partir d'avril puis augmente d'effectif, dépassant le milieu naturel à partir de mai 1986.

. *Lanice conchilega* présente dans le milieu naturel une courbe d'abondance en forme de "U", s'achevant par un pic en juin 1986. Le milieu expérimental n'est colonisé qu'à partir de fin mai (100 j. d'immersion), puis l'effectif évolue lentement mais sans jamais atteindre les valeurs du milieu naturel (21 à 24 ind./module contre 50 ind./0,1 m² dans le milieu naturel).

Série E

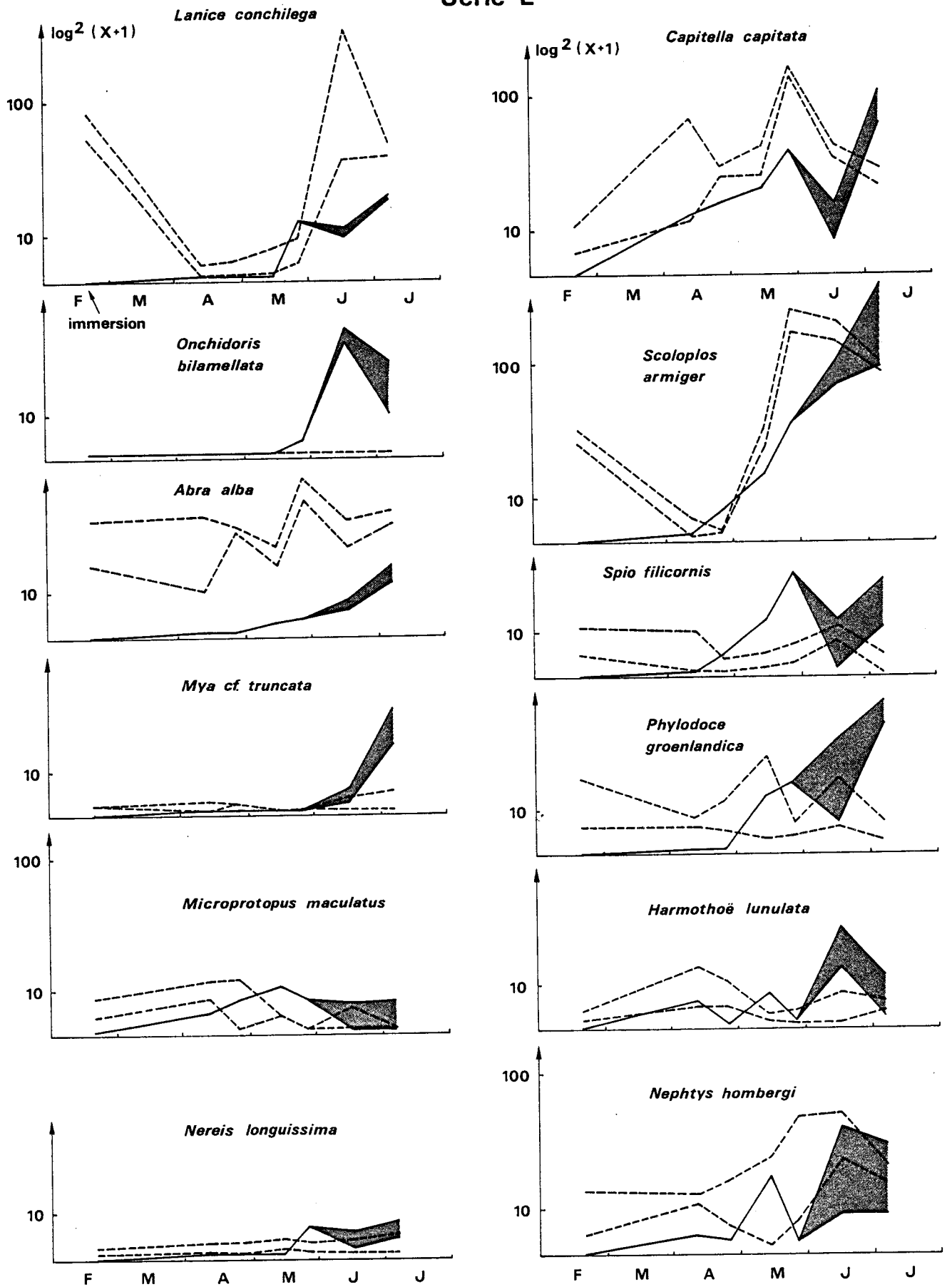


Fig. 91. Variations d'abondance des principales espèces de la Série E, comparées à celles du milieu naturel environnant (MNIP).

. *Onchidoris bilamellata* est pratiquement absente du milieu naturel. Dans les modules elle montre un comportement voisin de celui présenté à la série D, mais avec un seul pic près de la fin de l'expérience (juin 1986 : 45 à 50 ind./0,1 m²).

. *Abra alba* est assez bien représentée dans le milieu naturel pendant toute la série (≈ 10 à 75 ind./à 0,1 m²). Elle ne colonise les modules qu'à partir de mai, alors qu'elle est abondante dans le milieu extérieur, elle augmente ensuite lentement mais sans jamais atteindre les effectifs du milieu naturel.

. *Mya truncata* est peu abondante dans les deux milieux. Cependant elle augmente brusquement dans le milieu expérimental à la fin de l'expérience (juillet 1986 : 18 à 22 ind./module), dépassant largement l'effectif du milieu naturel.

3.2.3. Données complémentaires sur la biologie des principales espèces opportunistes rencontrées au cours de notre expérience

Annélides

Dans la plupart des régions marines, les premiers stades de la succession écologique benthique sont dominés par un groupe d'espèces opportunistes appartenant essentiellement à trois familles de Polychètes : Capitellidae, Orbiniidae et Spionidae (PEARSON et ROSENBERG, 1978). Ceci se confirme dans notre étude.

Les deux espèces pionnières les plus abondantes, présentes dans les deux milieux, sont *Capitella capitata** et *Scoloplos armiger*. Elles sont connues pour être parmi les Polychètes les plus résistants à de basses concentrations en oxygène dissous, et sont donc capables de coloniser des milieux relativement anoxiques et pollués (KITCHING et al., 1976 in PEARSON et ROSENBERG, 1978). Elles sont, en outre, capables de répondre à l'accumulation de matière organique en s'installant et en exploitant rapidement cette ressource en dépit de facteurs défavorables tels que l'abondance de H₂S et un Eh négatif. Elles sont reconnues comme des espèces cosmopolites, indicatrices de pollution et excès de matière organique.

Elles sont dépositivores de surface et sub-surface, non sélectives : les détritiques et leurs peuplements associés sont leur principale source de nourriture (RICE et al., 1986).

Capitella est tubicole, construisant des tubes près de l'interface eau-sédiment. Elle se reproduit par des larves planctotrophiques ou démersales toute l'année. Une femelle peut pondre jusqu'à 10 000 oeufs. La durée du cycle de vie varie entre 30 jours et 1 an (REISH et BARNARD, 1960 ; GRASSLE et GRASSLE, 1974). Ces caractéristiques permettent à cette espèce de coloniser rapidement et en grand nombre les nouvelles niches vacantes.

* Cette espèce recouvre en fait un ensemble d'espèces morphologiquement similaire, appartenant à des peuplements naturels difficilement discernables à l'oeil, mais isolés du point de vue reproductif ("sibling species" de MAYR, 1963).

Capitella présente des oeufs et des pontes des différentes tailles, ainsi que des phases pélagiques de différente durée et donc quelques *Capitella* présentent un comportement plus opportuniste que d'autres.

Dans les modules, j'ai constaté certaines *Capitella*, qui ont pondû ^{libéré} des larves benthiques et donc avec une capacité de dispersion très limitée. Mais ceci peut s'expliquer par le fait que quand les ressources sont abondantes (matière organique, bactéries, etc.) dans les modules, il semble une meilleure stratégie d'avoir des larves directement benthiques qui pourront exploiter ce milieu déjà connu et favorable à leur développement. Aussi, j'ai pu observer à diverses périodes de l'année des *Capitella* avec des oeufs de différentes tailles

Scoloplos armiger (Orbinidé) se déplace à l'intérieur des sédiments, faisant des terriers mais sans construire de tubes ; elle se nourrit essentiellement dans la "RPD layer" des microbes et détritux et participe de façon importante au phénomène de bioturbation. Elle pond ses oeufs dans des cocons qui, au moment de la naissance, libèrent des larves lecitotrophiques. Cette espèce peut avoir jusqu'à 4 périodes de reproduction dans l'année (GIBBS, 1968), ce qui lui permet de jouer un rôle important dans la recolonisation des zones perturbées, cependant que la protection des larves par des cocons favorise le maintien de la population installée dans les habitats appropriés (modules, dans notre cas).

Certains Spionidae (*Polydora ciliata*, *Spio filicornis* et *Pygospio elegans*) ont montré également dans notre expérience un comportement opportuniste, occupant des positions dominantes. Tous les Spionidae, sauf probablement quelques espèces de *Polydora* sont capables d'abandonner leur tubes et d'en construire de nouveaux. Les espèces de cette famille sont considérées en général comme déposivores de surface ; certaines espèces de *Polydora* (*P. ciliata*, *P. ligni*) sont aussi filtreurs, capturant des organismes planctoniques avec leurs palpes, ainsi que nécrophages si l'occasion se présente (FAUCHALD et JUMARS, 1979 ; DARO et POLK, 1973). Toutes ces espèces sont relativement résistantes à la pollution.

Polydora ciliata, espèce abondante dans nos modules expérimentaux, habite les sédiments vaseux, profitant de l'abondance de détritux et

matières organiques. Elle construit des tubes muqueux en forme de "U", en accumulant la vase. Les femelles déposent entre 200 et 1000 oeufs (DORSETT, 1961) dans des cocons réunis en chaînette à l'intérieur du tube ; une semaine après, les larves éclosent et, à trois sétigères deviennent planctotrophiques pour une durée de 3 à 4 semaines. A environ 18 segments, elles s'installent dans le benthos. L'espèce a 4 générations par an (DARO et POLK, 1973) et, de ce fait, est un opportuniste assez efficace.

Spio filicornis se déplace à l'intérieur des sédiments sans construire de tubes permanents. Les femelles déposent leurs oeufs à l'intérieur de cylindres aplatis qu'elles laissent dans les sédiments. Les larves se développent et sortent pour devenir pélagiques quand elles ont environ 3 sétigères (GUDMUNDSSON, 1985). Elles réintègrent le benthos quand elles ont entre 25 et 30 segments. L'espèce a deux périodes de reproduction : avril à juin et juillet à septembre. Les femelles pondent entre 200 et 2000 oeufs qu'elles gardent dans leurs tubes jusqu'à la métamorphose (CURTIS, 1977). La reproduction de cette espèce par des larves pélagiques a aussi été observé (HANNERZ, 1956).

Pygospio elegans s'enfonce dans le sédiment et construit des tubes de sable fin agglutiné par du mucus, longs et flexibles. Les femelles pondent les oeufs dans des capsules unis par un fil de mucus, à l'intérieur des tubes. En général, seulement deux oeufs se développent en larves en chaque capsule alors qu'il y en a environ 300 oeufs, les restants sont désintégrés et utilisés comme nourriture pour les larves (adelphophagie, GUDMUNDSSON, 1985). Dans les zones vaseuses, l'adelphophagie n'existe pas, les larves éclosent et deviennent planctotrophiques à 3 sétigères pour une durée de 3 à 4 semaines. A la fin de la période de reproduction (juin, juillet) les larves se développent avec un certain degré d'adelphophagie et après éclosion elles deviennent benthiques. La reproduction asexuelle a lieu de février à avril et produit des larves d'environ 14 à 20 sétigères.

La capacité de cette espèce de varier son mode de reproduction, lui permet de mieux s'adapter aux changements du milieu, se disperser et coloniser de nouveaux habitats.

~~Crustacés~~

Crustacés

Parmi les Amphipodes, l'espèce dominante est *Microprotopus maculatus* (Isaeidae). Elle a une large répartition écologique de la Mer du Nord à la Méditerranée. Elle se trouve entre 0 et 70 m de profondeur et construit des tubes dans les sédiments sablo-vaseux. Les femelles portent les oeufs dans une poche ventrale jusqu'au moment de l'éclosion.

Quelques espèces du genre *Corophium* (*C. volutator*, *C. insidiosum*, *C. crassicorne*) ont été bien représentées dans les sédiments expérimentaux. Elles construisent des tubes en forme de "U", et sont suspensivores et détritivores. Les femelles portent les oeufs dans une poche ventrale. Après l'éclosion les petits amphipodes se dispersent afin de coloniser de nouveaux habitats.

Mollusques

Abra alba : habitent la zone littorale, se trouvent dans des biotopes variés, des sédiments grossiers à des sables fins vaseux et dans la vase pure. Les zones de plus forte densité de cette espèce sont situées sur des fonds vaseux, ce qui confirme l'opinion de PICARD (1965) qui la considère en Méditerranée comme "vasicole tolérante".

HILY et LE BRIS (1984) constatent à Brest, une double période de ponte annuelle : juin-août et fin automne. La reproduction est possible pour des individus de taille minimum de 12 mm ayant passé un hiver. La maturité sexuelle est atteinte pour une longueur de 7 à 9 mm selon NOTT (1980). Au laboratoire, à 17°C, la métamorphose d'*Abra* a lieu 4 semaines après la fécondation (NOTT, 1980). *In vitro*, cette espèce présente un développement pélagique long : 2-4 mois après la reproduction (RASMUSSEN, 1973).

L'éthologie alimentaire d'*Abra* (HUGHES, 1975) justifie leur localisation préférentielle dans des zones vaseuses riches en matière organique puisque, selon cet auteur, les siphons inhalants filtrent ou prélèvent de manière sélective sur le sédiment les particules d'un diamètre inférieur à 200 μ , et n'ingèrent pour l'essentiel, que des particules de 10 à 90 μ environ. On peut la trouver de la "marque extrême" de basse mer jusqu'à environ 65 m, avec une grande abondance autour de 20 m. Sa durée de vie est de trois ans. Elle est très commune autour des îles britanniques, et se distribue de la Norvège à la Mer

Baltique, en Mer Noire, au Sud de l'Espagne et sur les côtes africaines. Elle constitue une proie importante pour les poissons plats.

Mysella bidentata : très abondante dans les biotopes vaseux et sur les graviers, on la trouve aussi dans les terriers du sipunculide *Golfingia sp.* et en association avec l'ophiure *Acrochnida brachiata*. On la trouve de la zone intertidale jusqu'à 120 m. Elle conserve ses oeufs et les relargue au stade de post-larve. Elle est très abondante dans les îles britanniques et répertoriée de l'Islande à la Péninsule Ibérique, en Méditerranée, sur la côte Nord-Ouest de l'Afrique et en Mer Noire.

Macoma balthica : bivalve lamelibranche de la famille Tellinidae, colonise les zones littorales et infralittorales dans différentes régions de l'hémisphère nord. Il se distribue de la baie de San Francisco à la baie de Hudson en Amérique du Nord, et de l'estuaire de la Gironde jusqu'au nord de la Russie en Europe. La reproduction est indirecte et la longévité varie de 5 à 30 ans selon la région étudiée (HARVET et VINCENT, 1989).

Tellina fabula : Bivalve caractéristique de la zone littorale dans des fonds sableux et sablo-vaseux. Espèce vasicole (SOUPLET et DEWARUMÉZ, 1980) avec une durée de vie de 3 à 4 ans.

Nématodes

Enfin, en ce qui concerne la méiofaune, qui n'a pas été spécialement étudiée ici, le nématode *Metocholaimus scanicus*, paraît être une espèce dominante particulièrement abondante à certaines époques de l'année (ex. printemps). C'est une espèce prédatrice et omnivore, qui se nourrit de détritiques, bactéries, diatomées et autres petits organismes vivants (jeunes stades benthiques) (Mme M. VINCX, Communication personnelle).

3.3. Evolution des paramètres faunistiques

Les paramètres utilisés classiquement pour décrire la richesse d'un peuplement ou d'une communauté sont :

- l'abondance ou densité : la seconde dénomination tient à ce que le nombre d'individus dénombrés est généralement rapporté à une surface (ou un volume) unité ; l'abondance est proportionnelle à la surface (ou au

volume). Rappelons que nous avons, sur les graphiques, représenté les abondances en \log^2 .

- la biomasse (B) (totale ou par espèce, exprimée en g de poids sec décalcifié), proportionnelle à la surface et ramenée à une surface unité.

- la richesse spécifique (S) : le nombre d'espèces est lui aussi rapporté à une surface (ou volume) qui constitue l'unité d'échantillonnage. Mais le nombre d'espèces n'est pas proportionnel à la surface échantillonnée et on devra parler de "nombre moyen d'espèces sur X m^2 échantillonnés et non par m^2 .

- la diversité spécifique (H) et l'indice de Régularité (R), également donnés pour une surface d'échantillonnage précise, mais dont les valeurs ne sont pas proportionnelles à la surface.

Dans notre expérience, l'unité d'échantillonnage (benne et module) est de $0,1 m^2$ de sédiment. Rappelons que chaque échantillonnage (module ou benne) a été effectué à chaque date au moins 2 fois ; les courbes ci-après rejoignent entre elles les valeurs maximales et les valeurs minimales, afin de donner une idée à la fois de la tendance et de la variabilité aléatoire.

3.3.1. Evolutions des paramètres faunistiques dans les deux milieux

3.3.1.1. Paramètres de la communauté naturelle d'accueil (MNIP)

a) Abondance

La macrofaune ne présente pas de variations très brusques d'abondance ; néanmoins, pendant la période étudiée, on observe l'augmentation des effectifs à la fin du printemps (mai, fin juin 85 et 1986). Cette augmentation est liée au recrutement de plusieurs espèces, entre autres : *Owenia fusiformis*, *Notomastus latericeus*, *Harmothoë lunulata*, *Polydora ciliata*, *Eteone longa*, *Abra alba*, *Tellina fabula*, *Mysella bidentata*, *Mya truncata*, *Microtopus maculatus*, *Gammarus zaddachi*, *Diastylis bradyi* (voir tableau 55). On retrouve ainsi 1016 individus par $0,1 m^2$ en juin 1985 et l'année suivante à la même période 464 individus par $0,1 m^2$; cette différence peut s'expliquer par un bon recrutement de plusieurs espèces en 1985, alors qu'au printemps 1986, l'hiver très rigoureux a retardé la période de reproduction. Cette différence d'abondances se retrouve jusqu'au début de la saison estivale. Les valeurs minimales d'abondance se situent en avril 1985 et mi-mai

MNIP

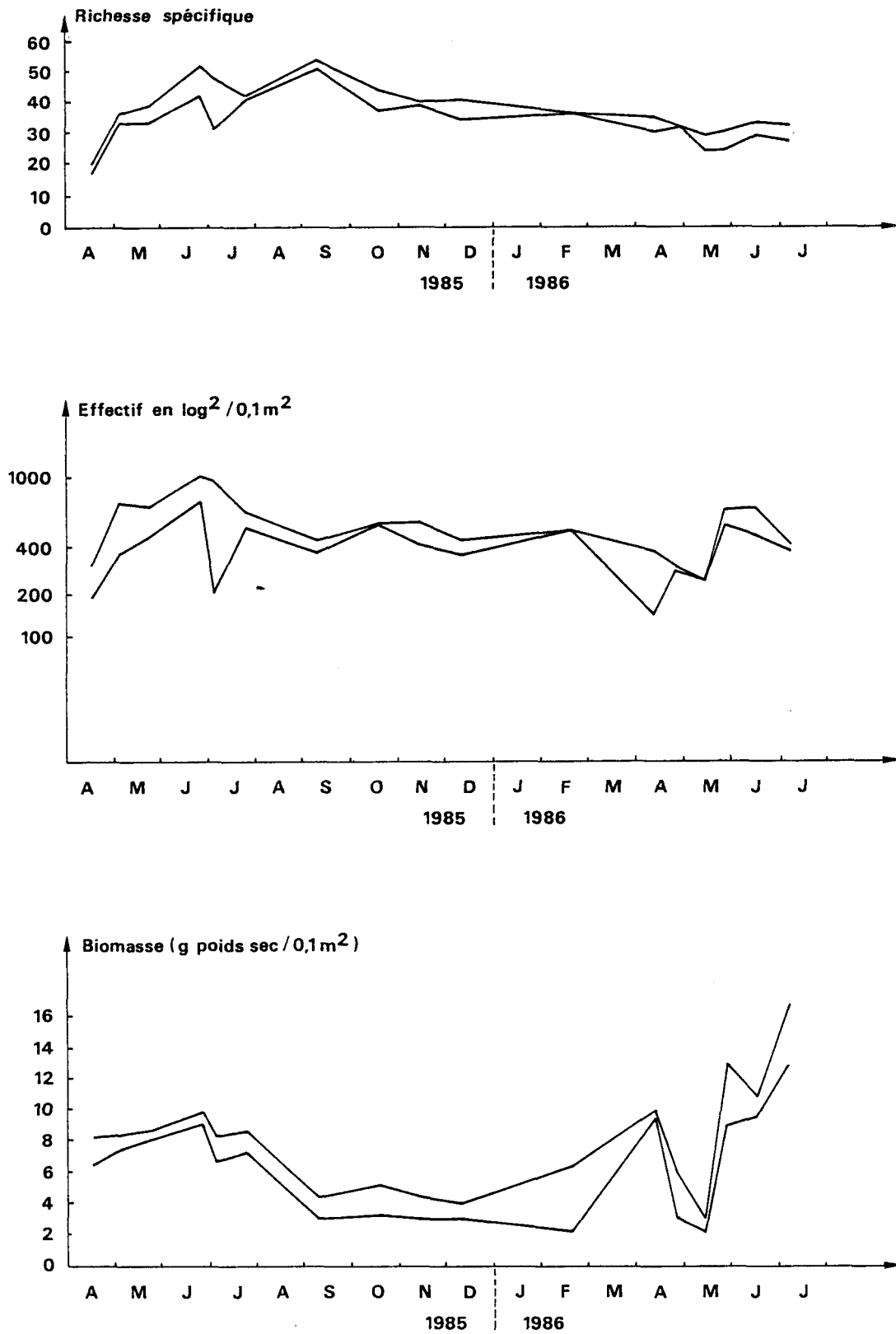


Fig. 92. Variations temporelles de la richesse spécifique, l'effectif et la biomasse dans le milieu naturel environnant les modules (MNIP).

1986, chutes de densité pouvant probablement être mises en relation avec la mortalité printanière due à la reproduction ; rappelons que dans certaines espèces (*Tellina fabula*, *Spiophanes bombyx*, *Eteone longa*...) la majorité des adultes meurent après la ponte.

La figure 92 montre l'allure d'une communauté relativement stable.

b) Biomasse

Elle montre une évolution saisonnière marquée avec des valeurs maximales en fin de printemps et début de la période estivale en 1985 (9 à 10 g de poids sec/0,1 m²) ; les valeurs diminuent ensuite progressivement pour atteindre des minima en automne et en début d'hiver (3 à 4 g de poids sec/0,1 m²). En 1986, on observe un premier pic début avril (9 à 10 g de poids sec/0,1 m²) suivi d'une chute transitoire avec une augmentation rapide jusqu'à un maxima en juillet 1986 (13 à 16 g de poids sec/0,1 m²).

c) Richesse spécifique

La variation de la richesse spécifique traduit le même phénomène, avec deux pics en 1985 : fin juin (40 à 50 espèces sur 0,1 m²) et mi-septembre (50 à 54 espèces), semblant correspondre à des phases du recrutement printanière et automnale. En 1986, le recrutement benthique est un peu en retard, probablement à cause des basses températures de l'hiver 1985 (température de l'eau de 0,8 à 5°C). Fin juin 86, on n'observe que 28 à 33 espèces sur 0,1 m² (Fig. 92).

d) Diversité

L'indice de diversité de Shannon oscille entre 3 et 4,5, avec des valeurs légèrement plus faibles en hiver et deux maxima, respectivement en septembre 1985 et avril 1986. L'indice de régularité est assez fort, presque toujours supérieur à 0,650, sans montrer de tendance saisonnière nette, évoquant un peuplement à caractéristiques relativement constantes (Fig. 93).

MNIP

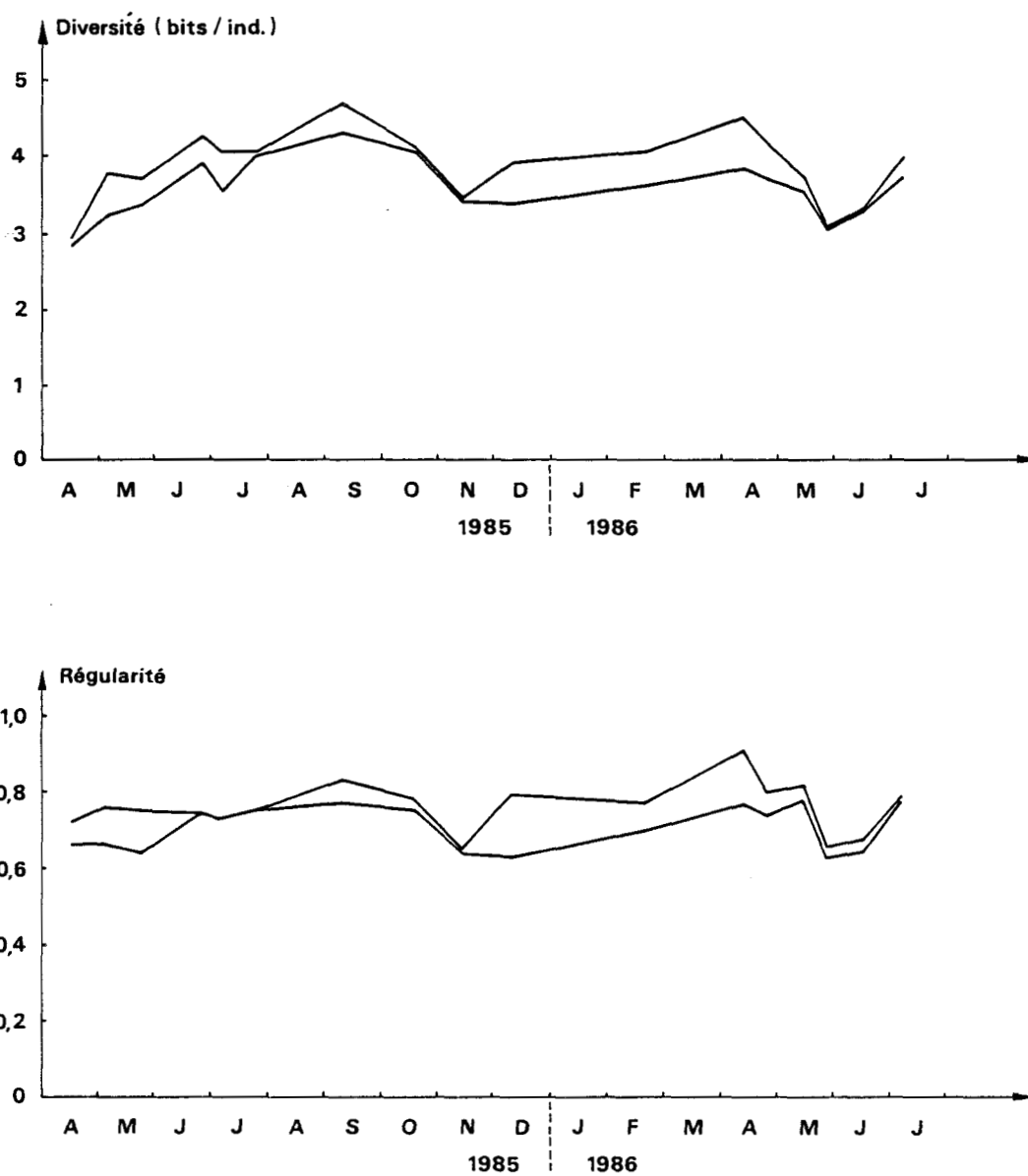


Fig. 93. Variations temporelles de la diversité et la régularité dans le milieu naturel environnant les modules (MNIP).

TABLEAU 48. DUREES D'IMMERSION ET NOMBRE DE MODULES RELEVES
POUR CHAQUE SERIE EXPERIMENTALE

| <u>Nbre de jours en mer</u> | <u>Nbre de semaines</u> | <u>Nbre de modules relevés</u> | <u>Date</u> |
|------------------------------|-------------------------|--------------------------------|-------------|
| SERIE A | | | |
| Date d'immersion : 15/4/1985 | | | |
| 0 | 0 | - | 15/4/85 |
| 16 | 2,3 | 2 | 3/5 |
| 36 | 5,1 | 2 | 23/5 |
| 69 | 9,9 | 2 | 26/6 |
| 78 | 11,1 | 2 | 4/7 |
| 98 | 14,0 | 2 | 24/7 |
| 147 | 21,0 | 2 | 11/9 |
| 184 | 26,3 | 2 | 18/10 |
| 212 | 30,3 | 2 | 14/11/85 |
| SERIE B | | | |
| Date d'immersion : 4/7/1985 | | | |
| 0 | 0 | - | 4/7/85 |
| 20 | 3,0 | 1 | 24/7 |
| 70 | 10,0 | 1 | 11/9 |
| 107 | 15,3 | 2 | 18/10 |
| 134 | 19,2 | 1 | 14/11 |
| 160 | 22,8 | 2 | 9/12/85 |
| SERIE C | | | |
| Date d'immersion : 18/10/85 | | | |
| 0 | 0 | - | 18/10/85 |
| 26 | 3,7 | 3 | 14/11 |
| 52 | 7,4 | 2 | 9/12/85 |
| 125 | 17,8 | 2 | 20/02/86 |
| 177 | 25,3 | 1 | 12/04/86 |
| SERIE D | | | |
| Date d'immersion : 14/11/85 | | | |
| 0 | 0 | - | 14/11/85 |
| 25 | 3,6 | 2 | 9/12/85 |
| 98 | 14,0 | 3 | 20/02/86 |
| 150 | 21,4 | 4 | 12/04 |
| 163 | 23,3 | 2 | 25/04 |
| 182 | 26,0 | 2 | 14/05 |
| 195 | 27,9 | 2 | 27/05 |
| 215 | 30,7 | 10 | 16/06 |
| 233 | 33,3 | 3 | 5/07/86 |
| SERIE E | | | |
| Date d'immersion : 20/02/86 | | | |
| 0 | 0 | - | 20/02/86 |
| 50 | 7,2 | 1 | 12/04 |
| 65 | 9,3 | 1 | 25/04 |
| 84 | 12,0 | 1 | 14/05 |
| 97 | 13,9 | 1 | 27/05 |
| 117 | 16,7 | 2 | 16/06 |
| 136 | 19,4 | 2 | 5/07/86 |

3.3.1.2. Paramètres de la communauté de référence située à l'extérieur de l'avant-port (MNEP)

a) Abondance

L'abondance diminue de septembre à décembre 1985. Deux pics très nets sont observés en juin et juillet 1985 (1 666 et 584 individus/0,1 m²) ; un troisième pic moins important est noté à la fin de l'hiver (février 1986). L'abondance diminue ensuite considérablement et ne reprend son augmentation qu'à partir de mai 1986 (Fig. 94).

b) Biomasse

La biomasse montre des variations importantes : on observe des biomasses élevées en avril et juin 1985 et mi-avril 1986 (7,5 à 12,5 g/0,1 m²).

c) Richesse spécifique

La richesse spécifique varie entre 20 et 40 espèces sur 0,1 m² le long de l'année, sans variations saisonnières nettes.

d) Diversité

La diversité varie entre 2,5 et 4. On observe une valeur faible isolée au début de juillet 1985, suivie d'une augmentation rapide puis d'une légère diminution durant l'hiver. La diversité recommence à augmenter à partir de février, pour atteindre des valeurs de l'ordre de 3 à 4 au printemps et au début de l'été. La Régularité montre une évolution similaire, la plupart des valeurs se situent entre 0,600 et 0,900 (Fig. 95).

3.3.1.3. Evolution des paramètres faunistiques dans les 5 séries expérimentales

Les résultats sont représentés aux figures 96 à 100 (un astérisque précise dans chaque graphique la date d'immersion). Voir Tableau 48.

a) Abondance

Après une courte phase de latence correspondant (voir ci-dessus) au relargage d'une bonne partie des polluants, on observe une augmentation

MNEP

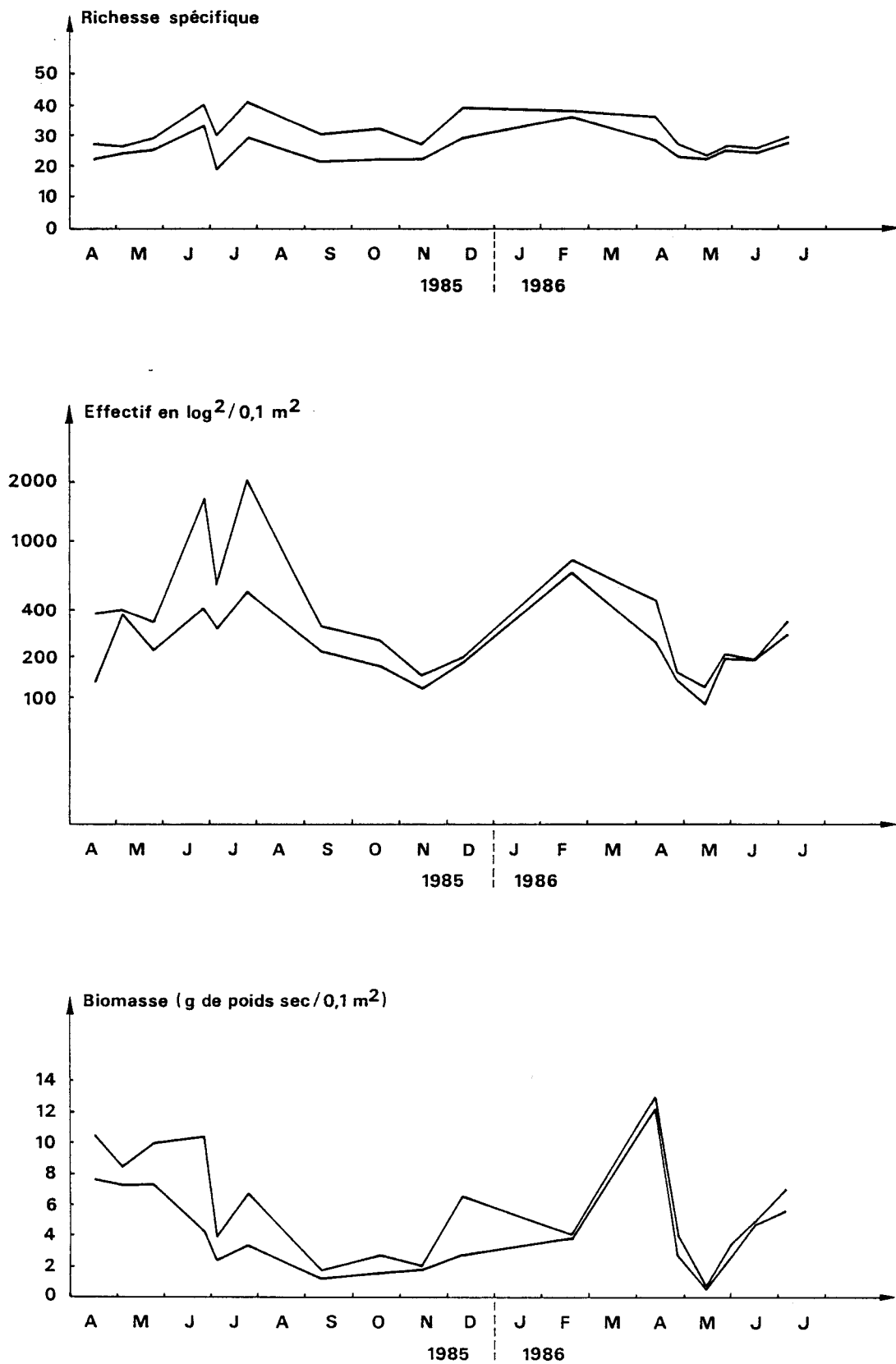


Fig. 94. Variations temporelles de la richesse spécifique, l'effectif et la biomasse dans le milieu naturel : MNEP

MNEP

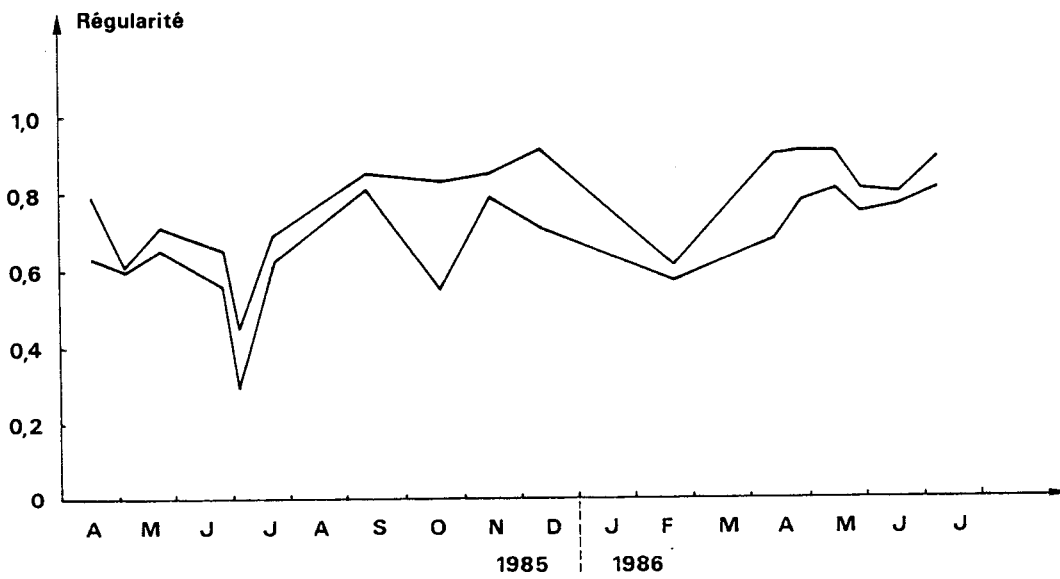
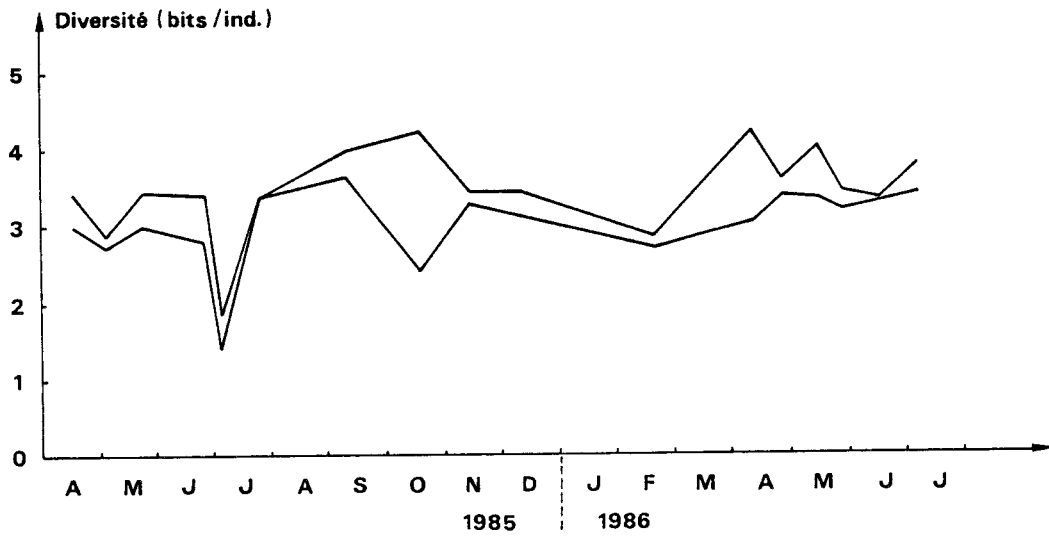


Fig. 95. Variations temporelles de la diversité et la régularité dans le milieu naturel situé à l'extérieur de l'avant-port : MNEP

progressive de l'abondance jusqu'à une phase de stabilisation atteinte, selon la saison, entre 10 et 22 semaines après la date d'immersion. Par exemple pour la série D, immergée le 14 novembre 85 : 22 semaines ; pour la série A, immergée le 15 avril 85 : 10 semaines seulement.

b) Biomasse

Elle augmente progressivement mais en n'atteignant que rarement les valeurs du milieu naturel : la stabilisation se situe vers 3 g de poids sec/0,1 m² (3,7 fin juillet et en novembre 1985 pour la série A), alors que dans le milieu naturel, les valeurs les plus basses (septembre à février) sont de l'ordre de 3 à 4 g/0,1 m², et les valeurs élevées (avril à août) vont de 8 à 16 g.

c) Richesse spécifique

Elle suit la même évolution que l'abondance.

- La série A présente un maximum début septembre (29 à 37 espèces), mais n'atteint pas les valeurs retrouvées dans le milieu naturel (MNIP) à cette même époque (environ 50 espèces).

- La série B atteint des valeurs équivalentes à celles du milieu naturel, après environ 14 semaines d'immersion, à la mi-octobre (31 à 32 espèces).

- La série C présente un maximum en février 1986, mais sans atteindre les valeurs du milieu environnant (28 espèces pour la série C, 35 dans le milieu naturel).

- La série D (immersion en période hivernale) atteint le milieu naturel en juin 1986, après environ 28 semaines d'immersion, on rencontre alors 25 à 33 espèces dans les modules et 28 à 33 espèces dans le milieu naturel.

- La série E (immersion également en période hivernale) atteint les valeurs du milieu naturel également en juin 1986, après 16 semaines d'immersion (27 à 28 espèces dans les modules et 28 à 33 dans le milieu naturel).

d) Diversité et Régularité

La diversité (indice de Shannon) augmente progressivement et rejoint celle du milieu naturel (MNIP) à partir de :

Série A

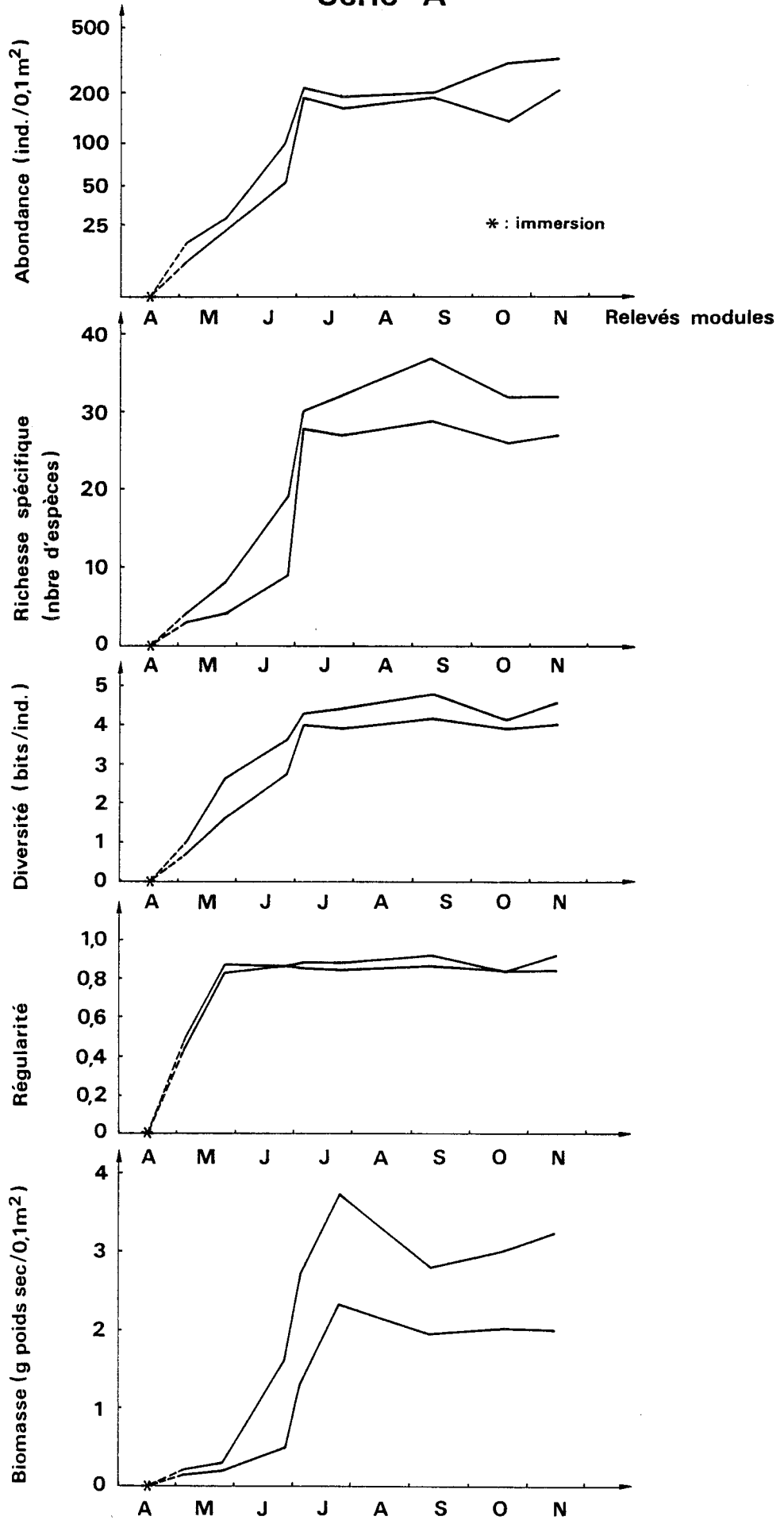


Fig. 96. Evolution de l'abondance, le nombre d'espèces, la diversité, la régularité et la biomasse dans la Série A, immergée en avril 1985.

Série B

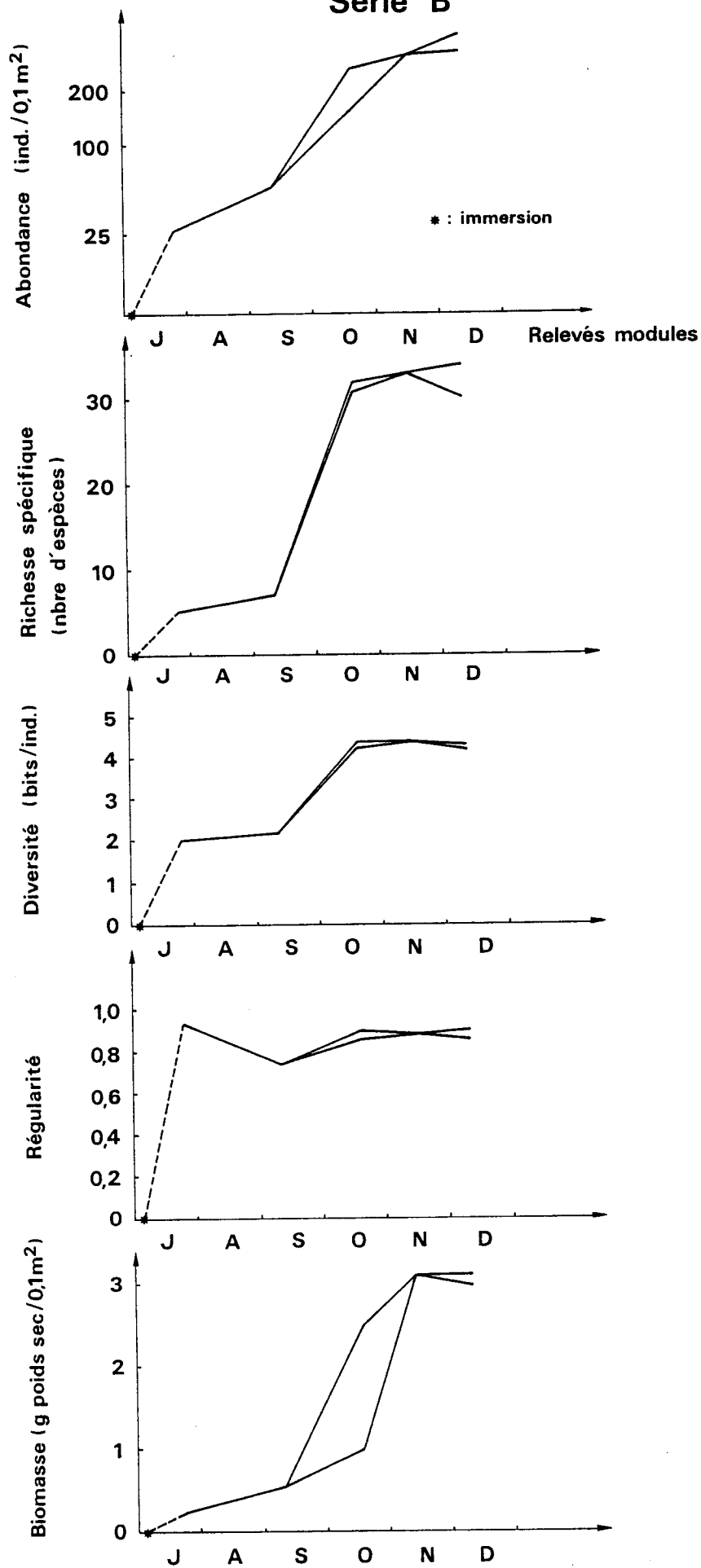


Fig. 97. Evolution de l'abondance, la richesse spécifique, la diversité, la régularité et la biomasse dans la Série B, immergée en juillet.

- la 10^è semaine pour la série A (mise à l'eau 15/4/85) ;
- la 13^è semaine pour la série B (4/7/85) ;
- la 7^è semaine pour la série C (18/10/85) ;
- la 14^è semaine pour la série D (14/11/85) ;
- la 14^è semaine pour la série E (20/2/86).

Ces délais sont nettement plus rapides qu'en Méditerranée. Les processus de développement et d'acquisition d'une plus grande complexité semblent être affectés par la date d'immersion (l'évolution la plus rapide a lieu en automne, et les deux plus lentes en hiver). Mais il faut également tenir compte des dates de relevé des modules qui, fortuitement, peut coïncider ou non avec des recrutements importants - facteur rendant parfois délicate l'interprétation des résultats.

La Régularité présente une évolution rapide, atteignant après 4 à 9 semaines, un plateau remarquablement stable autour de la valeur 0,800. Ces résultats suggèrent un changement rapide des dominances numériques ; la communauté "mûrit" vite.

Les premières semaines, où la régularité évolue rapidement et où l'indice de Diversité reste faible, caractérise un peuplement jeune, avec dominance d'un petit nombre d'espèces opportunistes. Cette phase semble être liée à l'augmentation du potentiel d'oxydo-réduction du milieu expérimental (- 300 à - 400 mV au début de la recolonisation ; - 70 à + 40 mV à la fin de l'expérience : Fig. 69) ; en même temps le pH devient plus basique ; enfin, certains polluants sont relargués (d'abord pendant la phase de latence), rendant les modules progressivement plus attractifs pour les organismes, et notamment pour les espèces fragiles et exigeantes.

Le temps de restauration de la biomasse est plus long que celui de la diversité, de la richesse spécifique et de l'abondance. Cela s'explique par le fait qu'une grande partie (environ 70%) des individus colonisateurs sont jeunes et de petite taille, contribuant peu à la biomasse totale.

En conclusion, l'augmentation du nombre d'individus et d'espèces, de la biomasse et de la diversité témoignent du changement de la composition faunistique, de la complexité croissante et de l'organisation progressive du peuplement. L'augmentation de ces divers paramètres de peuplement

Série C

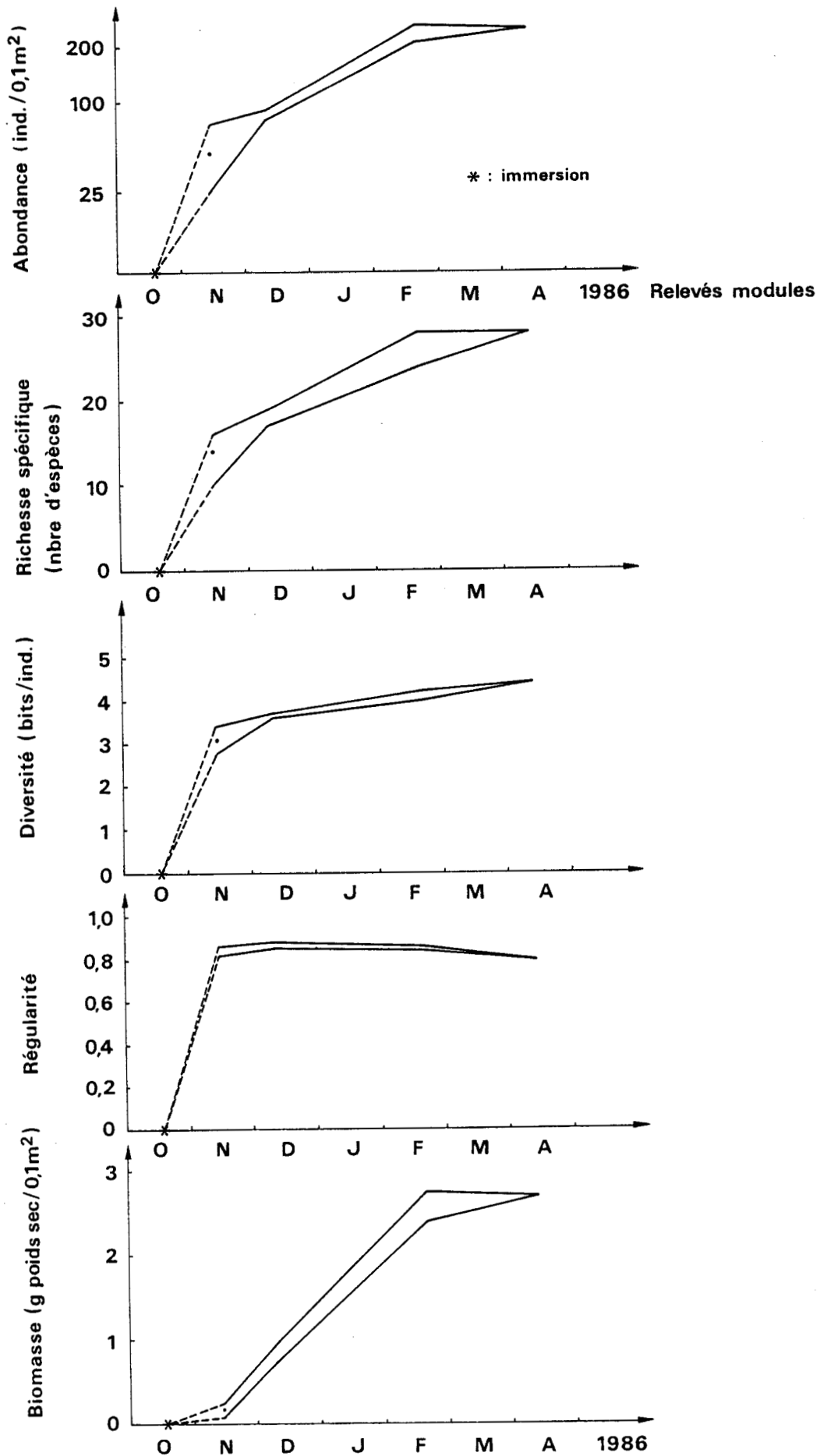


Fig. 98. Evolution de l'abondance, la richesse spécifique, la diversité, la régularité et la biomasse dans la Série C, immergée en octobre.

Série D

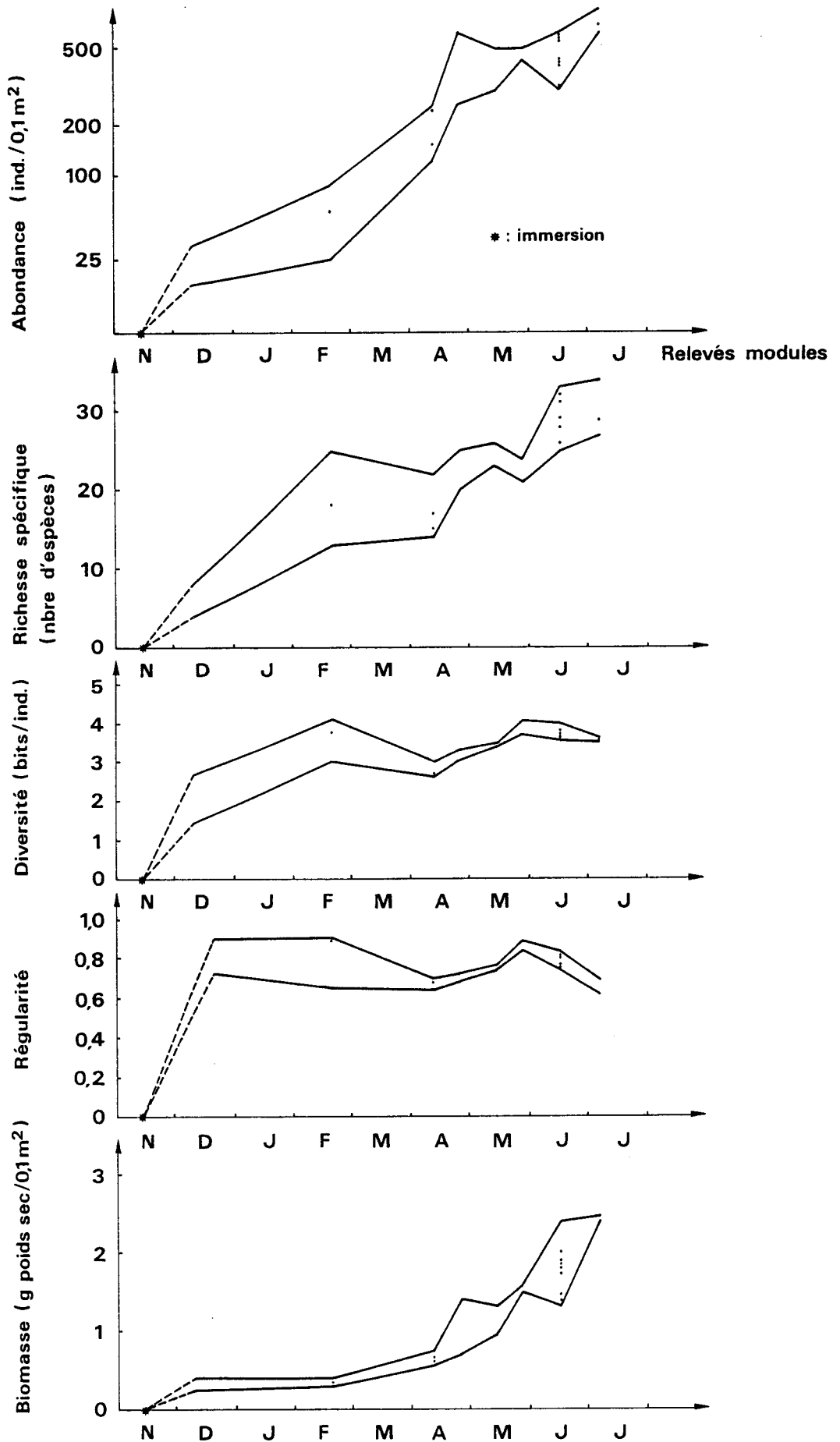


Fig. 99. Evolution de l'abondance, le nombre d'espèces, la diversité, la régularité et la biomasse dans la Série D, immergée en novembre.

Série E

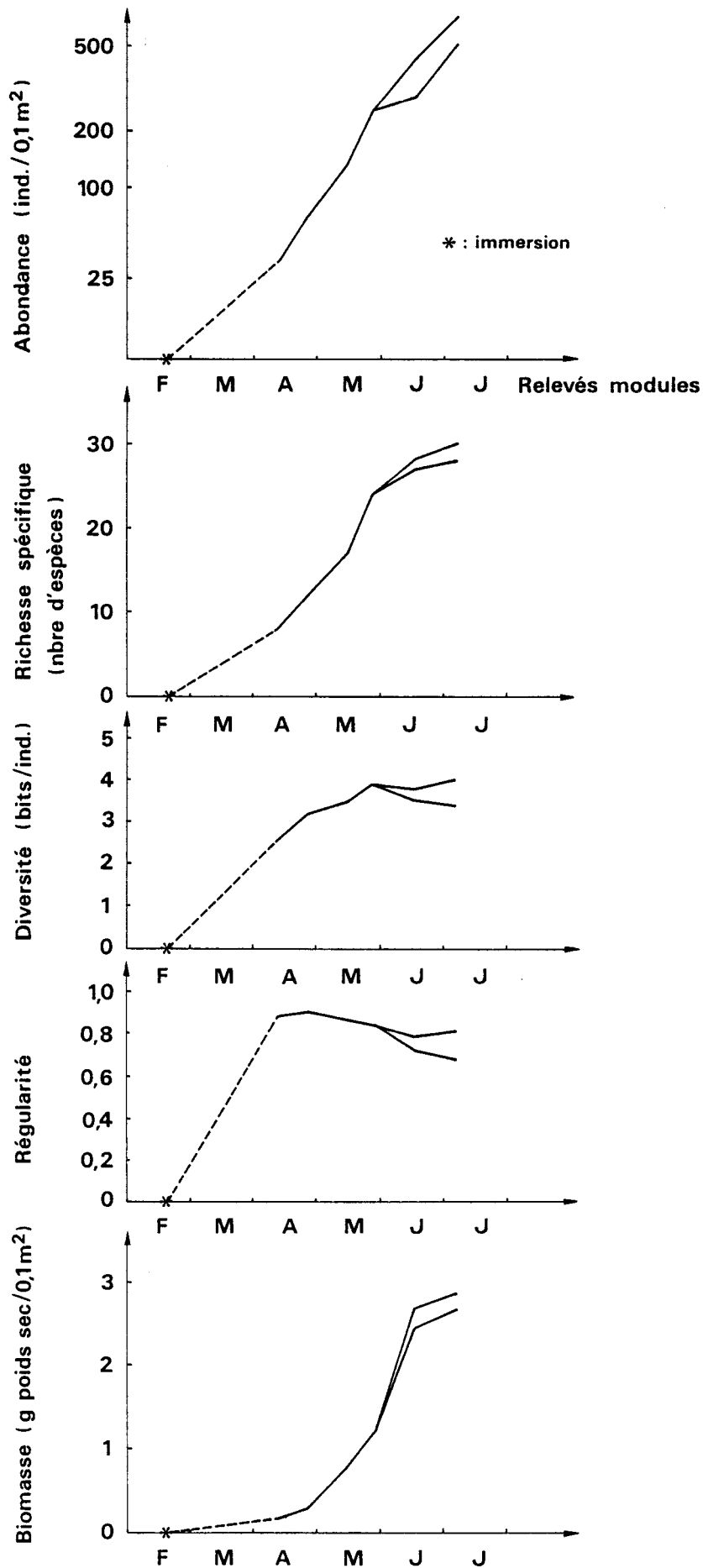


Fig. 100. Evolution de différents paramètres faunistiques lors de la recolonisation de la Série E, immergée en février 1986.

conduit à des rencontres intra et inter-spécifiques plus fréquents, à des interactions et à une plus grande concurrence pour des ressources limitées (nourriture, espace), aboutissant à une communauté plus complexe, se rapprochant de plus en plus de celle du milieu naturel environnant.

On constate une évolution plus rapide qu'en Méditerranée vers un peuplement mûr, ayant des caractéristiques biologiques proches du milieu naturel. Ces résultats se rapprochent d'autres obtenus dans des mers froides : BONSDORFF et OSTERMAN (1984) trouvent, lors d'une expérience de colonisation de sédiment effectuée en Mer Baltique par 1,5 m de profondeur, 19 à 24 semaines pour la stabilisation de l'abondance, 8 à 11 semaines pour celle de la diversité ; WINIECKI et BURRELL (1984) observent également une maturation rapide du peuplement de recolonisation en Alaska.

4. Succession écologique dans le Milieu Expérimental. Analyse détaillée des séquences de recolonisation benthique observées.

4.1. Généralités

Les 67 modules analysés ont réuni :

Série A : 2140 individus répartis en 92 espèces

Série B : 1475 individus répartis en 75 espèces

Série C : 1029 individus répartis en 56 espèces

Série D : 9815 individus répartis en 114 espèces

Série E : 2476 individus répartis en 71 espèces

Parmi les espèces les mieux représentées dans le milieu expérimental on a : les Polychètes *Scoloplos armiger*, *Spio filicornis*, *Polydora ciliata*, *Capitella capitata*, *Harmothoë lunulata*, *Eumida sanguinea*, *Eteone longa*, *Pholoë minuta*, *Nereis longissima*, *Nephtys hombergii*, *Lanice conchilega*, *Pectinaria koreni*, *Cirratulus cirratus*, *Phyllodoce mucosa* ; les Crustacés *Gammarus zaddachi*, *Microprotopus maculatus*, *Atylus swammerdami*, *Corophium sextonae*, *Plisidia longicornis* ; les Mollusques *Abra alba*, *Macoma balthica*, *Mya truncata*, *Mysella bidentata*, *Onchidoris bilamellata*.

Dans les séries immergées au printemps, été et début automne (A, B et C), les groupes numériquement dominants sont, par ordre décroissant, les Polychètes, les Crustacés et les Mollusques. Dans celles immergées à la fin de l'automne et en hiver (D et E), les Mollusques dominent les Crustacés, comme dans le milieu naturel environnant. Dans toutes les séries, les polychètes dépassent toujours 55% du peuplement total (tous groupes compris), (Fig. 101).

Environ 70% des espèces qui colonisent les modules le font à des stades post-larvaires ou juvéniles. Le groupe trophique dominant est celui des dépositivores de surface et subsurface. Au cours du temps, les Polychètes sédentaires tubicoles augmentent de densité ; ils possèdent probablement un avantage écologique sur les formes mobiles et libres, étant mieux protégés contre les prédateurs.

L'évolution des indices de similarité (réalisés mais non inclus dans cette thèse) montre que l'affinité entre les peuplements naturel et expérimental augmente progressivement : ce dernier ressemble de plus en

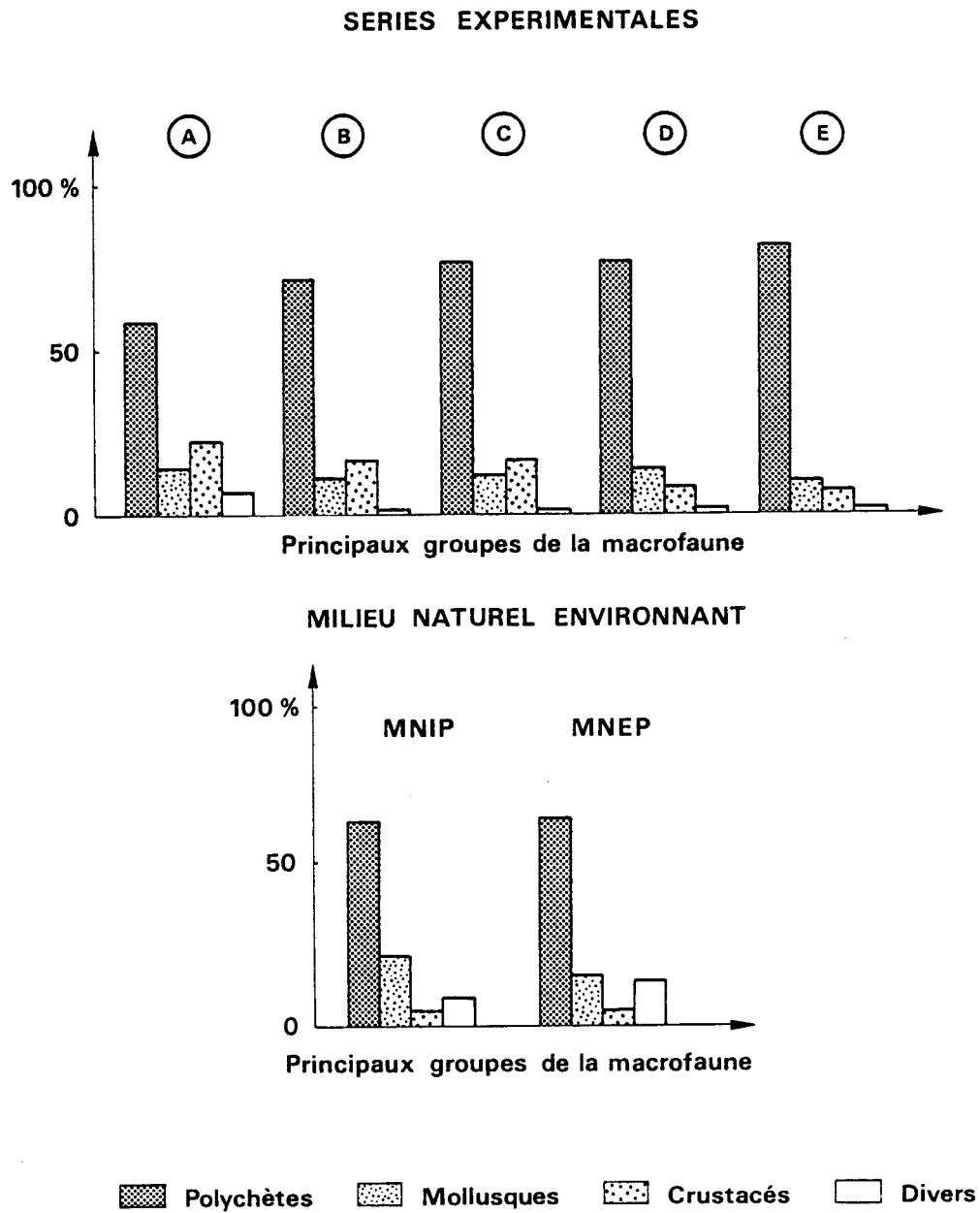


Fig. 101. Evolution saisonnière de l'effectif des principaux groupes de la macrofaune dans le milieu expérimental et dans la communauté naturelle.

plus au peuplement à *Abra alba*.

Les AFC (Chapitre 6.1.2) permettront une description précise des dynamiques de recolonisation et leurs différences suivant les saisons. On peut déjà mentionner que les cinq séries expérimentales étudiées suivent un schéma directeur commun comprenant quatre phases :

1. Une phase de latence pendant laquelle la macrofaune n'apparaît pas encore. Cette période correspond à un retour à des conditions physico-chimiques sinon normales du moins non rhédbitoires. Un système aérobie se rétablit dans les 1 à 2 premiers centimètres du sédiment. On sait, que dans de telles conditions, la couche bacterio-algale superficielle se développe suffisamment pour favoriser après un certain délai, l'installation des premières espèces colonisatrices (TUFIL, 1987). Cette phase se caractérise par des Eh toujours très négatifs (- 200 à - 350 mV), un pH légèrement acide (6,6 à 7,5) et des teneurs en métaux lourds encore élevés, mais diminuant progressivement. Cette phase est présente également en Méditerranée (voir 3ème Partie), mais elle est ici étonnamment plus courte : de l'ordre de 2 à ⁴/₅ semaines, au lieu de 2 à 3 mois.

2. L'apparition d'une communauté pionnière. Les évènements précédents permettent l'arrivée des premières espèces, très opportunistes, *Capitella capitata* arrive très tôt. Le Eh continue à augmenter et les métaux lourds à être relargués, permettant à d'autres espèces opportunistes d'apparaître à leur tour : *Spio filicornis*, *Pygospio elegans*, *Scoloplos armiger*, *Cirratulus cirratus*, etc.

Les espèces responsables de cette première colonisation dépendent en grande partie de la saison, et précisément du contenu de la masse d'eau sus-jacente, à la date de la pose des modules, en larves et postlarves planctoniques d'espèces capables de subsister dans le sédiment encore très perturbé.

Au cours de cette phase les individus sont relativement dispersés et les relations inter et intraspécifiques sont faibles. La structure générale du peuplement est simple.

Ces espèces opportunistes effectuent une "bioturbation" qui va jouer un rôle primordial pour des phases suivantes de la succession : elle rend possible l'arrivée des espèces suivantes (Tableau 49).

TABLEAU : 49 LES ESPECES OPPORTUNISTES RENCONTREES DANS LES SERIES EXPERIMENTALES, PAR ORDRE D'ABONDANCE DECROISSANTE

| Immersion : printemps, été et début de l'automne | | | Immersion : hiver | |
|--|--|---|--|---|
| (A) 15/4/85 à 14/11/85 | (B) 4/7/85 à 9/12/85 | (C) 18/10/85 à 12/4/86 | (D) 14/11/85 à 5/7/86 | (E) 20/2/86 à 5/7/86 |
| Capitella capitata Polydora ciliata Phyllodoce groenlandica Scoloplos armiger | Capitella capitata Scoloplos armiger Nereis longissima Harmothoë lunulata | Capitella capitata Scoloplos armiger Spio filicornis Phyllodoce groenlandica | Scoloplos armiger Capitella capitata Harmothoë lunulata Spio filicornis | Scoloplos armiger Capitella capitata Phyllodoce groenlandica Pectinaria koreni |
| Pisidia longicornis Abra alba | Pisidia longicornis Mysella bidentata | Microprotopus maculatus Mysella bidentata | Microprotopus maculatus Onchidoris billamelata Mya truncata | Microprotopus maculatus Onchidoris billamelata Mya truncata |

3. Le développement d'une communauté intermédiaire. Lors de cette troisième phase on constate que les paramètres physico-chimiques du sédiment continuent à s'améliorer tout en restant encore défavorables pour les espèces les plus sensibles.

L'abondance et la diversité spécifique augmentent, ainsi que la diversité des régimes alimentaires - surtout parmi les Polychètes. Après les Polychètes opportunistes, apparaissent *Eumida sanguinea*, *Harmothoe lunulata*, *Pholoë minuta*, *Phyllodoce mucosa*, *Pectinaria koreni* ; des Crustacés (surtout amphipodes) et des Mollusques (*Microprotopus maculatus*, *Gammarus zaddchi*, *Atylus swammerdami*, *Bodotria scorpioides*, etc. et les bivalves *Abra alba*, *Macoma balthica*, *Mysella bidentata*, *Mya truncata*, etc. ; les proportions varient selon les saisons).

Les interactions inter et intra-spécifiques augmentent, leurs réseaux deviennent plus complexes : la compétition s'instaure. En résumé, on constate dans cette phase intermédiaire la mise en place d'un peuplement jeune et diversifié.

Il est intéressant de mentionner qu'à cette phase, la reproduction de plusieurs espèces a été constatée. On a observé en effet des adultes sexuellement mûrs (téguments distendus par une quantité importante d'oeufs) de *Capitella capitata*, *Polydora ciliata*, *Pholoë minuta*, *Lanice conchilega* et *Spio filicornis*. Cela montre que le milieu était déjà redevenu favorable pour ces espèces.

4. Enfin, l'installation d'une communauté finale voisine de celle du milieu naturel environnant (communauté à *Abra alba*). Cette communauté est dominée par les dépositores de surface et de subsurface ; les espèces tubicolés sont abondantes. Certaines espèces opportunistes persistent mais en diminuant leurs effectifs (*Capitella capitata*, *Polydora ciliata*, *Scoloplos armiger*, etc.).

Le Eh est devenu faiblement négatif, et même dans certains cas positif (+ 40 mV), le pH est devenu légèrement basique et les teneurs en métaux lourds ont diminué significativement.

4.2. Différences saisonnières

La recolonisation semble s'effectuer à partir d'un stock d'espèces appartenant à la communauté à *Abra alba* ; elle varie selon les conditions saisonnières. La composition spécifique est relativement similaire dans les 5 séries expérimentales, néanmoins des différences significatives d'abondance et dominance existent. Un ensemble de facteurs physiques et biologiques (par exemple, le niveau de ressources alimentaires, la resuspension, la sédimentation, les périodes de reproduction...) influencent différemment suivant les saisons, les séquences de succession. On constate ainsi des "scénarios" distincts selon la saison d'immersion. Les analyses multivariées (A.F.C.) nous permettront de caractériser précisément ces différents "scenarios" (voir chapitre 6). Le tableau 49 donne les principales espèces opportunistes, par ordre d'importance, des 5 séries expérimentales. D'autre part, le tableau 50 donne la liste des espèces qui ne sont apparues que dans une série. En ce qui concerne les différents groupes zoologiques, voir les figures 80 à 84.

4.3. Description détaillée par série expérimentale

Série A (du 15 avril au 14 novembre 1985 : 30,3 semaines)

On constate dès le premier relevé (16 jours après l'immersion) la présence de 5 espèces opportunistes : d'abord les Polychètes : *Capitella capitata* (la plus abondante) suivie par *Spio filicornis*, *Pygospio elegans*, *Cirratulus cirratus* (uniquement juvéniles) et le Cumacé *Dyastilis bradyi*, ces 4 dernières restant en nombre peu élevés.

Capitella est plus représenté par des adultes que par des juvéniles : le repeuplement a probablement lieu plus par migration d'individus adultes que par fixation de larves. La situation se maintient jusque mi-septembre, date à laquelle on trouve au contraire plus de juvéniles que d'adultes ; dans les derniers relevés (novembre) on trouve à nouveau une prédominance d'adultes, provenant sans doute de la colonisation de septembre par les juvéniles (les femelles sont plus abondantes que les mâles). En fin de série (octobre, novembre 1985) les effectifs de *Capitella* des modules sont supérieurs à ceux du milieu naturel environnant.

Après une phase préparatoire d'environ 5 semaines on trouve

TABLEAU 50. ESPECES PROPRES A CHAQUE SERIE EXPERIMENTALE.

| SERIE A | SERIE B | SERIE C | SERIE D | SERIE E |
|--|---|-----------------------|---|---|
| 15/4/85 à 14/11/85 | 1/7/85 à 9/12/85 | 18/10/85 à 12/4/85 | 14/11/85 à 5/7/86 | 20/2/86 à 5/7/86 |
| Paronis cf. fulgens Yontacuta ferruginosa Prothoe poseidonis Hypopolyte varians Portumnus latipes Inachus phalangium Cphiura albida Echinocardium cordatum Golfingia vulgata | Exogone gemmifera Yelita palmata Golfingia elongata | Pas d'espèces propres | Chaetozone setosa Arenicola marina Phyllodoce laminosa Cirratulidae indet. Eusyllis sp. Syllis gracilis Thelepus setosus Cardium edule Venerupis pullastra Venerupis sp. Ampelisca typica Leucothoe incisa Lysianassidae ind. Parajassa pelagica Eurydice affinis Idotea balthica Alcyonidium digitatum Laomedea sp. Membranipora membranacea Nemertes ind. Solea soiea | Heterocirrus alatus Eulalia punctifera Nereis pelagica Gammaropsis maculata Leptomysis linguura |

Scoloplos armiger, *Polydora ciliata*, *Phyllodoce groenlandica* et l'Oligochète *Clitellio arenarius* en densités relativement importantes.

Scoloplos armiger débute sa recolonisation quand les densités de cette espèce dans le milieu naturel sont élevées ($\approx 100/0,1 \text{ m}^2$, voir Fig. 85). Elle se maintient dans les modules jusqu'à la fin de la série, mais ne dépassant jamais les valeurs d'abondance du milieu naturel.

Polydora ciliata colonise en juillet, au moment où il y a beaucoup des larves et juvéniles dans le milieu naturel, et ne se maintient que jusqu'en septembre, alors que l'abondance dans le milieu naturel, est importante jusqu'à la fin de l'automne.

Phyllodoce groenlandica apparaît brutalement, puis se maintient en nombre, jusqu'à fin juin (époque de reproduction) ; puis elle décroît progressivement, les derniers modules relevés présentant des effectifs inférieurs à ceux du milieu environnant. La colonisation par cette espèce se fait essentiellement à partir des larves.

Si on veut situer le phénomène de recolonisation observé par rapport aux modèles suggérés par CONNELL et SLATYER (1977), on peut considérer d'abord la phase de préparation pendant laquelle le seul colonisateur de ce milieu vierge et riche en matière organique (9,7 %) est *Capitella capitata*. Les 3 autres opportunistes continuent à exploiter ce milieu et ces premières espèces modifient le sédiment : ils l'oxygénisent par bioturbation suscitant l'oxydation de la matière organique et le développement d'un film bactério-algal, facilitant l'arrivée d'autres espèces et individus de sorte que ce peuplement pionnier augmente d'abondance et se diversifie. On constate donc, dans cette première étape de la colonisation, le modèle de facilitation de CONNELL et SLATYER.

Après 9 à 10 semaines a lieu, une deuxième vague de colonisation, constituée par *Abra alba*, *Phyllodoce groenlandica*, *Phyllodoce mucosa*, *Eumida sanguinea*, *Harmothoë lunulata*, *Pholoë minuta*, *Sthenelais boa*, *Pectinaria Koreni*, *Lanice conchilega*, *Nereis longissima*, *Nephtys hombergii*, les Amphipodes *Gammarus zaddachi*, *Microprotopus maculatus*, *Ampelisca brevicornis* et *Bathyporeia elegans*.

Les 2 derniers mois de l'expérience (fin d'automne) on constate une colonisation tardive par les Annélides *Spiophanes bombyx*, *Notomastus latericeus*, *Magelona papillicornis* ainsi que les Crustacés *Caprella linearis*, *Eualus occultus*, *Pisidia longicornis*, *Pilumnus hirtellus*, *Crangon crangon* et *Jassa falcata*.

Nous n'avons pas constaté les deux derniers modèles de CONNELL et SLATYER (1977) : tolérance et inhibition.

Série B (du 4 juillet au 9 décembre 1985 : 22,8 semaines)

La phase de latence de cette série est relativement courte puisque 20 jours après l'immersion on trouve déjà quelques Polychètes dans le milieu expérimental. On décèle parmi les espèces pionnières : *Capitella capitata*, *Nereis longissima*, *Pectinaria koreni*, *Lanice conchilega*, *Microprotopus maculatus* (cette dernière par migration d'adultes).

Le stock d'espèces opportunistes a donc changé : la seule espèce qui se maintient est *Capitella*, ubiquiste connu, avec des effectifs importants, constitués par plus d'adultes que de juvéniles (10,2% de juvéniles). A partir de la 9ème et de la 10ème semaine d'immersion, on constate l'arrivée de *Cirratulus cirratus*, *Phyllodoce groenlandica*, *Eumida sanguinea*, *Microprotopus maculatus* et *Caprella linearis*. Plus tard dans la succession (alors que le taux global des polluants métalliques a diminué et que le Eh devient moins négatif), on observe une troisième vague de colonisation effectuée par (pour s'en tenir aux Polychètes dominantes) *Spiophanes bombyx*, *Polydora ciliata*, *Aonides oxycephala*, *Pygospio elegans*, *Scoloplos armiger* (qui augmente progressivement pour atteindre des effectifs importants dans les derniers modules), *Spio filicornis*, *Harmathoë lunulata*, *Pholoë minuta* et *Eusyllis assimilis*.

Les Mollusques pour leur part débutent la recolonisation du sédiment expérimental à partir de la 14ème semaine d'immersion, avec les Bivalves *Abra alba* et *Mysella bidentata*. Un mois plus tard on constate l'arrivée de *Macoma balthica*. Il semblerait que la colonisation des Mollusques se soit réalisée essentiellement à partir des larves méroplanctoniques et de juvéniles (probablement encore facilement déplacés par l'hydrodynamisme local). En effet *Abra alba* et *Macoma balthica* ne comprennent que des juvéniles. Le seul cas où on trouve plus d'adultes que de jeunes est *Mysella bidentata*, forme de très petite taille sans doute facilement déplacée par l'hydrodynamisme.

Certains Décapodes arrivent aux modules vers la 14ème semaine : *Pisidia longirostris*, *Carcinus moenas*, *Pilumnus hirtellus*, la plupart sont juvéniles, et néanmoins déjà prédateurs.

Série C (du 18 octobre 1985 au 12 avril 1986 : 25,3 semaines)

La phase de latence pour cette série est d'environ 25 jours. Dans les premiers modules relevés, on observe, une fois de plus, l'opportuniste par excellence, *Capitella capitata* (juvéniles et adultes), suivi par ordre d'abondance décroissante par *Scoloplos armiger*, *Nereis longissima*, *Nephtys hombergii* et *Magelona papillicornis* ainsi que l'Amphipode *Microtopopus maculatus* (migration d'adultes*).

Puis, suite à l'installation d'une communauté pionnière, environ un mois après l'immersion on assiste à une diversification du peuplement expérimental. Parmi les espèces qui ont besoin d'une plus grande complexité (hétérogénéité) du substrat et des Eh moins négatives, donc d'une période préparatoire, on trouve après 7 semaines d'immersion : les Polychètes *Spiophanes bombyx*, *Phyllodoce groenlandica*, *Spio filicornis*, *Pholoë minuta* et le Bivalve *Mysella bidentata*. Un peu plus tardivement dans la succession on verra apparaître *Notomastus latericeus*, *Eumida sanguinea* (surtout juvéniles, adultes peu abondants), *Harmothoë lunulata* (essentiellement juvéniles), *Owenia fusiformis* ; l'Amphipode *Orchomene nana* et le Crustacé *Macropipus holsatus*.

Le peuplement des modules ressemble de plus en plus à la communauté à *Abra alba*, environnant le site expérimental.

Série D (du 14 novembre 1985 au 5 juillet 1986 : 33,3 semaines).

C'est une des séries les plus complètes car elle comporte plusieurs replicats, ainsi qu'une étude de variabilité à partir de 10 modules récupérés le même jour et analysés séparément. D'autre part, elle a été suivie pendant environ 8 mois.

La phase de latence est de l'ordre de 3 semaines. Après 24 jours d'immersion, parmi les pionnières, on constate *Scoloplos armiger* *Pygospio elegans*, *Capitella capitata*, *Lanice conchilega* (ces 4 espèces uniquement représentées par des adultes), *Nephtys hombergii* (adultes et juvéniles) et *Cirratulus cirratus* (juvéniles).

* ZAJAC et WHITLATCH (1982), et DE WITT (1987) constatent aussi que les Amphipodes colonisent généralement par migration d'adultes, ex. *Microdeutopus gryllotalpa*.

Les Mollusques débutent avec des formes juvéniles de *Tellina fabula* et *Abra alba*. Parmi les Amphipodes opportunistes on trouve *Gammarus zaddachi*.

Après cette phase d'environ 2 mois, de préparation et de stabilisation du milieu, on observe une augmentation progressive de l'effectif et de la diversité spécifique dus à l'arrivée des Polychètes *Spio filicornis*, *Polydora ciliata*, *Phyllodoce groenlandica*, *Harmothoë lunulata*, *Syllis gracilis*, *Nephtys cf. hombergii* (uniquement des post-larves et juvéniles) ; des Amphipodes *Ampelisca brevicornis*, *Pontocrates altamarinus*, *Microprotopus maculatus* (adultes et plusieurs femelles avec oeufs), *Corophium insidiosum*, *Parajassa pelagica* ; le Cumacé *Dyastilis bradyi* ; des Décapodes *Eualus occultus*, *Crangon crangon*, etc.

Des *Lanice conchilega* colonisent ensuite le milieu expérimental. Ils construisent des tubes fixés aux parois intérieures des modules (voir Fig. 144) et créent ainsi un milieu plus consolidé favorisant l'arrivée d'autres espèces (fait également observé par WHITLATCH, 1984). Cette dynamique correspond au modèle de facilitation de CONNELL et SLAYTER (1977).

Dans une phase intermédiaire (Avril 1986), on a recensé des juvéniles de *Nephtys sp.* et de *Nephtys hombergii*, le Nudibranche *Onchidoris bilamellata* (juvéniles uniquement), les Amphipodes *Atylus swammerdami*, *Lysianasidae* indet., *Ampelisca typica*, *Cerianthus lloydi* (juvéniles), *Sagartia troglodites*, *Cerebratulus sp.* (uniquement juvéniles), *Oerstedtia dorsalis* ainsi que quelques poissons : *Pholis gunellus* et *Solea solea* juvéniles. Il est probable que ces deux dernières espèces trouvent dans les modules plus un site riche en nourriture qu'une niche écologique adaptée à des besoins précis.

La succession continue ensuite et, à partir de mai, on observe la colonisation par *Nerine cirratulus*, *Magelona papillicornis*, *Notomastus latericeus* (essentiellement des juvéniles), *Phyllodoce laminosa*, *Scalibregma inflatum*, *Arenicola marina* (stade Clymenides uniquement), *Lepidonotus squamatus*, *Owenia fusiformis*, *Pectinaria koreni* et *Urothoë brevicornis* (cette dernière seulement représentée par des juvéniles).

Série E (du 20 février au 5 juillet 1986 : 19,5 semaines)

Pour cette série on ne peut pas préciser la durée de la période de latence en raison des événements météorologiques qui nous ont empêchés de sortir en mer en mars 1986. Les premiers relevés ont été effectués 50 jours après l'immersion (début avril 86).

Parmi les espèces constituant la communauté pionnière, on constate *Cirratulus cirratus*, *Spiophanes bombyx*, *Capitella capitata*, *Harmothoë lunulata*, *Nephtys hombergii*, *Microtopus maculatus* et *Corophium sextonae*.

Après une période d'environ 2 mois (63 jours), on assiste à l'arrivée d'un deuxième groupe d'espèces parmi lesquelles *Scoloplos armiger*, *Spio filicornis*, *Phyllodoce groenlandica* (au départ uniquement des adultes), *Eumida sanguinea*, *Eteone longa*, *Abra alba*, *Ampelisca brevicornis*, *Corophium insidiosum*, *Crangon crangon* (juvéniles).

Après 3 mois d'immersion, on constate encore l'arrivée de nouvelles espèces, complètement absentes des modules précédents : *Polydora ciliata* (d'abord par migration d'adultes et juvéniles, puis on constate des femelles mûres qui se reproduisent dans les modules : présence de post-larves), *Magelona papillicornis*, *Sthenelais boa*, *Syllis sp.*, *Nereis longissima*, *Lanice conchilega*, le Mollusque *Macoma balthica* (essentiellement des juvéniles), les Amphipodes *Atylus swammerdami*, *Amphitoë rubricata* ; les Crustacés *Pisidia longicornis*, *Pseudocoma longirostris* et la Nemerte *Lineus bilineatus*.

4.4. Interprétation des variations saisonnières de la séquence de recolonisation

Nous venons de constater que les successions d'espèces et les phases de latence varient selon les périodes de l'année. Les différents scénarios peuvent apporter une information utile à la compréhension de la dynamique des communautés de fonds meubles.

Deux types de facteurs influencent les séquences de la succession écologique : les facteurs biotiques et les facteurs abiotiques. Ces deux facteurs agissent simultanément, rendant complexe l'analyse du phénomène de recolonisation. Jusqu'à maintenant les travaux sur ce sujet en benthos n'ont pas réussi à prouver si les séquences dépendent des interactions biologiques entre espèces ou simplement résultent de l'ensemble des réponses des espèces (ou groupes d'espèces) au milieu perturbé par différents facteurs abiotiques évoluant avec le temps (WATZIN, 1986).

La disponibilité des larves d'invertébrés benthiques et les conditions abiotiques du milieu vont déterminer les stocks d'espèces pionnières qui coloniseront le milieu expérimental. Nous avons vu en effet que dans chaque scénario, un processus de recolonisation s'amorce à partir d'un stock de larves et d'adultes abondants dans le milieu environnant. La reproduction des espèces et la disponibilité des larves sont directement liées à la saison (ZAJAC et WHITLATCH, 1982a ; BOSSELMAN, 1988), en conséquence, l'ordre d'arrivée comme l'ordre d'abondance des espèces (ainsi que la prédominance des adultes ou des postlarves et juvéniles) changent selon la saison d'immersion et la date de récupération des modules (Fig. 126 à 130).

Ces espèces opportunistes vont envahir rapidement les modules, microbiotopes vierges. Leur cycle de vie rapide leur permettant d'exploiter rapidement et avec efficacité les diverses niches écologiques disponibles*

* Stratégie "r" : fécondité élevée, plusieurs reproduction par an, croissance rapide, tolérance vis-à-vis des perturbations, capacité de dispersion importante, etc., (GRASSLE et GRASSLE, 1974 ; Mc CALL, 1977).

Nous avons observé dans nos modules, au cours des successions de peuplement, le "continuum r-K". Il y a remplacement progressif des espèces pionnières à stratégie "r", par des espèces des phases plus tardives, à stratégie "K" : plus grande longévité ; larves moins nombreuses mais lécitotrophes, émises de façon répétitive pendant plusieurs années (alors que les opportunistes se reproduisent généralement une seule année puis meurent), espèces compétitivement supérieures mais exigeant un milieu plus constant.

Deux hypothèses s'opposent sur l'interprétation de ces premières dominances : GRASSLE et SANDERS (1973) suggèrent que les espèces possédant des taux de reproduction élevés et une dispersion larvaire importante peuvent coloniser rapidement le milieu environnant de façon à éviter la compétition avec les espèces caractéristiques des étapes plus avancées de la succession, souvent compétitivement supérieures. THISTLE (1981), au contraire, propose l'idée que les opportunistes colonisent tôt dans la succession, non pour éviter la compétition, mais en réponse à une ressource particulièrement abondante ou à un autre signal chimique ("chemical cue" : par exemple matière organique, H_2S , nourriture etc.), liés à la perturbation et sans aucune relation avec le phénomène de compétition.

Dans nos résultats, *Capitella* et *Scoloplos* semblent répondre à l'abondance des matières organiques ainsi qu'à la présence de H_2S dans le sédiment expérimental. D'après CHESNEY (1984) et CUOMO (1985), la présence de matière organique serait un signal chimique capable de déclencher le recrutement des *Capitella* et, selon DAHL et al. (1971), le H_2S iduirait l'installation des larves de *Scoloplos*. Les larves et juvéniles peuvent s'installer dans les modules grâce à trois mécanismes simultanés :

a) transport passif au même titre que les particules sédimentaires ;
 b) choix actif du substrat en fonction de préférences particulières ; (la part respective prise par ces deux premiers mécanismes dépend de l'hydrodynamisme local et du comportement natatoire des larves, très variable selon les espèces MILEIKOVSKY, 1973 ; STRATHMANN, 1974 ; BUTMAN, 1986, 1987 ; BUTMAN et al., 1988 a et b).

c) présence ou absence d'autres organismes benthiques pouvant réguler le succès de la colonisation larvaire. Selon les espèces colonisantes et les espèces déjà en place, on peut constater un des trois modèles de CONNEL et SLATYER (1977) ; tolérance, facilitation, inhibition.

Suite à la colonisation par une communauté opportuniste, les interactions biotiques s'exerçant durant les premières semaines de colonisation vont déterminer la direction prise par la succession écologique. Ces interactions incluent des rapports de compétition, des

prédations et des interactions indirectes par l'intermédiaire des modifications du milieu telles que son oxygénation grâce à la bioturbation, la consolidation et le changement de texture du sédiment etc. Elles vont structurer la communauté et permettre dans certains cas d'arriver à un "équilibre dynamique" (sensu GRAY et CHRISTIE, 1984). Nous verrons que cet "équilibre" est voisin de la composition de la communauté naturelle environnante avec cependant des différences significatives que nous tenterons d'expliquer.

Parmi les facteurs imprimant une direction aux évolutions de peuplement, il faut compter la prédation et la compétition interspécifique, qui vont structurer la communauté. Par exemple *Nephtys hombergii* s'installe dans des sédiments contenant déjà des quantités importantes de *Scoloplos armiger*, dont la densité diminue lorsque celle des *Nephtys* augmente. On observe également l'arrivée de *Nereis longissima*, *Phyllodoce mucosa*, *Harmothoë lunulata*, *Sthenelais boa*, carnivores se nourrissant des jeunes stades des espèces ayant colonisé les modules. Dans l'ensemble, les opportunistes diminuent en nombre mais ne disparaissent pas. Au laboratoire j'ai pu observer *N. hombergii* avalant des jeunes *S. armiger*. SCHUBERT et REISE (1986) ont constaté que les *N. hombergii* adultes réduisent considérablement les abondances de *Heteromastus filiformis* et *S. armiger* dans la Mer du Nord (Ile de Sylt).

D'autres interactions enfin consistent en des facilitations ou inhibitions par une espèce, de l'installation d'une autre espèce :

Une corrélation négative observée a lieu entre l'opportuniste *Capitella capitata* et des Spionidae tubicoles (*Polydora ciliata*, *P. ligni*, *Spio filicornis*, *Pygospio elegans*). La bioturbation créée par *Capitella* semble perturber les jeunes vers tubicoles, récemment installés. En ce qui concerne la facilitation, elle a été observée entre *Mya truncata*, *Mytilus edulis* et *Lanice conchilega* ; les deux premières espèces ont pu s'installer dans les modules, attachés aux tubes construits par les Polychètes (ainsi, elles ont trouvé un substrat et ne s'enfoncent pas dans la vase).

5. Renseignements complémentaires sur la structure trophique et le rôle des jeunes stades benthiques

5.1. Régimes alimentaires et groupes trophiques prédominants.

Les études concernant les habitudes alimentaires de la macrofaune benthique sont nombreuses. Une des meilleures revues synthétiques effectuées à ce jour est celle de FAUCHALD et JUMARS (1979). Dans les années 1950, THORSON et autres auteurs (LEVIN, 1980 ; DAUER et al., 1981 ; MAURER et al., 1979 ; DAUER, 1983 ; LEVINTON et al., 1984, etc.) ont utilisé les groupes trophiques pour tenter de caractériser les assemblages benthiques.

Nous avons analysé et décrit (en nous servant d'une bibliographie abondante) quelques uns des régimes et modes alimentaires d'espèces rencontrées lors de notre expérimentation. Les renseignements sont récapitulés au tableau 51.

Dans les deux milieux étudiés : les "dépositivores" (deposit-feeders) de surface et sub-surface sont les plus abondants - ce qui paraît logique puisque la zone d'accueil ainsi que les sédiments des modules sont vaseux et riches en matière organique (surtout en ce qui concerne les sédiments expérimentaux qui contiennent : 8 à 12 % de M.O.).

Les premiers organismes colonisateurs sont, dans les 5 séries expérimentales, des dépositivores de surface et de sub-surface : *Capitella capitata*, *Scoloplos armiger*, *Polydora ciliata*, *Spio filicornis*, *Cirratulus cirratus*, *Owenia fusiformis* ; les amphipodes *Microtopopus maculatus* ; oligochètes *Clitellio arenarium* et les bivalves *Macoma balthica*, *Abra alba*, *Tellina fabula*. Plus tard dans la succession écologique, on observe l'arrivée de carnivores tels que *Harmothoe lunulata*, *Nephtys hombergii*, *N. cirrosa*, *Pholoë minuta*, *Glycera convoluta*, *Phyllodoce groenlandica*, *P. mucosa*, *Eumida sanguinea*, *Cerianthus lloydi*, *Onchidoris bilamellata*, etc. et les omnivores : *Nereis longissima*, *Ophiura albida*, *Eualus occultus*, *Crangon crangon*, *Pisidia longicornis*, *Carcinus maenas*, etc. et enfin quelques espèces suspensivores : *Venerupis pullastra*, *V. rhomboides*, *Spisula subtruncata*, *Cultellus pellucidus*, *Sabella pavonina*, *Polydora ligni*, *Pomatoceros triqueter*, etc.

TABLEAU 51. REGIMES ET MODES ALIMENTAIRES D'ESPECES RENCONTREES LORS DE NOTRE EXPERIMENTATION.

| ESPECES | REGIMES ALIMENTAIRES | BIBLIOGRAPHIE |
|--------------------------------|--|---|
| POLYCHETES | | |
| CAPITELLIDAE | | |
| <i>Capitella capitata</i> | Tubicoles. Dépositives, non sélectives de sub-surface. Coprophage. Peut prendre des amines dissoutes du milieu environnant | Fauchald & Jumars, 1979 |
| <i>Notomastus latericeus</i> | Juveniles tubicoles, adultes libres. Dépositives non sélectives. | Gaston, 1987 |
| <i>Heteromastus filiformis</i> | Dépositive, tubicole sub-surface | Whitlatch, 1980 |
| ORBINIIDAE | | |
| <i>Scoloplos armiger</i> | Dépositives, non sélectives de sub-surface | Beukema, 1987 Rice et al, 1986 |
| PARAONIDAE | | |
| <i>Paraonis fulgens</i> | Dépositives de surface, non sélectives Consomment aussi des diatomées | |
| CIRRATULIDAE | | |
| <i>Cirratulus cirratus</i> | Dépositive de surface | Desrosières et al., 1986 |
| <i>Chaetozone setosa</i> | Dépositive sélective, de surface. Profite du film superficiel chargé de M.O. et de fortes biomasses bactériennes associées aux débris organiques, fèces et pseudofèces de sa propre population. | Hily, 1983 |
| ARENICOLIDAE | | |
| <i>Arenicola marina</i> | Dépositive de surface. Semi-sessile | |
| OPHELIIDAE | | |
| <i>Ophelia rathkei</i> | Dépositive non-sélective | Fauchald & Jumars, 1979 |
| SCALIBREGMIDAE | | |
| <i>Scalibregma inflatum</i> | Constructeur de terriers, non tubicole. Dépositives non-sélectif | |
| PHYLLODOCIDAE | | |
| <i>Phyllodoce mucosa</i> | Carnivores (petits invertébrés) Cannibalisme répandu | Whitlatch, 1980 |
| <i>Phyllodoce laminosa</i> | " " " | Fauchald & Jumars, 1979 |
| <i>Phyllodoce groenlandica</i> | " " " | |
| <i>Eumida sanguinea</i> | Carnivores, non tubicole. Probablement en symbiose avec <i>Lanice conchilega</i> . Omnivore. | Maurer et al., 1979 |
| <i>Eteone longa</i> | Carnivore, non tubicole. | Gaston, 1987 |
| <i>Mystides sp.</i> | Mange essentiellement <i>Spio filicornis</i> . | |
| POLYNOIDAE | | |
| <i>Lepidonotus squamatus</i> | Carnivores, pharynx musculaire armé de machoires, Mangent des petits crustacés, échinodermes, polychètes, gastéropodes, hydroïdes. Les larves quand planctotrophiques se nourrissent du phytoplancton. | Fauchald & Jumars, 1979 |
| <i>Halosydna gelatinosa</i> | <i>L. squamatus</i> mange aussi des algues. | |
| <i>Gattyana sp.</i> | Les palpes sont sensibles aux vibrations, elle attaque uniquement des proies vivantes | |
| <i>Harmothoe lunulata</i> | | |
| <i>Lagisca extenuata</i> | | |
| SIGALIONIDAE | | |
| <i>Sigalion mathildae</i> | Prédateurs carnivores, non tubicoles. Possèdent un pharynx musculaire avec 4 machoires. Mangent des petits invertébrés (polychètes, nématode...) | Fauchald & Jumars, 1979 Desrosiers & Bellan-Santini, 1984 ; Pleijel, 1983. |
| <i>Pholoë minuta</i> | Les larves phytoplanctophages, les adultes sont carnivores à partir du stade nectochète. | Cazaux, 1968 |
| <i>Sthenelais boa</i> | | |
| SYLLIDAE | | |
| <i>Autolytus prolifer</i> | Pharynx cylindrique, souvent armé avec des puissantes structures musculaires de pompage : proventricules | George & Hartman-Schröder, 1985 |
| <i>Eusyllis assimillis</i> | Générallement non-tubicoles, détritatives, consomment aussi des diatomées | |
| <i>Syllis gracilis</i> | Carnivore | Desrosiers & Bellan-Santini, 1984 |
| <i>Exogone gemmifera</i> | Se nourrit des produits reproducteurs d'autres organismes | Rasmussen, 1973 |
| <i>Eusyllis sp.</i> | Mange essentiellement des diatomées. | Fauchald & Jumars, 1979 |
| <i>Syllis sp.</i> | <i>A. prolifer</i> et <i>Syllis sp.</i> sont carnivores (hydroïdes, bryozoaires, petits invertébrés) | |

| | | |
|--|--|---|
| NEREIDAE Nereis longissima Nereis sp. | Construisent des tubes muqueux. Pharynx avec paragnathes. Dépositore de surface Quelques espèces omnivores, mangent des détritux, matière végétale, ou carnivores peu sélectifs. Capables d'absorber la M.O. dissoute. | Fauchald & Jumars, 1979 Woodin, 1977 Stephens, 1975 |
| GLYCERIDAE Glycera convoluta Glycera gigantea | Construisent des terriers Carnivores, présentent des mandibules connectées à une glande, sa sécrétion est toxique pour les petits invertébrés Probablement détritore. Dépositore de sub-surface. | Michel & Kiel, 1975 Dauvin, 1984a Hartmann-Schröder, 1971 |
| NEPHTYIDAE Nephtys hombergii Nephtys cirrosa Nephtys longosetosa | Carnivores vagiles, construisant des terriers. Mangent des petits invertébrés (mollusques, crustacés, jeunes polychètes et nematodes). | Schubert & Reise, 1986 Beukema, 1987 Gaston, 1987 |
| LUMBRINEREIDAE Lumbrinereis impatiens | Carnivores ou nécrophages Cette espèce est aussi herbivore | Fauchald & Jumars, 1979 |
| OWENIIDAE Owenia fusiformis | Tubicoles. Suspensivores (filtreurs), ainsi que dépositores de surface surtout dans les sédiments vaseux. | Fauchald & Jumars, 1979 |
| TEREBELLIDAE Lanice conchilega Nicolea venustula Thelepus setosus Pista sp. Polycirrus medusa | Générallement tubicoles. Filtreurs tentaculés, se nourrissent de détritux, diatomées, algues unicellulaires, petits invertébrés incluant leur larves. Capables d'absorber la matière organique dissoute. Peu mobiles. Suspensivore/Dépositore de surface. Dépositores de surface | Holthe, 1986 Southward & Southword, 1972 |
| PECTINARIIDAE Pectinaria koreni | Tubicoles, dépositores sélectives de subsurface. Mobilité en relation avec la richesse en M.O. du milieu | |
| SABELLIDAE Sabella pavonina | Tubicoles. Filtreurs (diatomées, dinoflagellés, petits invertébrés, phytoplancton). | Fauchald & Jumars, 1979 |
| SERPULIDAE Pomatoceros triqueter | Filtreurs ou suspensivores. Possèdent des tubes calcaires (plancton + détritux) | Fauchald & Jumars, 1979 |
| SPIRORBIDAE Spirorbis bidentatus Spirorbis sp. | Filtreurs tubicoles possèdent une couronne tentaculaire (plancton + détritux) | Fauchald & Jumars, 1979 |
| SPIONIDAE Nerine cirratulus Nerine bonnierii Spio filicornis Polydora ciliata Polydora ligni | Tubicoles, quelques espèces du genre <i>Polydora</i> perforent les substrats calcaires <i>Aonides</i> construit uniquement des terriers. Dépositores de surface, sélectives. Larves se nourrissent du phytoplancton, autres sont lecitotrophiques. A la fois suspensivore et dépositore de surface. Le genre <i>Polydora</i> est partiellement filtreur (organismes planctoniques) : Particules de 30-50 µm-diamètre Particules jusqu'à 600 µm-diamètre <i>P. elegans</i> filtre en constituant un filet muqueux dans son tube <i>S. bombyx</i> : dépositore de surface | Daro & Polk, 1973 Zajac, 1986 Whitlatch, 1980 |
| MAGELONIDAE Magelona papillicornis | Dépositores de surface, mobiles. Construisent des terriers, non-tubicoles. Se nourrissent de détritux, diatomées et petits organismes. Les larves se nourrissent de veligères. | Fauchald et Jumars, 1979 |
| AMPHARETIDAE Ampharete cf. acutifrons | Dépositore de surface | Wolff, 1973 |
| OLIGOCHAETA Clitellio arcinarium | Dépositores de sub-surface. Mangent essentiellement des bactéries et algues (microbiota) | Brinkhurst, 1982 |
| MOLLUSCA CL. GASTROPODA Crepidula fornicata Nassarius reticulatus | Suspensivore Dépositores (algues + détritux) et nécrophages | Graham, 1976 |

| | | |
|--|---|---|
| CL. OPISTHOBRANCHIA Ordre Nudibranchia Onchidoris bilamellata | Carnivores, mangent des anthozoaires, petits bivalves, jeune polychètes, bryozoaires | Thompson & Brown, 1976 |
| CL. LAMELLIBRANCHIA Mytilus edulis Modiolus sp. Mysella bidentata | Suspensivores (filtreurs) detritus, phytoplancton, autres espèces sont dépositives (matière organique + micro-organismes associés). | Desrosiers et al., 1986 Commuto et Boncavage, 1989 |
| Cerastoderma edule Venerupis pullastra Venerupis rhomboïdes Petricola pholadiformis | Suspensivore Suspensivore Suspensivore | Foster-Smith, 1975 |
| Spisula elliptica Spisula subtruncata Macoma balthica Tellina fabula Abra alba Cultellus pellucidus Ensis sp. Mya truncata Barnea candida | Suspensivore Suspensivore Dépositivore de surface Dépositivore Dépositivore de surface Suspensivore | Gilbert, 1977 Amouroux et al., 1989 Teeble, 1966 |
| CL. CEPHALOPODA Sepiola cf. atlantica | Carnivores | |
| CRUSTACEA S.CL. CIRRIPIEDIA Balanus crenatus Elminius modestus S.CL. MALACOSTRACA SUPER O. PERACARIDA ORDRE AMPHIPODA S/O. GAMMARIDEA Orchomene nana Ampelisca brevicornis Ampelisca spinipes Leucothoë sp Sthenothoë moncculoïdes Gammarus zaddachi Melita obtusata Bathyporeia elegans Pontocrates altamarinus | Suspensivores A la fois <u>suspensivores</u> (l'animal crée des circulations d'eau à l'aide de ses antennes et ses pléopodes, ces courants favorisent la capture des aliments qui viennent de la masse d'eau environnante) et <u>dépositives de surface</u> (chez certaines espèces la surface sédimentaire est remise en suspension à l'aide de leurs antennes). Dépositives de sub-surface Régime omnivore (détritus de surface, foraminifères, crustacés, ostracodes) | Lincoln, 1979 |
| Synchelidium maculatum Atylus falcatus Atylus swammerdami Amphithoë rubricata Gammaropsis sp Microprotopus maculatus Corophium arenarium Corophium crassicornis Corophium insidiosum Corophium sextonae Jassa falcata | Suspensivore + détritatives Dépositives de surface " " Dépositives de surface et suspensivore | Sheader, 1978 Desrosiers et al., 1985 ; 1986 |
| S/O CAPRELLIDAE Caprella linearis Phtysica marina Pariambus typicus | Régime omnivore :détritus et petites proies " " | |
| O. ISOPODA Eurydice pulchra Eurydice affinis Idotea baltica | Prédateurs carnivores, consomment des petits invertébrés Drouteurs | Naylor, 1972 Desrosiers et al., 1985 |
| O. TANAIIDACEA Tanaïs cavolini | Détritatives (détritus + microorganismes associés). Les larves (Manca I, II) se nourrissent de diatomées, nematodes et detritus à l'intérieur du tube de la femelle. Dépositives de sub-surface | Desrosiers et al., 1985 Holdich et Jones, 1983 Marchand, 1977 |
| O. CUMACEA Cumopsis sp. Bodotria scorpioïdes Iphinoë trispinosa Pseudocoma longicornis Lampros fasciata Diastylis bradyi | Détritatives, consomment aussi les micro-organismes associés à la matière organique | Jones, 1976 |
| O. MYSIDACEA Gastrosaccus spinifer | Détritatives | Tattersall et Tattersall 1951 |

| | | |
|---|--|--|
| <p>SUPER O. EUCARIDA ORDRE DECAPODA S/O CARIDEA Palaeomon serratus Eualus occultus Pandalina brevirostris Crangon crangon Pontophilus sp.</p> | <p><i>P. serratus</i> → algues, petits crustacés, mollusques, polychètes, bryozoaires, larves de poissons. Omnivores, consomment <i>Mytilus edulis</i>, <i>P. Korenia</i>, <i>Mya truncata</i>, larves de poissons. Les juvéniles sont plus herbivores que les animaux plus âgés. Parmi les proies on a : polychètes, cirripèdes, amphipodes, petits mollusques + M. organique (détrit) <i>C. crangon</i> → petits amphipodes, cumacés, copépodes, polychètes, mollusques ; cannibalisme répandu.</p> | <p>Smaldon, 1979</p> |
| <p>S/O. ANOMURA Galathea squamifera Pisidia longicornis Diogenes pugilator Pagurus bernhardus Cancer pagurus Carcinus maenas</p> <p>Portunus latipes Macropipus holsatus Macropipus pusillus Pilumnus hirtellus Pinnotheres pisum Inachus phalangium Macropodia rostrata</p> | <p>Omnivores : polychètes, amphipodes, mollusques (surtout bivalves), ainsi que de détrit. Préférentiellement carnivores.</p> <p>Jeunes bivalves Crevettes, bivalves, oursins, larves poissons (<i>M. edulis</i>), polychètes.</p> <p><i>M. edulis</i>, autres bivalves, oursins, etc. Carnivores</p> <p>Commensaux</p> <p>Algues ; carnivores (petits crustacés)</p> | <p>Ingle, 1983</p> |
| <p>CL. PYCNOGONIDA Pycnogonum littorale</p> | <p>Mange des anthozoaires, bryozoaires et des détrit.</p> | <p>King, 1974</p> |
| <p>CNIDAIRES CL. HYDROZOAIRE Halecium halecium Obelia geniculata Campanularia sp. Laomedea sp. Sertularia sp.</p> | <p>Carnivores</p> | |
| <p>CTENAIRES Pleurobrachia pileus</p> | <p>Carnivore (essentiellement zooplancton)</p> | |
| <p>NEMATODA Metocholeimus scanicus</p> | <p>Espèce omnivore (détrit, bactéries, diatomées, petits organismes)</p> | <p>Warwick, 1977 Vincx, communication personnelle</p> |
| <p>NEMERTES Lineus bilineatus Cerebratulus fuscus Tetrastemma sp. Oerstedtia dorsalis</p> | <p>Carnivores (turbellariés, nematodes, polychètes, crustacés, mollusques, jeunes poissons). Utilisent aussi les détrit comme source de nourriture</p> | <p>Gibson, 1982</p> |
| <p>SIPUNCULIDA Golfingia elongata Golfingia vulgaris</p> | <p>Dépositives (carbohydrates tels que cellulose et micro-organismes) Associés à <i>Mysella bidentata</i> et <i>Harmothoe lunulata</i> <i>G. vulgaris</i> commensal avec <i>M. bidentata</i> <i>G. elongata</i> avec <i>H. lunulata</i> et <i>M. bidentata</i></p> | <p>Gibbs, 1977</p> |
| <p>BRYOZOAIRE Bowerbankia pustulosa Bowerbankia sp. Alcyonidium gelatinosum Membranipora membranacea Electra pilosa Bugula sp.</p> | <p>Filtreurs (suspensives). Essentiellement du phytoplancton et jeunes larves.</p> | <p>Ryland et Hayward, 1979</p> |
| <p>OSTROCODA Cytheridae indet.</p> | <p>Dépositives (détrit)</p> | |
| <p>COPEPODA HARPACTICOIDA indet.</p> | <p>Suspensives, herbivores (phytoplancton : algues, dinoflagellés, naupli d'autres copépodes, bactéries).</p> | |
| <p>ANTHOZOAIRE Cerianthus lloydi Sagartia troglodites Sagartia sp. Metridium senile Alcyonidium digitatum</p> | <p>Carnivores, consomment des invertébrés (polychètes, olygochètes, petits crustacés)</p> <p>Suspensive</p> | <p>Manuel, 1981</p> |
| <p>TURBELLARIDA Polyclade indet.</p> | <p>Prédateurs carnivores (mangent des organismes morts ou blessés : olygochètes, amphipodes, polychètes). Cannibalisme répandu.</p> | <p>Ball et Reynoldson, 1981 Prudhoe, 1982</p> |

| | | |
|---|---|--|
| <p>ECHINODERMATA CL. ASTEROIDEA Asterias rubens</p> | <p>Carnivore (balanes, gastéropodes, bivalves...)</p> | |
| <p>CL. OPHIUROIDEA Ophiura albida Ophiura texturata Acrocnida brachiata</p> | <p>Régime omnivore composé de deux tiers de détritus et d'un tiers de proies.</p> | |
| <p>CL. ECHINOIDEA Echinocyamus pusillus Echinocardium cordatum</p> | <p>Dépositivore Dépositivore de sub-surface</p> | |
| <p>CHORDATA CL. ASCIDIACEA Clavelina lepadiformis Ciona intestinalis Ascidella aspersa Styela clava Botryllus sp.</p> | <p>Filtreurs (suspensivores), se nourrissent de phytoplancton + détritus.</p> | <p>Millar, 1970 Holmes, 1973</p> |
| <p>VERTEBRATA CL. PISCES O. TELEOSTEI Pomatoschistus minutus Blennius gattorugine Pholis gunellus Pleuronectes platessa Solea solea</p> | <p>Carnivores, les jeunes se nourrissent de plancton, les adultes d'une grande variété d'invertébrés (bivalves, polychètes, amphipodes, sipunculiens, etc.)</p> | <p>Jacquet & Rafacelli, 1989 Le Mao, 1987</p> |

5.2. Rôle des jeunes stades dans la Recolonisation

Afin de déterminer la part de post-larves et juvéniles dans le processus de recolonisation du milieu naturel et expérimental, nous avons calculé, pour les deux milieux, leurs pourcentages, toutes espèces comprises, dans le peuplement échantillonné. Les résultats sont portés sur les graphiques de la figure 102. Ils sont suggestifs : une nette dominance des stades jeunes (jusqu'à 70%, exceptionnellement plus) est toujours observée dans le milieu expérimental en cours de recolonisation, à la différence du milieu naturel où à époque comparable, les adultes dominent. Cela démontre l'importance de la recolonisation des larves dans un milieu où il n'y a pas encore de compétition ni de populations prédatrices, et où la matière organique est abondante.

SANTOS & SIMON (1980) lors d'une étude en Floride (tamisage sur 250 μm) observent qu'après une semaine d'immersion, les jeunes stades benthiques constituent 99,5% des colonisateurs et les adultes seulement 0,5%. Alors que la macrofaune du milieu naturel prélevé mensuellement est constituée de 59% d'adultes et 41% de post-larves et juvéniles.

Cependant, dans les modules, parmi les tous premiers arrivants on constate des adultes, constitués des espèces opportunistes abondantes à l'état adulte dans le milieu d'accueil.

Dans le MNIP (Figure 102, tableau 52) les pourcentages de formes juvéniles dépassent rarement 25% ; cependant on observe deux maxima autour de 30%, en mai 1985 et juin 1986. Les jeunes stades sont très rares pendant toute la période hivernale.

SANTOS et SIMON (1980) lors d'une étude en Floride (tamisage sur 250 μm) observent qu'après une semaine d'immersion, les jeunes stades benthiques constituent 99,5% des colonisateurs et les adultes seulement 0,5%. Alors que la macrofaune du milieu naturel prélevé mensuellement est constituée de 59% d'adultes et 41% de post-larves et juvéniles.

Pour les séries immergées en avril, juillet, octobre et novembre, le pourcentage de post-larves et juvéniles augmente brusquement après une courte période de latence. Dans les trois premières, ce pourcentage chute ensuite, dans les séries A, et C, plus lentement dans la série B. Le pourcentage de jeunes stades de la série E, immergés en février, croît progressivement et non brusquement, probablement à cause de sa mise à

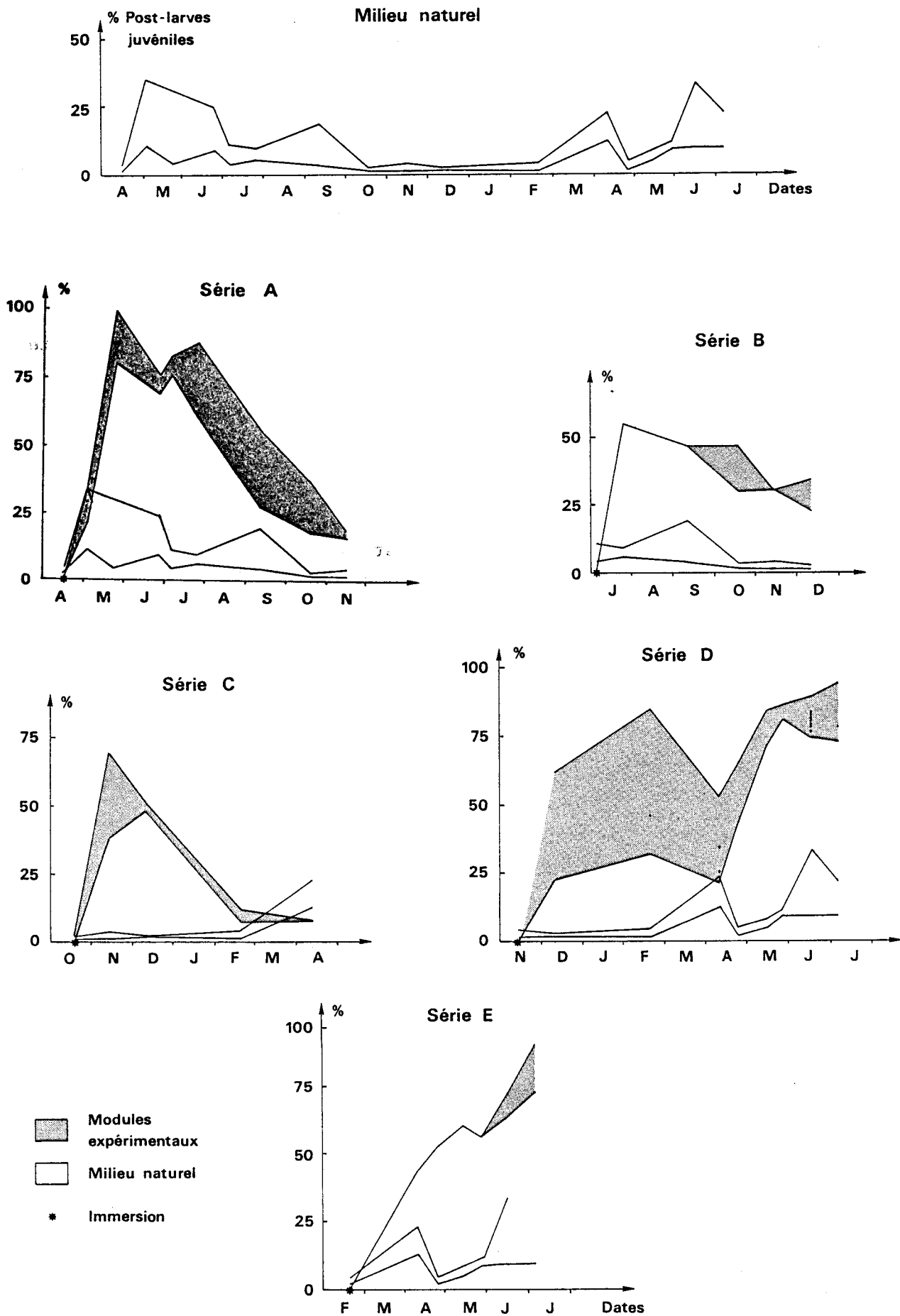


Fig. 102. Comparaison des pourcentages de jeunes stades benthiques (toutes espèces comprises) lors de la colonisation dans le milieu expérimental, et dans le milieu naturel environnant.

l'eau en période hivernale. Les pourcentages des deux séries D et E continuent d'augmenter pendant toutes leurs durées, probablement parce que la recolonisation a lieu l'été pour ces deux séries, alors qu'elle s'achevait en hiver pour les séries précédentes (Tableaux 53 et 54).

Nous en concluons que dans la recolonisation des modules expérimentaux, les post-larves et juvéniles ont joué un rôle prépondérant (après une courte phase de latence) pendant les mois d'été et d'automne. En hiver, la recolonisation est plutôt due à des adultes.

La faiblesse des pourcentages de juvéniles et post-larves dans le milieu naturel par rapport aux pourcentages dans les modules pourrait être due à l'importance de la prédation par des suspensivores (RHOADS et YOUNG, 1970) et autres causes de mortalité telles que la bioturbation etc. dans le milieu naturel.

Les périodes de recrutement observées pour les principales espèces sont récapitulées au Tableau 55.

TABLEAU 52 : NOMBRES ET POURCENTAGES D'ADULTES ET
JEUNES STADES DANS LE MILIEU NATUREL

1er coup de benne

| Echantillon | Dates | Total Individus | Nombre d'adultes | Post-larves et juvéniles | |
|-------------|---------|-----------------|------------------|--------------------------|-------|
| | | | | Nombre | % |
| 1 | 15/4/85 | 195 | 191 | 4 | 2,05 |
| 2 | 3/5 | 725 | 646 | 79 | 10,90 |
| 3 | 23/5 | 465 | 439 | 26 | 5,60 |
| 4 | 26/6 | 1016 | 921 | 95 | 9,35 |
| 5 | 4/7 | 206 | 184 | 22 | 10,7 |
| 6 | 24/7 | 647 | 611 | 36 | 5,56 |
| 7 | 11/9 | 440 | 424 | 16 | 3,63 |
| 8 | 18/10 | 544 | 531 | 13 | 2,40 |
| 9 | 14/11 | 566 | 557 | 9 | 1,60 |
| 10 | 9/12/85 | 358 | 351 | 7 | 1,95 |
| 11 | 20/2/86 | 498 | 477 | 21 | 4,21 |
| 12 | 12/4 | 144 | 126 | 18 | 12,50 |
| 13 | 25/4 | 300 | 287 | 13 | 4,33 |
| 14 | 14/5 | 241 | 222 | 19 | 7,90 |
| 15 | 27/5 | 655 | 595 | 60 | 9,16 |
| 16 | 16/6 | 464 | 421 | 43 | 9,30 |
| 17 | 5/7/86 | 373 | 292 | 81 | 21,71 |

2ème coup de benne

| Echantillon | Dates | Total Individus | Nombre d'adultes | Post-larves et juvéniles | |
|-------------|---------|-----------------|------------------|--------------------------|-------|
| | | | | Nombre | % |
| 1 | 15/4/85 | 312 | 305 | 7 | 2,25 |
| 2 | 3/5 | 364 | 235 | 129 | 35,4 |
| 3 | 23/5 | 700 | 669 | 31 | 4,43 |
| 4 | 26/6 | 747 | 563 | 184 | 24,7 |
| 5 | 4/7 | 966 | 927 | 39 | 4,04 |
| 6 | 24/7 | 525 | 477 | 48 | 9,20 |
| 7 | 11/9 | 370 | 300 | 70 | 18,9 |
| 8 | 18/10 | 557 | 549 | 8 | 1,44 |
| 9 | 14/11 | 413 | 398 | 15 | 3,63 |
| 10 | 9/12/85 | 441 | 432 | 9 | 2,05 |
| 11 | 20/2/86 | 503 | 497 | 6 | 1,20 |
| 12 | 12/4 | 365 | 283 | 82 | 22,46 |
| 13 | 25/4 | 281 | 276 | 5 | 1,78 |
| 14 | 14/5 | 245 | 233 | 12 | 4,90 |
| 15 | 27/5 | 537 | 479 | 58 | 10,80 |
| 16 | 16/6 | 670 | 447 | 223 | 33,30 |
| 17 | 5/7/86 | 417 | 378 | 39 | 9,35 |

TABLEAU 53 : NOMBRES ET POURCENTAGES D'ADULTES ET JEUNES STADES
DANS LES SERIES EXPERIMENTALES

| SERIE A | | | | | SERIE B | | | | |
|--------------|--------------------|---------------------|-----------------------------|-------|--------------|--------------------|---------------------|-----------------------------|-------|
| N° Module | Total individus | Nombre d'adultes | Post-larves et juvéniles | | N° Module | Total individus | Nombre d'adultes | Post-larves et juvéniles | |
| | | | Nombre | % | | | | Nombre | % |
| 1 | 28 | 18 | 10 | 35,70 | 17 | 27 | 12 | 15 | 55,50 |
| 2 | 9 | 7 | 2 | 22,20 | 18 | 53 | 28 | 25 | 47,20 |
| 3 | 15 | 3 | 12 | 80,00 | 19 | 157 | 83 | 74 | 47,13 |
| 4 | 21 | 0 | 21 | 100,0 | 20 | 256 | 180 | 76 | 29,70 |
| 5 | 55 | 17 | 38 | 69,09 | 21 | 303 | 211 | 92 | 30,36 |
| 6 | 100 | 24 | 76 | 76,00 | 22 | 308 | 238 | 70 | 22,70 |
| 7 | 193 | 32 | 161 | 83,40 | 23 | 368 | 236 | 132 | 35,86 |
| 8 | 215 | 52 | 163 | 75,80 | | | | | |
| 9 | 192 | 22 | 170 | 88,50 | | | | | |
| 10 | 166 | 67 | 99 | 59,63 | | | | | |
| 11 | 196 | 85 | 111 | 56,60 | | | | | |
| 12 | 191 | 140 | 51 | 26,70 | | | | | |
| 13 | 205 | 169 | 36 | 17,60 | | | | | |
| 14 | 140 | 88 | 52 | 37,14 | | | | | |
| 15 | 165 | 133 | 32 | 19,40 | | | | | |
| 16 | 247 | 207 | 40 | 16,20 | | | | | |

| SERIE C | | | | |
|--------------|--------------------|---------------------|-----------------------------|-------|
| N° Module | Total individus | Nombre d'adultes | Post-larves et juvéniles | |
| | | | Nombre | % |
| 24 | 77 | 48 | 29 | 37,66 |
| 25 | 49 | 15 | 34 | 69,40 |
| 26 | 24 | 11 | 13 | 54,16 |
| 27 | 74 | 36 | 38 | 51,35 |
| 28 | 96 | 50 | 46 | 47,90 |
| 29 | 217 | 191 | 26 | 11,98 |
| 30 | 259 | 240 | 19 | 7,33 |
| 31 | 201 | 185 | 16 | 7,96 |

TABLEAU 54 : NOMBRES ET POURCENTAGES D'ADULTES ET JEUNES STADES
DANS LES SERIES EXPERIMENTALES (Suite)

| SERIE D | | | | | SERIE E | | | | |
|--------------|--------------------|---------------------|-----------------------------|-------|--------------|--------------------|---------------------|-----------------------------|-------|
| N° Module | Total individus | Nombre d'adultes | Post-larves et juvéniles | | N° Module | Total individus | Nombre d'adultes | Post-larves et juvéniles | |
| | | | Nombre | % | | | | Nombre | % |
| 32 | 13 | 10 | 3 | 23,07 | 59 | 34 | 19 | 15 | 44,11 |
| 33 | 32 | 12 | 20 | 62,50 | 60 | 70 | 33 | 37 | 52,85 |
| 34 | 60 | 9 | 51 | 85,00 | 61 | 142 | 56 | 86 | 60,56 |
| 35 | 51 | 35 | 16 | 31,40 | 62 | 257 | 112 | 145 | 56,42 |
| 36 | 90 | 48 | 42 | 46,70 | 63 | 302 | 110 | 192 | 63,57 |
| 37 | 125 | 82 | 43 | 34,40 | 64 | 459 | 127 | 332 | 72,33 |
| 38 | 158 | 124 | 34 | 21,51 | 65 | 512 | 135 | 377 | 73,60 |
| 39 | 243 | 114 | 129 | 53,08 | 66 | 691 | 62 | 629 | 91,02 |
| 40 | 253 | 189 | 64 | 25,30 | 67 | 519 | 140 | 379 | 73,02 |
| 41 | 258 | 90 | 168 | 65,11 | | | | | |
| 42 | 617 | 348 | 269 | 43,60 | | | | | |
| 43 | 313 | 49 | 264 | 84,34 | | | | | |
| 44 | 504 | 144 | 360 | 71,40 | | | | | |
| 45 | 448 | 87 | 361 | 80,58 | | | | | |
| 46 | 495 | 65 | 430 | 86,86 | | | | | |
| 47 | 432 | 45 | 387 | 89,60 | | | | | |
| 48 | 543 | 138 | 405 | 74,60 | | | | | |
| 49 | 322 | 77 | 245 | 76,08 | | | | | |
| 50 | 611 | 103 | 508 | 83,14 | | | | | |
| 51 | 423 | 74 | 349 | 82,50 | | | | | |
| 52 | 436 | 80 | 356 | 81,65 | | | | | |
| 53 | 444 | 98 | 346 | 77,90 | | | | | |
| 54 | 589 | 112 | 477 | 80,98 | | | | | |
| 55 | 582 | 119 | 463 | 79,55 | | | | | |
| 56 | 302 | 63 | 239 | 79,13 | | | | | |
| 57 | 699 | 150 | 549 | 78,54 | | | | | |
| 58 | 768 | 40 | 728 | 94,80 | | | | | |

6. ANALYSES MULTIVARIEES

Les résultats de nos expériences sont trop complexes pour nous permettre de donner directement une description générale des 5 scénarios de recolonisation, et de les comparer avec l'évolution simultanée du milieu naturel environnant. Des analyses multivariées sont nécessaires pour synthétiser l'information disponible.

Des AFC et des DRF (cf. Méthodologie : 2ème partie, § 8) ont été réalisés à partir des abondances faunistiques des modules expérimentaux et des témoins constitués par les prélèvements en "Milieu Naturel Intérieur du Port" (MNIP), c'est-à-dire à proximité immédiate des modules.

6.1. Analyses Factorielles des Correspondances (AFC)

Les AFC sont effectuées sur les tableaux de contingence croisant les échantillons et les espèces. Les variables sont les abondances des divers taxons inventoriés (par la suite nous dirons, pour simplifier, "espèces"), non transformées.

Rappelons que chaque "point-échantillon" (ou chaque barycentre de plusieurs points-échantillons correspondant à des replicats) représente un *profil faunistique*, c'est-à-dire un ensemble de proportions d'espèces ; tandis que chaque "point-espèce" représente la *courbe de variation d'abondance de l'espèce dans le temps*.

La stratégie adoptée pour l'analyse sera la suivante : nous analyserons d'abord les variations dans le temps présentées par le milieu naturel (MNIP) et le comparerons au MNEP, situé à l'extérieur de l'avant-port. Nous analyserons ensuite les 5 séries expérimentales ensemble. Après ces premières analyses, nous chercherons à comparer le milieu naturel et le milieu expérimental,

- dans un premier temps en effectuant une AFC avec le milieu naturel en actif et les 5 séries expérimentales en supplémentaires ;

- dans un deuxième temps, 5 analyses avec, en actif, le milieu naturel pris aux dates d'une série, et cette série en supplémentaire ;

- enfin 5 analyses inverses, à partir de chaque série en actif et le milieu naturel pendant la période correspondante, en supplémentaire.

Dans les différents cas, nous avons d'abord effectué une analyse avec toutes les espèces, que nous donne la liste des espèces

structurantes et accompagnatrices, seules importantes dans la structure. Puis, pour la clarté de l'exposé, nous avons réalisé et commenté les mêmes analyses, refaites à partir des seules espèces structurantes et accompagnantes. Des essais antérieurs nous ont en effet démontré que le résultat des analyses ne changeait, dans ces conditions, pratiquement pas, au moins pour les premiers axes (DIAZ-CASTANEDA, 1984).

6.1.1. Milieu naturel

L'analyse factorielle du tableau complet du MNIP (167 espèces x 34 échantillons), reproduite ici, nous a donné les espèces structurantes suivantes, marquées par un astérisque :

| <u>ESPECES</u> | <u>ABREVIATION</u> |
|---------------------------|--------------------|
| <u>POLYCHETES</u> | |
| *Aonides oxycephala | A ox |
| *Autolytus prolifer | A pr |
| *Capitella capitata | C ca |
| *Cirratulus cirratus | C ci |
| *Cirratulidae indet. | C in |
| Cirriformia tentaculata | C te |
| Chaetozone setosa | C se |
| Chaetopterus variopedatus | C va |
| *Eumida sanguinea | E sa |
| Eulalia punctifera | E pu |
| *Eusyllis assimilis | E as |
| *Eusyllis sp. | E sp |
| *Eteone longa | E lo |
| Exogone gemmifera | E ge |
| Gattyana cirrosa | G ci |
| Glycera convoluta | G co |
| Harmothoe impar | H im |
| *Harmothoe lunulata | H lu |
| *Heterocirrus alatus | H al |
| *Lanice conchilega | L co |
| Lagisca extenuata | L ex |
| *Lepidonotus squamatus | L sq |
| Lumbrineris impatiens | L im |
| *Magelona papillicornis | M pa |
| Mystides limbata | M li |
| Nerine cf. bonnieri | N bo |
| Nerine cirratulus | N ci |
| *Nereis longissima | N lo |
| *Nereis sp | N sp |
| Nephtys longosetosa | N lo |
| Nephtys caeca | N ca |
| *Nephtys cirrosa | N ci |
| *Nephtys hombergii | N ho |
| *Nephtys sp | N sp |
| Nicolea venustula | N ve |
| *Notomastus latericeus | N la |
| *Owenia fusiformis | O fu |
| *Paraonis fulgens | P fu |
| *Pectinaria koreni | P ko |
| *Pholoe minuta | P mi |
| Phyllodoce laminosa | P la |
| *Phyllodoce mucosa | P mu |
| *Phyllodoce groenlandica | P gr |
| *Polydora ciliata | P ci |

| | | |
|---------------------------|---|----|
| Pomatoceros triqueter | P | tr |
| *Pygospio elegans | P | el |
| Sabella pavonina | S | pa |
| *Scoloplos armiger | S | ar |
| *Scalibregma inflatum | S | if |
| Sigalion mathildae | S | ma |
| *Spiophanes bombyx | S | bo |
| *Spio filicornis | S | fi |
| *Spionidae indet. | S | in |
| Sphaerodorum cf. gracilis | S | gr |
| *Sthenelais boa | S | bo |
| *Syllis gracilis | S | gr |
| *Syllis sp. | S | sp |
| *Syllidae indet. | S | in |
| *Thelepus setosus | T | se |
| Typosyllis armillaris | T | ar |

MOLLUSQUES

| | | |
|-------------------------|---|----|
| *Abra alba | A | al |
| Barnea candida | B | ca |
| Cerastoderma edule | C | ed |
| *Crepidula fornicata | C | fo |
| Cultellus pellucidus | C | pe |
| *Doridacea indet. | D | in |
| Ensis arcuatus | E | ar |
| *Macoma balthica | M | ba |
| Mactra corallina | M | co |
| Modiolus cf. barbatus | M | ba |
| *Mysella bidentata | M | bi |
| *Mytilus edulis | M | ed |
| *Mya truncata | M | tr |
| Natica catena | N | ca |
| *Nassarius reticulatus | N | re |
| Petricola pholadiformis | P | ph |
| *Sepioloa cf. atlantica | S | at |
| Scrobicularia plana | S | pl |
| Spisula elliptica | S | el |
| Spisula ovalis | S | ov |
| Spisula subtruncata | S | su |
| *Tellina fabula | T | fa |
| Tellina tenuis | T | te |
| Venerupis decussatus | V | de |
| *Venerupis pullastra | V | pu |
| *Venerupis rhomboïdes | V | rh |
| *Venerupis sp. | V | sp |

CRUSTACES

| | | |
|-----------------------------|---|----|
| *Ampelisca brevicornis | A | br |
| Amphitoë rubricata | A | ru |
| Atylus falcatus | A | fa |
| *Atylus swammerdami | A | sw |
| Balanus crenatus | B | cr |
| *Bathyporeia elegans | B | el |
| Bathyporeia guilliamsoniana | B | gu |
| *Bodotria scorpioïdes | B | gu |
| *Caprella linearis | C | li |
| *Carcinus moenas | C | mo |
| *Corophium crassicorne | C | cr |
| *Corophium insidiosum | C | in |
| *Corophium sextonae | C | se |
| *Corophium volutator | C | vo |
| *Crangon crangon | C | cr |
| Cumopsis goodsiri | C | go |
| *Decapodes indet. | D | in |
| *Diastylis bradyi | D | br |
| Elminius modestus | E | mo |
| *Eualus occultus | E | oc |
| Eurydice affinis | E | af |
| Galathea squamifera | G | sq |
| *Gammarus zaddachi | G | za |

| | | |
|--------------------------|---|----|
| *Gammaropsis sp. | G | sp |
| *Gastrosaccus spinifer | G | sp |
| Idotea baltica | I | ba |
| Inachus phalangium | I | ph |
| *Jassa falcata | J | fa |
| Leucothoe incisa | L | in |
| Leptomysis linguura | L | li |
| Lampros fasciata | L | fa |
| Macropodia rostrata | M | ro |
| *Macropipus holsatus | M | ho |
| Macropipus pusillus | M | pu |
| Macropipus sp | M | sp |
| *Melita obtusata | M | ob |
| Melita palmata | M | pa |
| *Microprotopus maculatus | M | ma |
| *Orchomene nana | O | na |
| *Pagurus bernhardus | P | be |
| *Pagurus sp. | P | sp |
| Paryambus typicus | P | ty |
| *Pilumnus hirtellus | P | hi |
| *Pisidia longicornis | P | lo |
| Phtisica marina | P | ma |
| Pinnotheres pisum | P | pi |
| *Pontocrates altamarinus | P | al |
| Pontophilus fasciatus | P | fa |
| Portumnus latipes | P | la |
| *Pseudocoma longicornis | P | lo |
| Pycnogonum littorale | P | li |
| *Synchelidium maculatum | S | ma |
| Sphaera monodi | S | mo |
| Sacculina carcini | S | ca |
| Urothoe brevicornis | U | br |
| Urothoe poseidonis | U | po |

DIVERS

| | | |
|-------------------------|---|----|
| *Acrocnida brachiata | A | br |
| Actinia equina | A | eq |
| Alcyonidium digitatum | A | di |
| *Asterias rubens | A | ru |
| *Cerebratulus sp. | C | sp |
| *Cerianthus lloydi | C | ll |
| Clavelina lepadiformis | C | le |
| *Clitellio arenarius | C | ar |
| *Echinocardium cordatum | E | co |
| *Golfingia elongata | G | el |
| Golfingia vulgata | G | vu |
| Halecium halecium | H | ha |
| Laomedea sp. | L | sp |
| *Lineus bilineatus | L | bi |
| Nematodes indet. | N | in |
| Nemertes indet. | N | in |
| Obelia geniculata | O | ge |
| *Oerstedia dorsalis | O | do |
| *Oligochètes indet. | O | in |
| *Ophiura albida | O | al |
| *Ophiura texturata | O | te |
| Pomatoschistus minutus | P | mi |
| *Sagartia troglodites | S | tr |
| *Sagartia sp. | S | sp |
| Sagitta sp. | S | sp |
| *Solea solea | S | so |
| Tetrastemma sp. | T | sp |

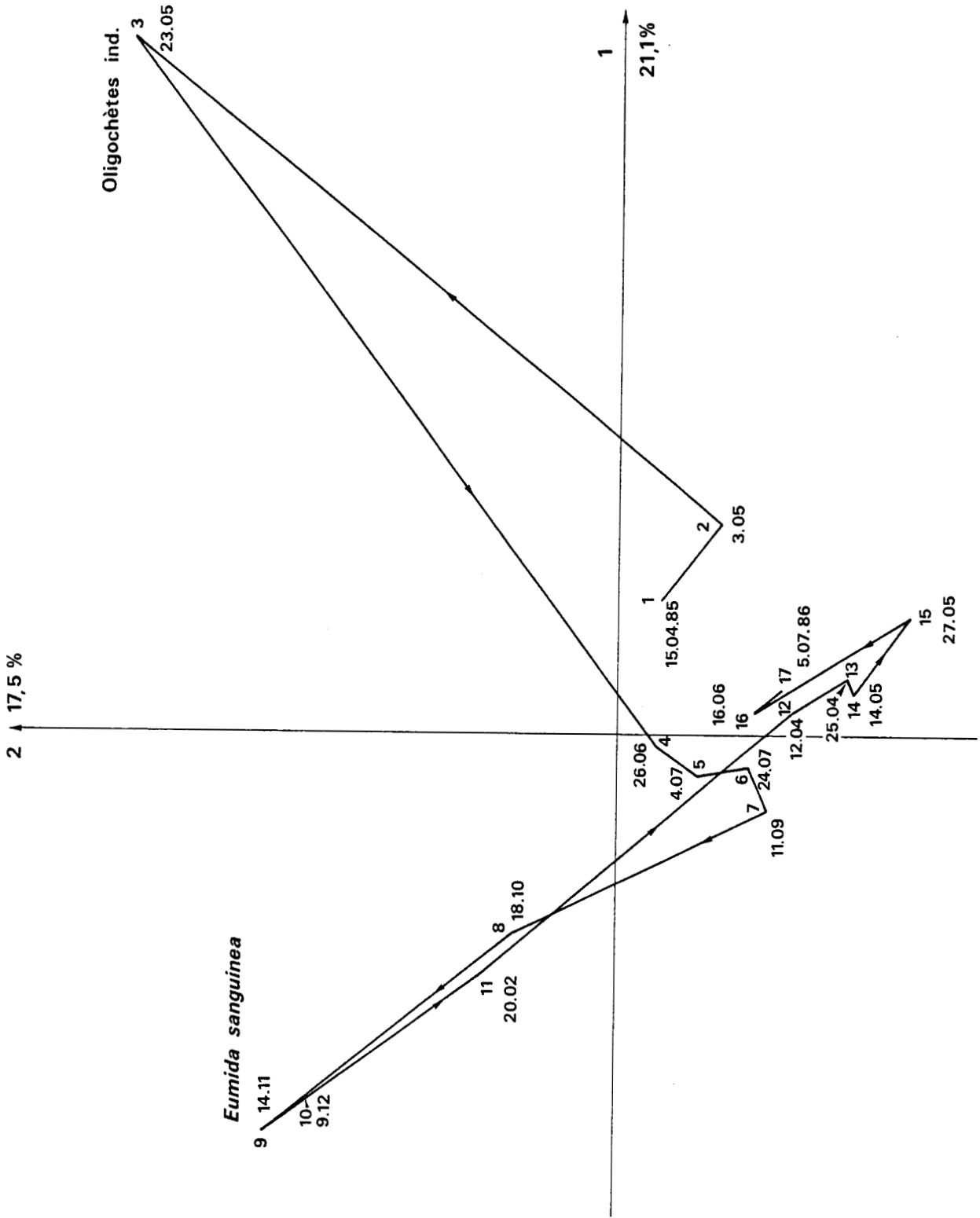


Fig. 103a AFC: Projection des prélèvements du milieu naturel (MNIP), deux espèces attirent une grande proportion de l'inertie des axes 1, 2.

6.1.1.1. Analyse Factorielle du tableau des espèces structurantes du MNIP (95 espèces x 34 échantillons) (*)

Les trois premiers axes extraient 49,9% de l'inertie totale (respectivement 21,1%, 17,4% et 10,6%).

Cette première analyse nous donne deux "espèces" attirant une grande proportion de l'inertie des axes 1 et 2 : *Eumidea sanguinea* et les Oligochètes indéterminés, liés aux échantillons 20 et 28 : mai 85 et février 86 (Fig. 103a). Nous avons donc, dans un deuxième temps, refait l'analyse en mettant ces deux taxons en supplémentaires afin de mieux préciser la structure restante.

Dans la nouvelle analyse (93 espèces x 34 échantillons), les trois premiers axes extraient 38,3% de l'inertie (respectivement 14,5%, 13,8% et 10,0%).

Dans le plan des axes 1 et 2 (Fig. 103b), on constate que le MNIP évolue le long de l'axe 1 d'avril 85 à octobre, puis le long de l'axe 2 jusqu'en juin 86. L'axe 2 représenterait une opposition entre les mois d'hiver et le réchauffement caractéristique du printemps, permettant la reproduction de plusieurs espèces (*Nephtys hombergii*, *Pygospio elegans*, *Pholoë minuta*, *Notomastus latericeus*, *Pseudocoma longicornis*, etc.).

Dans le plan des axes 1 et 3 on constate les espèces : *Harmothoe lunulata*, *Syllis sp.*, *Capitella capitata*, *Venerupis sp.*, *Microprotopus maculatus* et *Oerstedtia dorsalis*.

Les projections des points-espèces sont parfois clairement associées à des prélèvements. Ainsi, dans le plan (1, 2), le prélèvement de mi-avril 85 est associé à *Spio filicornis* qui réalise à cette date un recrutement important. Le prélèvement du 3 mai 85 apparaît associé à *Pygospio elegans*, *Abra alba*, *Mysella bidentata*, *Venerupis pullastra* et *Corophium insidiosum*. Les prélèvements de mai 86 sont associés à *Scoloplos armiger*, *Pholoë minuta*, *Capitella capitata*, *Nephtys sp.*, *Atylus swammerdami*, *Cerianthus lloydi*, etc.

* 34 échantillons représentent 17 couples de réplicats réalisés à chaque date : nous représenterons sur les plans de projection uniquement le barycentre de chaque couple, à chaque date).

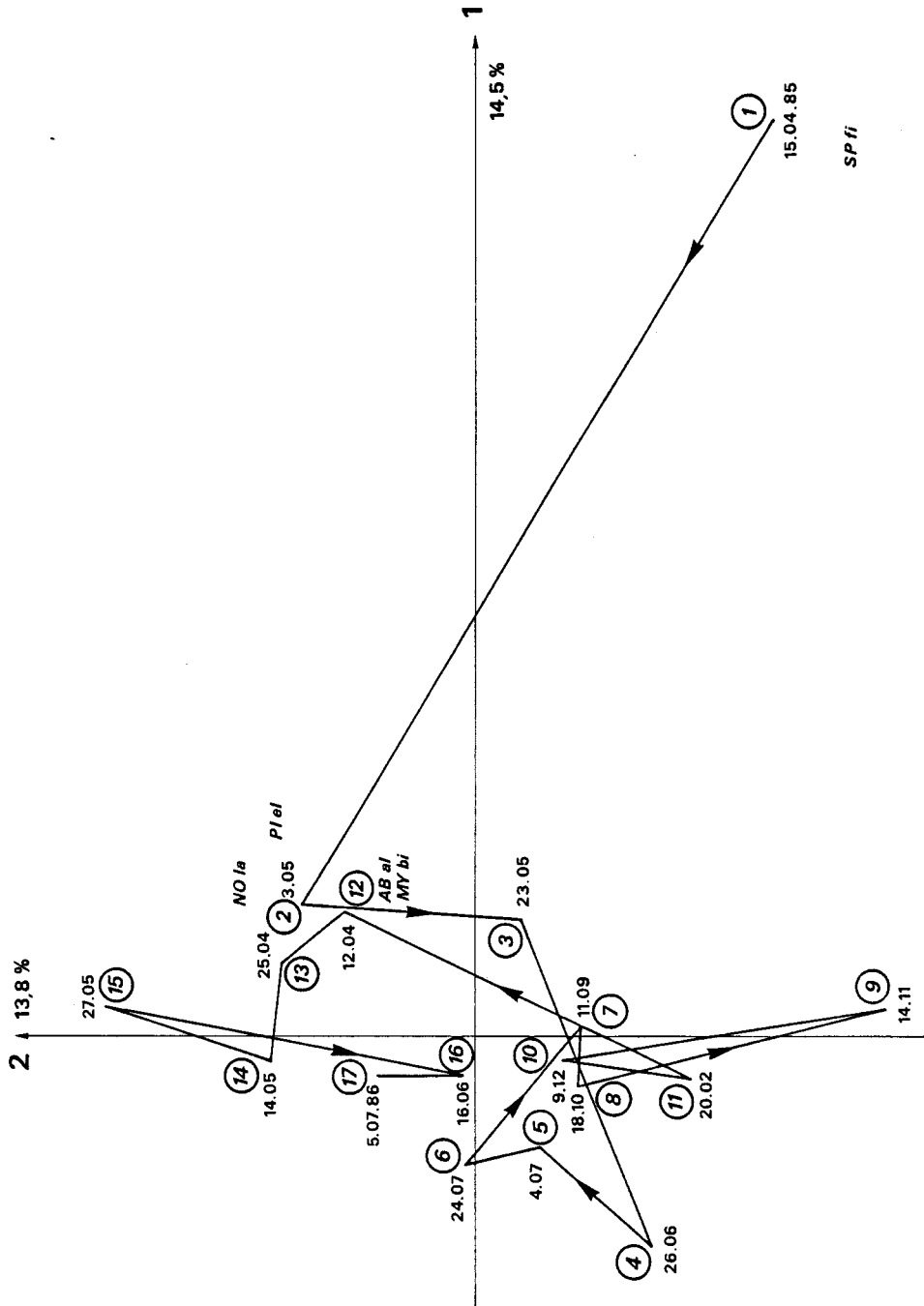


Fig. 103b AFC: Projection des prélèvements du milieu naturel avec *E. sanguinea* et Oligochètes en supplémentaire.

Certaines associations espèces/prélèvements se retrouvent dans le plan (1, 3) : *Mysella bidentata*, *Venerupis pullastra* et *Pygospio elegans* en mai 85 ; *Aonides oxycephala*, *Phyllodoce mucosa*, *Nereis sp.*, *Thelepus setosus* et *Mya truncata* en juin 85 ; *Nephtys cirrosa*, *Massarius reticulatus*, *Acrocnida brachiata* en décembre 85.

On peut suivre également l'ordination des prélèvements et des espèces en représentant les variations des coordonnées sur les axes, en fonction des dates (Fig. 104a, b, c), les espèces responsables des principaux accidents de ces courbes sont mentionnées sur les graphiques. La courbe la plus intéressante à commenter est celle de l'axe 2 : on constate un "maximum" (*) peu après le début de l'expérience (3 mai 85) et correspondant à l'arrivée de *Pygospio elegans*, *Abra alba*, *Mysella bidentata* et *Corophium insidiosum* ; un "minimum" mi-novembre 85, correspondant essentiellement à *Eumida sanguinea*, *Syllis sp.* et les amphipodes *Ampelisca brevicornis* et *Pontocrates altamarinus* ; un deuxième maximum fin mai 86, correspondant à *Nephtys hombergii*, *Nephtys sp.*, *Pisidia longicornis* et l'Oligochète, *Clitellio arenarius*.

Cela confirme la signification saisonnière de l'axe 2 (on remarquera l'augmentation rapide des valeurs entre mi novembre 85 et fin mai 86). Les coordonnées des axes 1 et 3 montrent un "minimum" commun le 26 juin ; ce minimum correspond à *Aonides oxycephala*, *Nereis longissima*, *Nereis sp.* et *Mya truncata* d'après l'axe 1 ; l'axe 3 y ajoute *Phyllodoce mucosa*, *Thelepus setosus* et *Macoma balthica*.

Nous n'avons pas approfondi davantage la signification écologique de ces axes dans l'évolution du milieu naturel. En effet, l'objectif de cette Thèse n'était pas une analyse écologique du peuplement benthique du Pas-de-Calais (travail en cours de réalisation par la Station Marine de Wimereux). Le milieu naturel environnant nos modules était échantillonné à titre de témoin, et sa description nous servira essentiellement de référence pour recaler l'évolution des séries expérimentales.

* Rappelons que le sens des axes est arbitraire.

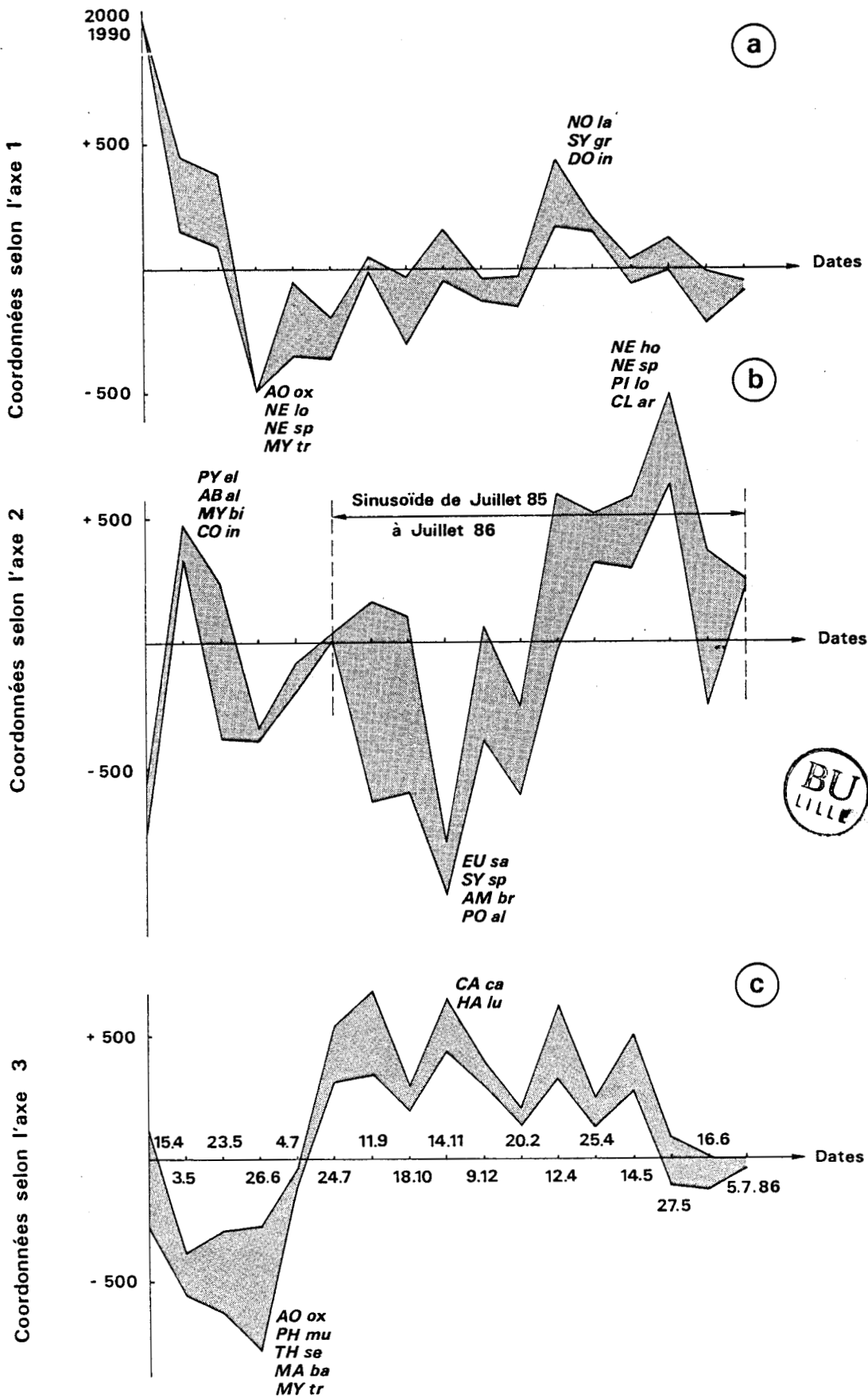


Fig. 104 AFC du milieu naturel: variations des coordonnées sur les trois premiers axes.

6.1.1.2. Comparaison avec le MNEP

Nous avons effectué des analyses semblables sur les données du MNEP. Toutefois nous ne les reproduisons pas ici, mais nous nous contenterons de projeter ces données sur la structure du MNIP étudiée précédemment - ce qui revient à refaire l'analyse précédente en ajoutant les 34 prélèvements du MNEP en "supplémentaires". D'autre part, afin de simplifier l'analyse, nous avons encore réduit le nombre d'espèces structurantes. L'analyse suivante est finalement réalisée sur 72 espèces toutes en actives, 34 échantillons du MNIP en actifs, et 34 échantillons du MNEP en supplémentaires.

Les trois premiers axes extraient respectivement 22,1%, 18,2% et 11,0% de l'inertie (total 51,3%)

La structure trouvée dans les premiers plans factoriels (Fig. 105 : traits pleins) est pratiquement la même que dans l'analyse précédente, malgré la suppression de 17 espèces (les moins structurantes).

Par rapport à cette structure, le MNEP (Fig. 105 : trait interrompu) est décrit beaucoup plus groupé autour de l'origine. Dans le plan (1, 2) la représentation ne fait pas apparaître de phénomène bien net, à part le prélèvement du 23 mai 85 (n° 3), déplacé dans le même sens (mais à un moindre degré) que pour le MNIP : cela semble être le seul point de ressemblance dans le cycle annuel, dû aux recrutements importants à cette date, qui ont joué dans les deux milieux. Dans le plan (1, 3), la même tendance des deux milieux en direction de l'axe 1 est montré par les prélèvements du 23 mai 85. Un second point excentré du MNEP a lieu le 27 mai 86, mais ne correspond pas à une tendance semblable dans le MNIP (Fig. 106).

Au total, si le cycle annuel observé en MNEP montre une certaine structure par lui-même (non représentée dans cette Thèse), les axes factoriels ne coïncident pas dans les deux milieux, raison pour laquelle la projection du MNEP sur les axes du MNIP met en évidence peu de phénomènes : la ressemblance entre les variations saisonnières du MNIP et du MNEP, bien que ces deux milieux (distants moins d'un mille) se rapportent théoriquement à la communauté à *Abra alba*, est très faible.

Cela nous justifie d'avoir pris en tant que témoin de nos séries expérimentales le milieu naturel immédiatement voisin, au lieu d'avoir

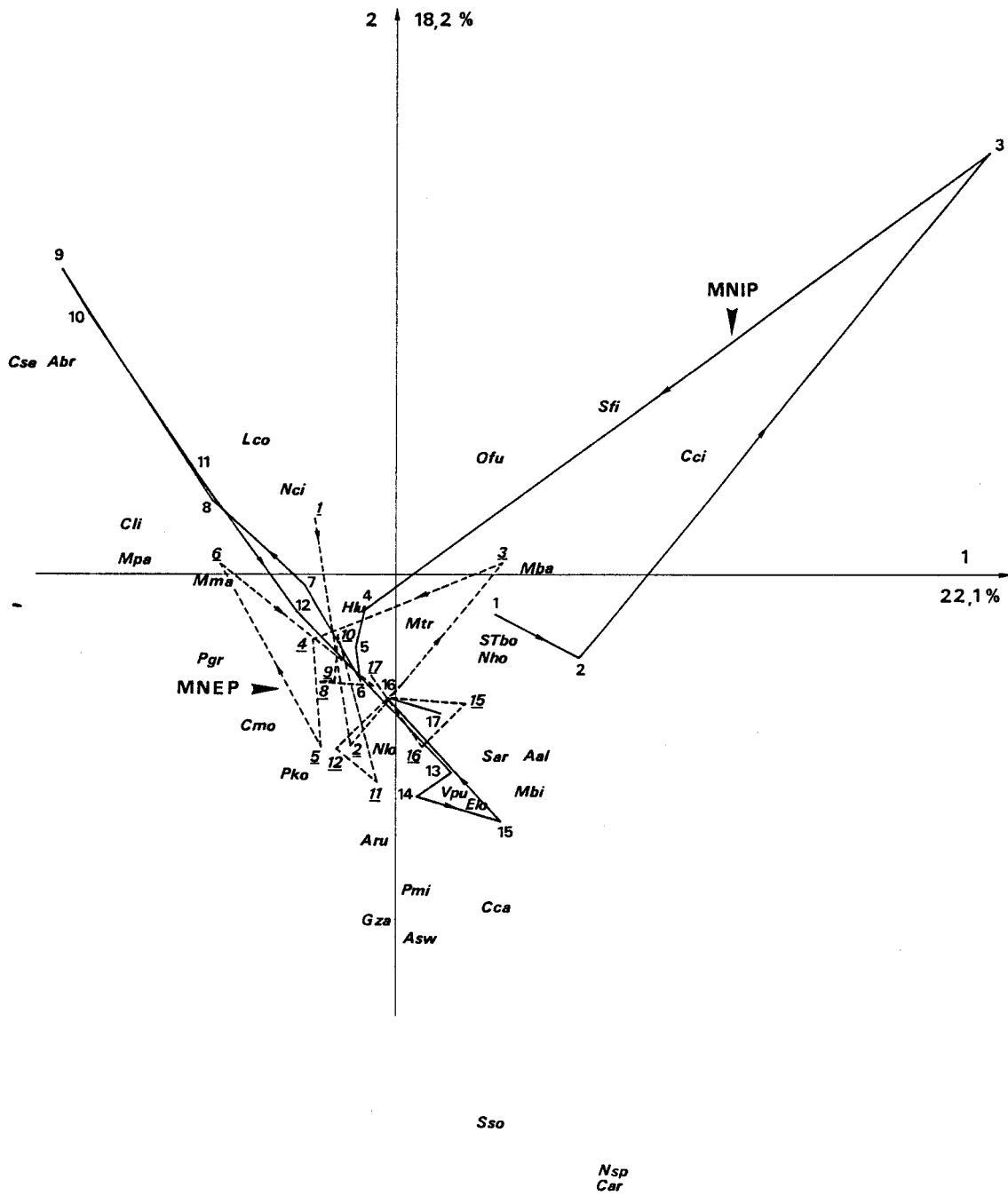


Fig. 105 AFC: Projection des prélèvements et espèces. Le MNIP en actif (trait plein) et le MNEP en supplémentaire (trait interrompu).

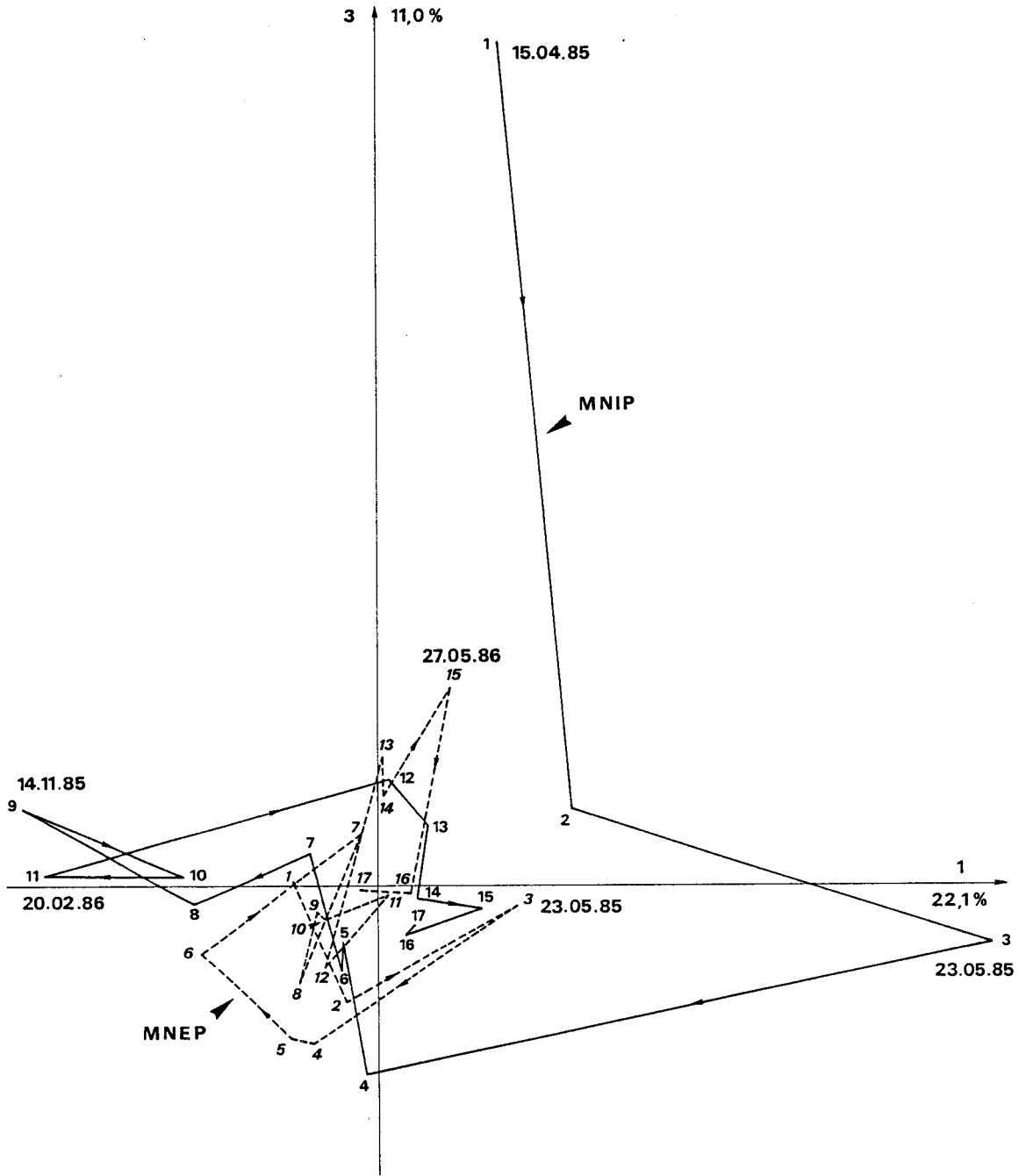


Fig. 106 Projection des prélèvements et espèces du milieu naturel dans le plan factoriel 1, 3.

comparé ces séries à une communauté d'accueil considérée comme connue.

Nous pensons que cette conclusion est importante, car beaucoup de travaux se contentent de comparer une série expérimentale avec une "station de référence" située à peu de distance.

6.1.2. Milieu expérimental

L'analyse du tableau complet (147 espèces x 65 modules) (*) fournit les espèces structurantes suivantes :

| <u>ESPECES</u> | <u>ABREVIATION</u> |
|-------------------------|--------------------|
| <u>POLYCHETES</u> | |
| Aonides oxycephala | A ox |
| Arenicola marina | A ma |
| Autolytus prolifer | A pr |
| Capitella capitata | C ca |
| Cirratulus cirratus | C ci |
| Eteone longa | E lo |
| Eumida sanguinea | E sa |
| Eusyllis assimilis | E as |
| Eusyllis sp. | E sp |
| Harmothoë lunulata | H lu |
| Lanice conchilega | L co |
| Lepidonotus squamatus | L sq |
| Magelona papillicornis | M pa |
| Nereis longissima | N lo |
| Nereis sp. | N sp |
| Notomastus latericeus | N la |
| Nephtys hombergii | N ho |
| Nephtys sp. | N sp |
| Owenia fusiformis | O fu |
| Pectinaria koreni | P ko |
| Phyllodoce groenlandica | P gr |
| Phyllodoce mucosa | P mu |
| Pholoë minuta | P mi |
| Polydora ciliata | P ci |
| Pygospio elegans | P el |
| Scoloplos armiger | S ar |
| Scalibregma inflatum | S if |
| Spiophanes bombyx | S bo |
| Spio filicornis | S fi |
| Sthenelais boa | S bo |
| Syllis gracilis | S gr |
| Syllis sp. | S sp |
| Syllidae indet. | S in |
| Thelepus setosus | T se |
| <u>MOLLUSQUES</u> | |
| Abra alba | A al |
| Crepidula fornicata | C fo |
| Macoma balthica | M ba |
| Mysella bidentata | M bi |
| Mytilus edulis | M ed |
| Mya truncata | M tr |
| Nassarius reticulatus | N re |
| Onchidoris bilamellata | O bi |
| Sepioloa cf. atlantica | S at |
| Tellina fabula | T fa |

CRUSTACES

| | | |
|--------------------------------|---|----|
| <i>Ampelisca brevicornis</i> | A | br |
| <i>Atylus swammerdami</i> | A | sw |
| <i>Bathyporeia elegans</i> | B | el |
| <i>Bodotria scorpioides</i> | B | sc |
| <i>Caprella linearis</i> | C | li |
| <i>Carcinus moenas</i> | C | mo |
| <i>Corophium arenarium</i> | C | ar |
| <i>Corophium crassicorne</i> | C | cr |
| <i>Corophium insidiosum</i> | C | in |
| <i>Corophium sextonae</i> | C | se |
| <i>Corophium volutator</i> | C | vo |
| <i>Crangon crangon</i> | C | cr |
| <i>Decapodes indet.</i> | D | in |
| <i>Dyastylis bradyi</i> | D | br |
| <i>Eualus occultus</i> | E | oc |
| <i>Gammarus zaddachi</i> | G | za |
| <i>Jassa falcata</i> | J | fa |
| <i>Macropipus holsatus</i> | M | ho |
| <i>Microprotopus maculatus</i> | M | ma |
| <i>Orchomene nana</i> | O | na |
| <i>Pagurus bernhardus</i> | P | be |
| <i>Pagurus sp.</i> | P | sp |
| <i>Pilumnus hirtellus</i> | P | hi |
| <i>Pisidia longicornis</i> | P | lo |
| <i>Pontocrates altamarinus</i> | P | al |
| <i>Pseudocoma longicornis</i> | P | lo |
| <i>Sthenothoe marina</i> | S | ma |

DIVERS

| | | |
|-------------------------------|---|----|
| <i>Asterias rubens</i> | A | ru |
| <i>Cerianthus lloydi</i> | C | ll |
| <i>Clitellio arenarius</i> | C | ar |
| <i>Echinocardium cordatum</i> | E | co |
| <i>Lineus bilineatus</i> | L | bi |
| <i>Oerstedtia dorsalis</i> | O | do |
| <i>Oligochètes indet.</i> | O | in |

(*) Ces 67 modules représentent 17 dates auxquelles des modules étaient relevés pour une à trois séries : cf tableau 15. Sur les plans de projections, nous représenterons 31 barycentres, correspondant chacun à une des 5 séries et à une date de relevé.

Cette analyse complète a été publiée (DIAZ-CASTANEDA, sous presse). Elle fournit pratiquement les mêmes résultats que l'analyse (79 espèces x 67 modules) effectuée sur les seules espèces structurantes, présentée ci-après.

Les trois premiers axes extraient 30,8% de l'inertie totale (respectivement 12,4%, 11,9% et 6,5%). Les deux premiers axes extraient à peu près la même quantité d'inertie, ce qui nous conduit à ne pas les considérer isolément mais à considérer seulement le plan propre (1, 2), contenant 24,3% de l'inertie.

Les figures 107a, b, c représentent les projections des 31 barycentres de replicats dans les plans factoriels (1, 2), (1, 3) et (2, 3). Ces barycentres sont réunis pour chaque série par ordre chronologique (avec des figurés différents pour les 5 séries). L'évolution temporelle de chaque série apparaît alors, ainsi que les différences très nettes entre séries.

L'évolution des 5 séries : A (immergée le 15/4/85), B (4/7/85), C (18/10/85), D (14/11/85), E (20/2/86) apparaissent sur les plans factoriels comme 5 trajectoires différentes retraçant les différents scénarios de recolonisation. La date d'immersion est en effet importante et va influencer l'évolution ultérieure, car selon les époques de l'année les paramètres physico-chimiques et les larves et juvéniles disponibles pour coloniser sont différents ; les interactions entre espèces et les phénomènes de compétition qui s'établiront ensuite aboutiront à des peuplements distincts.

La figure 107a représente les trajectoires dans le plan (1, 2) ; le premier point de chacune d'elles marqué par la lettre correspondante, représente les premiers modules relevés (et non la date d'immersion). La position des espèces les plus importantes pour l'interprétation de ces trajectoires a été indiquée sur le même graphique.

Les 5 trajectoires ont en commun de partir toutes d'une certaine distance du centre de gravité, et de rejoindre très vite le voisinage de ce dernier (à l'exception de la série D qui part d'emblée du centre de gravité).

Ensuite les séries évoluent dans une certaine direction et trois d'entre elles (A, B et D) atteignent un point extrême qui correspond à un recrutement important :

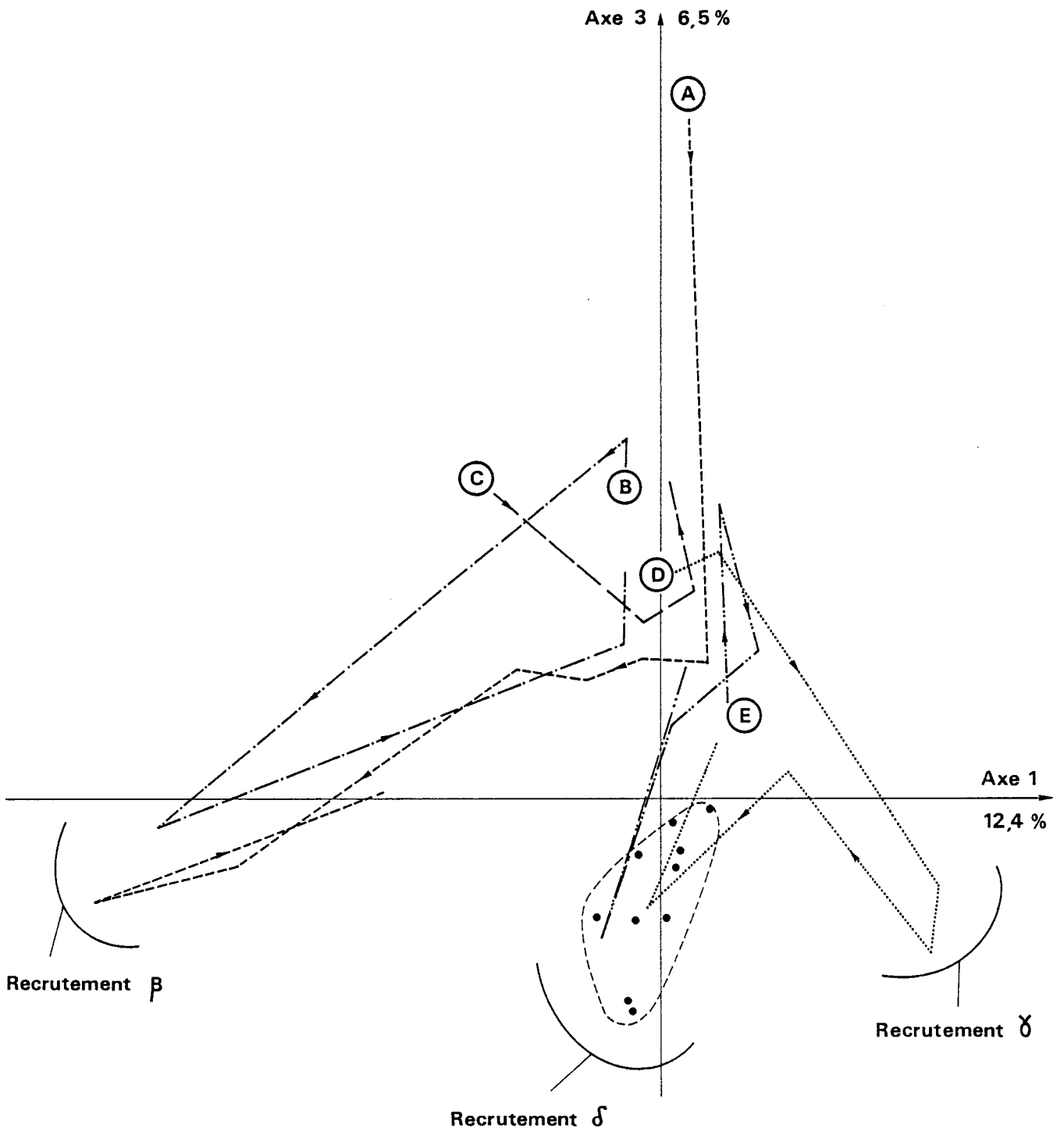


Fig. 107b Projection des cinq séries expérimentales dans le plan factoriel 1, 3.

- **recrutement (β)** : mi-octobre 1985 aux séries A et B, *Eusyllis assimilis*, *Spiophanes bombyx*, *Eualus occultus*, *Pisidia longicornis*, *Pilumnus hirtellus*, *Crangon crangon*, *Crepidula fornicata* et *Echinocardium cordatum*.

- **recrutement (γ)** : mi-avril 1986 à la série D avec *Spio filicornis*, les amphipodes *Gammarus zaddachi*, *Atylus swammerdami*, *Ampelisca brevicornis*, *Microprotopus maculatus* ainsi que *Oerstedia dorsalis*.

- **recrutement (δ)** : un troisième recrutement important a lieu de mi-juin à début juillet, se traduisant par un second point extrême pour la série D, et, visible aussi (mais à la dernière date de relevé) sur la série E ; il s'agit ici des espèces *Scoloplos armiger*, *Eteone longa*, *Pectinaria koreni*, *Nereis sp.*, *Lanice conchilega*, *Phyllodoce mucosa*, *Nassarius reticulatus*, *Mya truncata*, *Corophium arenarium* et *C. volutator*.

Rappelons au passage que c'est le 16 juin 86, pour la série D, qu'à titre expérimental 10 modules ont été relevés et analysés séparément. Les 10 modules ont également été introduits individuellement dans l'analyse factorielle, et on remarque ici le groupement très correct des 10 points-échantillons autour de leur barycentre. Le phénomène se voit sur les plans (1, 3) et (2, 3), comme le montrent les figures suivantes (Fig. 107b, c). La variabilité aléatoire mise ainsi en évidence donne la mesure de la significativité des différences obtenues par ailleurs aux diverses dates.

Après ces points extrêmes, les 5 séries reviennent dans une zone proche du centre de gravité. En particulier la série D, qui avait démarré elle-même très près du centre de gravité, se boucle donc presque complètement.

On peut reconnaître que les espèces positionnées dans la zone voisine du centre de gravité reproduisent approximativement la liste caractéristique de la communauté à *Abra alba* dont est partie la recolonisation. Les éloignements des trajectoires par rapport à cette composition typique ne représentent que des phases transitoires. C'est donc essentiellement par les phases transitoires de la recolonisation que les scénarios diffèrent d'une saison à l'autre, et en fin de compte toutes les séries finissent par se rapprocher de la communauté environnante, rappelons que la richesse et la diversité spécifique de la communauté environnante ont également été atteintes dans les modules à la fin de chaque série, seuls la biomasse et les nombres d'individus étant

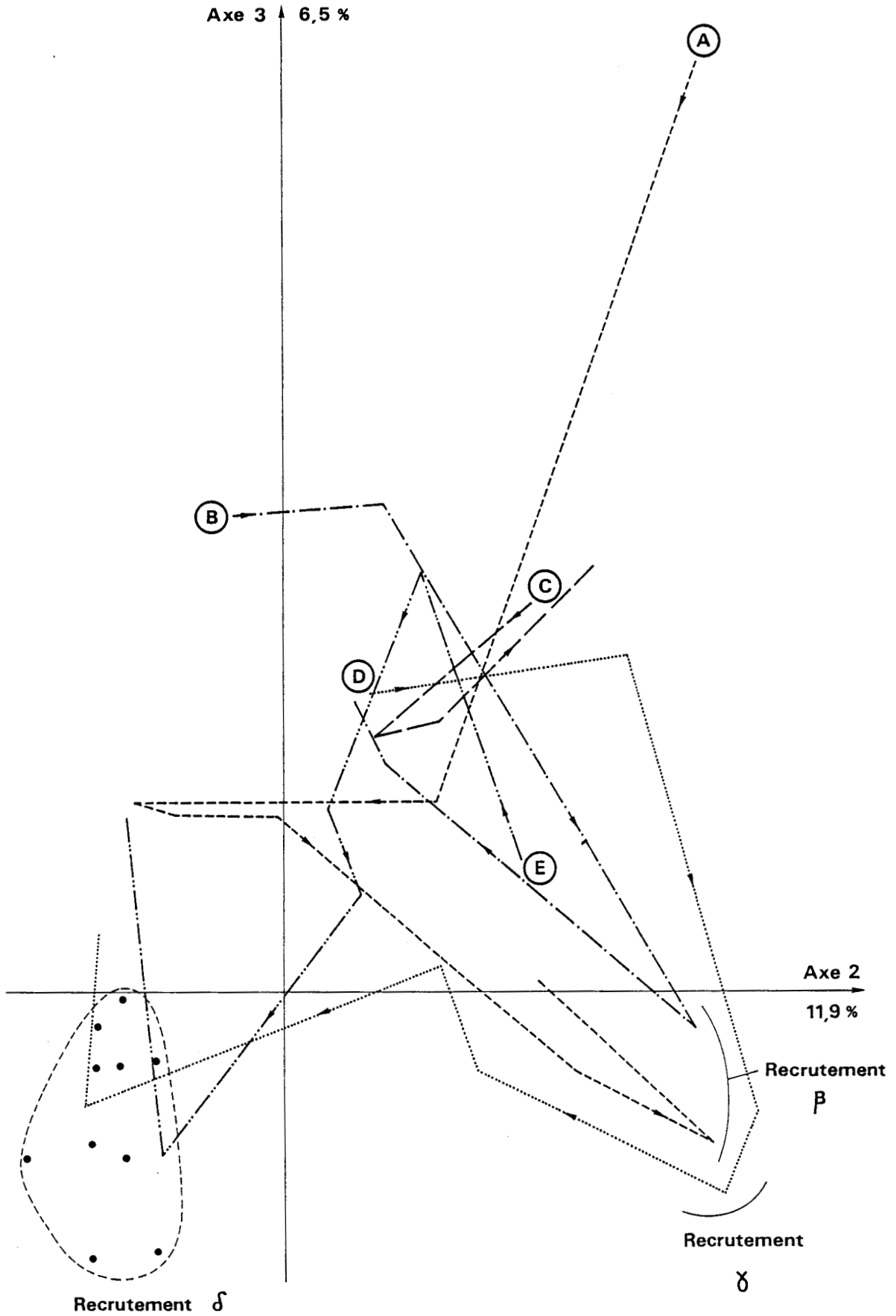


Fig. 107c Projection des cinq séries expérimentales dans le plan 2, 3.

restés inférieurs.

Comparant maintenant entre elles les différentes trajectoires, on observe une forte indépendance (directions perpendiculaires) entre A et B d'une part, D et E d'autre part, la série intermédiaire C n'indique pas de direction particulière dans le plan (1, 2). Notons que l'analyse réalisée à partir de la totalité des espèces (DIAZ-CASTANEDA, sous presse) discriminait mieux les séries D et E, cette dernière se trouvant entre la D d'une part, et les A et B d'autre part. En outre le trajet C montrait une direction plus nette, perpendiculaire au trajet E.

Si maintenant on regroupe les points-modules par dates de relevé, et non plus par série, il apparaît une autre organisation de la figure (Fig. 108). On retrouve les trois principales directions d'allongement notées pour les séries :

- L'allongement dans le quadrant gauche-haut apparaît discriminer les séries aux mois de septembre à novembre. L'ordination des modules le long de cette direction correspond donc à leur temps d'immersion, quand ils sont observés en automne. L'ensemble du phénomène est piloté par le fort recrutement (β) culminant, à la mi-octobre. La série A, immergée au mois d'avril précédent, est affectée par ce recrutement entre septembre et novembre. En revanche la série B, immergée début juillet, semblait moins prête à accueillir un tel recrutement, qui ne l'a affectée qu'au plus fort de celui-ci. Enfin la série C, immergée en octobre, n'a pas été affectée par ce recrutement.

- L'allongement selon la diagonale du quadrant droit-haut correspond à une discrimination entre séries aux mois d'avril et mai. Le phénomène est dirigé par le recrutement (γ), culminant le 12 avril et sensible dans les modules jusque fin mai ; les autres séries ne sont pas affectées. En conclusion, la direction considérée est due exclusivement au comportement de la série D au printemps.

- L'allongement dans le sens de l'axe 2 semble plutôt en relation avec la discrimination des séries en février (partie supérieure de l'axe 2) et en juin et juillet (partie inférieure). Le phénomène de juin-juillet semble être piloté par le recrutement (δ), affectant les séries D (immergée mi-novembre), et E (immergée en février) en juin.

Enfin on remarque qu'en décembre, les trois séries en place (B, C, D) fournissent des points-modules très regroupés et proches du centre de

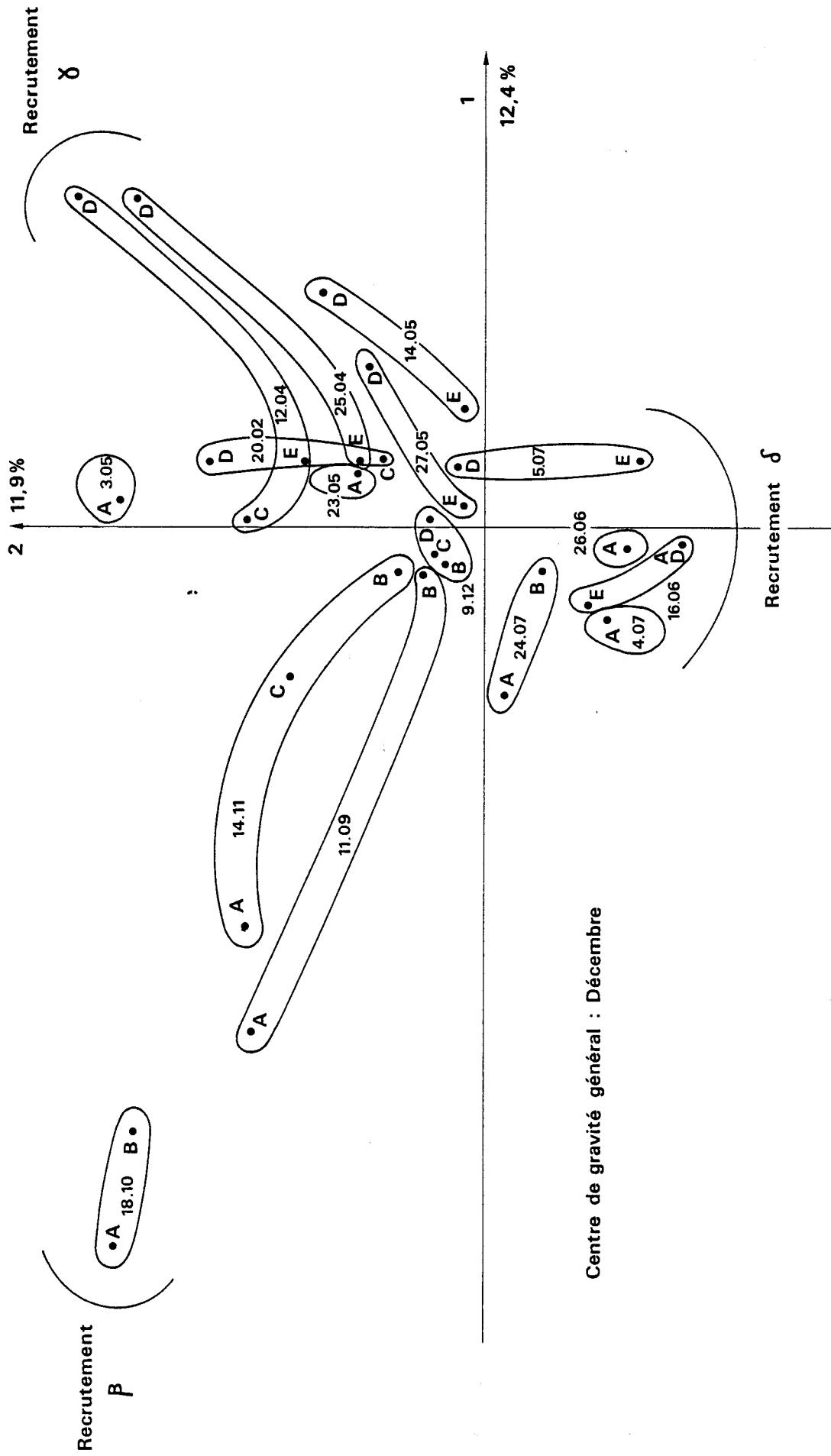


Fig. 108 Regroupement des points-modules par dates de relevé montrant les trois principales directions d'allongement dus aux recrutements .

gravité. Si l'axe 1 oppose principalement les recrutements (β) d'automne et (γ) de printemps, l'axe 2 oppose dans l'analyse le recrutement (δ) de juin/juillet à la composition faunistique du premier relevé de la série A.

Dans le plan (1, 3), (Fig. 107b), on reconnaît ces principales caractéristiques des 5 séries et les directions préférentielles d'évolution gouvernées par les recrutements. L'axe 3 apporte un nouvel élément significatif. En effet, si l'on compare les positions des 5 points de démarrage (premiers relevés dans chaque série), on les voit apparaître le long de l'axe 3 dans l'ordre chronologique des dates d'immersions. Le démarrage de la série A est le plus excentré, situé loin vers une des extrémités de l'axe 3. Les suivants sont plus écartés de l'axe, mais leurs projections sur l'axe sont dans cet ordre chronologique ; leur ordination le long de l'axe 3 traduit l'existence de 5 profils faunistiques opportunistes initiaux, différents selon la saison.

Dans le plan (2, 3), on retrouve cette signification chronologique de l'axe 3. En revanche l'ensemble de la disposition des trajectoires est peu explicite, et l'on se rend compte que l'opposition apparente entre le démarrage de la série A en avril et le recrutement (δ) de juin/juillet aux séries D et E, observée sur le plan (1, 2), n'est due qu'à la coordonnée du premier relevé de A le long de l'axe 2, et que ce point est très isolé des autres à la fois pour les axes 2 et 3. Rappelons que la série A avait été immergée mi avril 1985 après un hiver très rigoureux (il faisait encore très froid en avril) et que les premiers modules ont été relevés 15 jours après l'immersion. Il n'est donc pas étonnant que le profil faunistique obtenu alors ait été très différent de ce que nous avons observé par la suite.

Pour récapituler l'évolution des 5 scénarios de recolonisation, on peut dire que :

(a) La composition du premier peuplement des modules suit une évolution régulière au long de l'année, marquée par la direction de l'axe 3 (le démarrage de la première des 5 séries étant très distinct des autres, sans doute en raison de l'hiver rigoureux qui l'a précédé).

(b) Après ce démarrage, la composition faunistique des modules se

rapproche d'abord du centre de gravité de l'analyse, puis évolue vers des régions de l'espace factoriel très distinctes d'une série à l'autre. Ces différences correspondent manifestement à des phénomènes de recrutements massifs, d'espèces différentes selon la saison.

(c) Suite à ce déséquilibre transitoire, le profil faunistique retourne vers le centre de gravité et vers un état voisin de la communauté d'accueil (communauté à *Abra alba*).

Ces états successifs sont difficiles à mettre clairement en évidence, car ils sont essentiellement discriminés par des modifications dans les proportions mutuelles des espèces présentes. Seule l'analyse factorielle nous a permis de les caractériser sans ambiguïté.

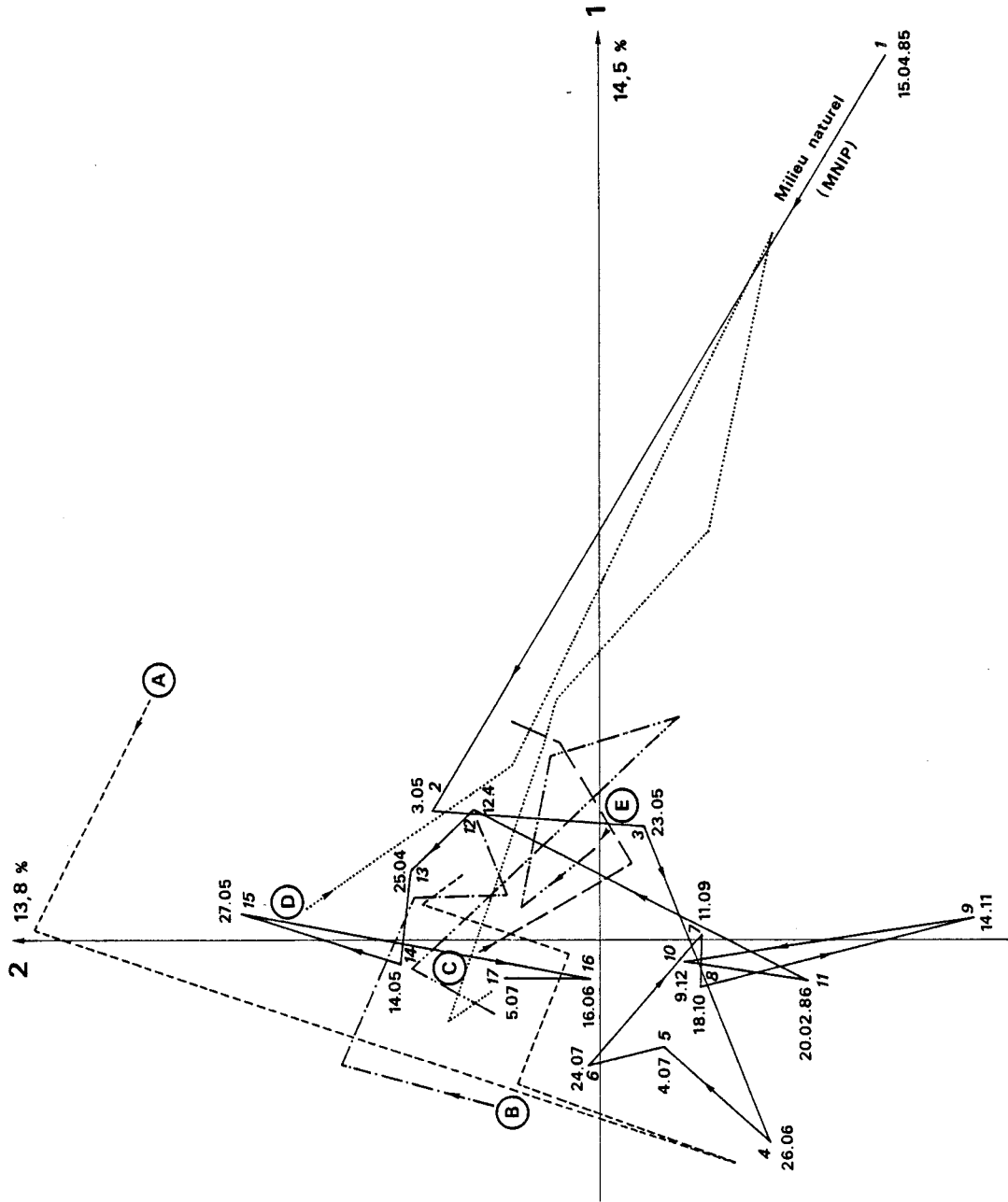


Fig. 109 Positionnement des séries expérimentales dans la structure du milieu naturel (MNIP) en actif.

6.1.3. Comparaison Milieu expérimental/Milieu naturel

6.1.3.1. Positionnement des séries dans la structure du milieu naturel

Nous obtenons ce résultat en reprenant l'analyse factorielle des données du MNIP, faite au paragraphe 6.1.1.1. (espèces structurantes moins *Eumida sanguinea* et Oligochètes), en y ajoutant en supplémentaires toutes les données des séries expérimentales. Ces dernières vont se projeter sur les axes factoriels décrivant la structure du milieu naturel seul (Fig. 109).

Nous retrouvons une individualité de chacune des 5 séries, mais évidemment non la disposition obtenue dans l'analyse du milieu expérimental, puisque les plans de projection ne sont pas les mêmes (plans factoriels de l'analyse du milieu naturel et non de celle du milieu expérimental).

Pour la clarté des graphiques, nous avons projeté séparément les 5 séries en traçant chaque fois en trait fin la partie du MNIP ne correspondant pas aux dates de la série (Fig. 109 a à e). Pour chaque série on compare ainsi clairement l'évolution du profil faunistique (tel qu'il apparaît sur les plans factoriels du MNIP) avec celui du milieu naturel pendant la même période de temps. L'analyse est faite dans les plans (1, 2) et (1, 3) ; nous ne donnons la représentation complète que pour le plan (1, 2).

Dans tous les cas, les évolutions observées dans les milieux expérimental et naturel apparaissent très différentes : la faune des modules n'évolue pas de la même façon que la faune environnante. Cependant on constate que dans certains cas, le profil faunistique obtenu à la fin d'une série expérimentale se rapproche de celui du milieu naturel à la même date (Fig. 110). Cela est particulièrement net pour les séries D et E, dans l'espace des trois premiers axes. Les séries A et B sont au contraire, en fin d'évolution, très différentes du milieu naturel (la B pour l'ensemble des trois axes ; la A dans le plan 1, 2), la série C montre une disposition intermédiaire, et son profil faunistique final est relativement voisin de celui du milieu environnant.

La série A, immergée après un hiver rigoureux, se recolonisant pendant le printemps et l'été, se rapproche de la communauté à *Abra* de

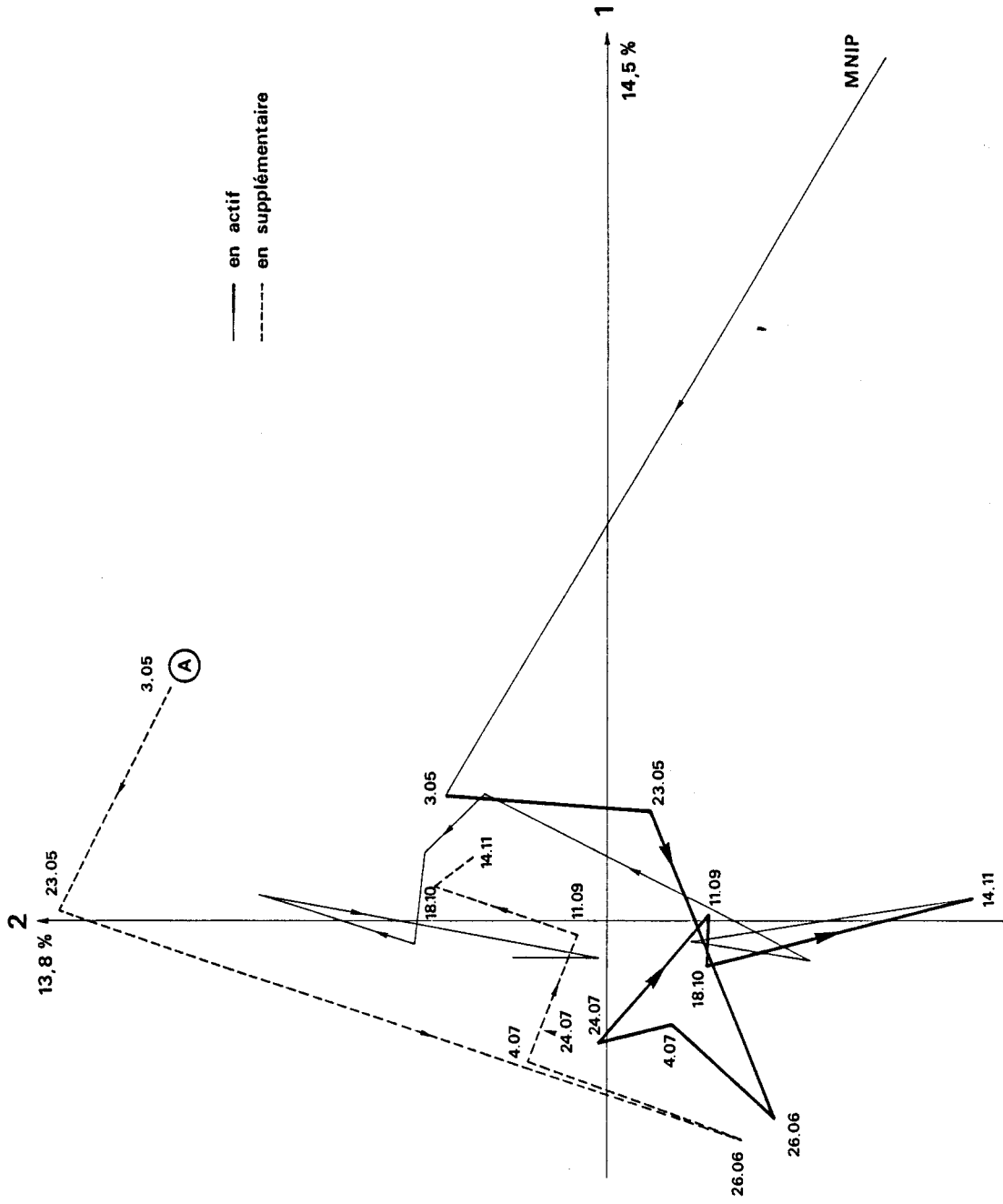


Fig. 109a Profil faunistique de la Série A et du milieu naturel pendant la même période de temps.

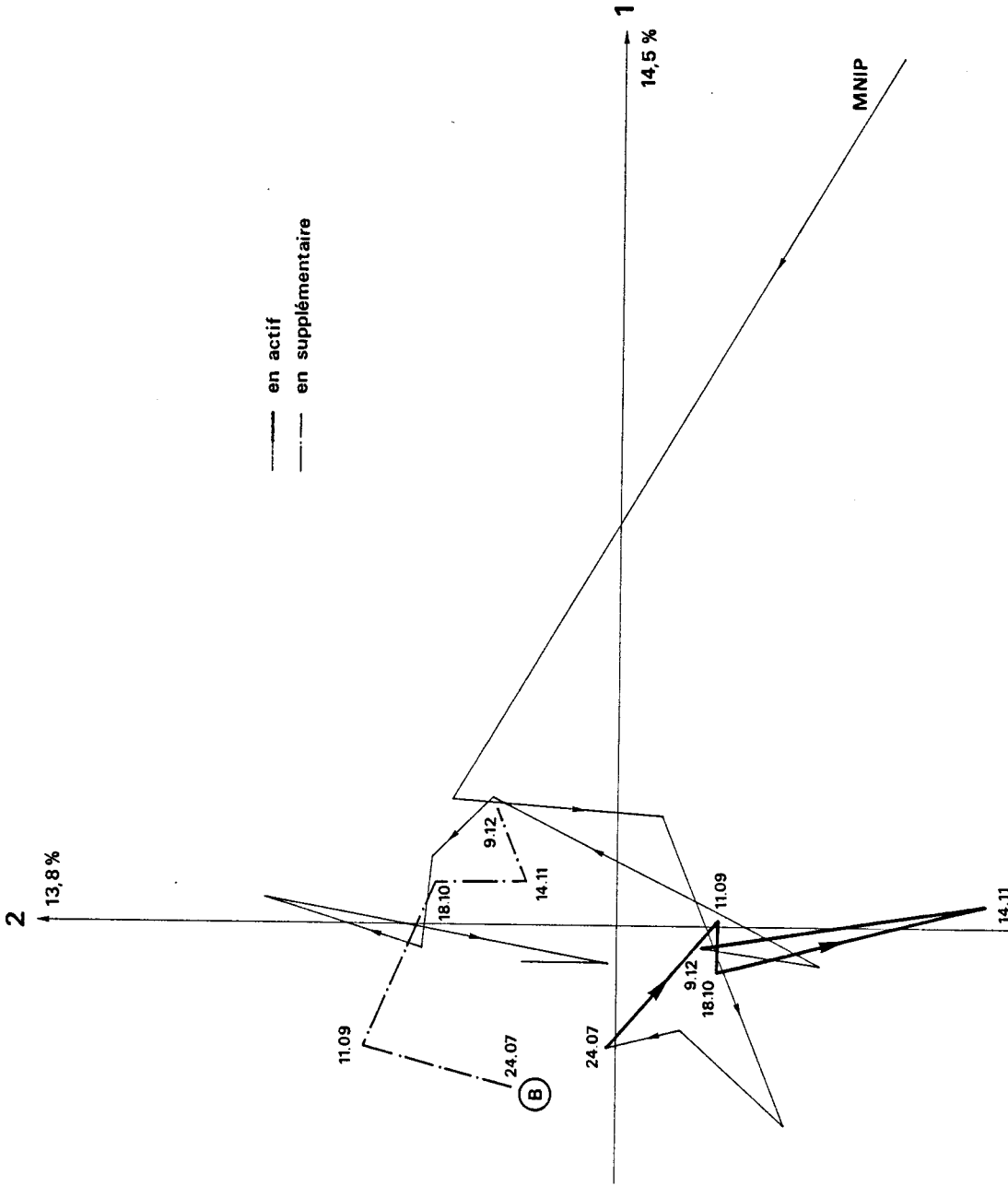


Fig. 109b Profil faunistique de la Série B et du milieu naturel pendant la même période de temps.

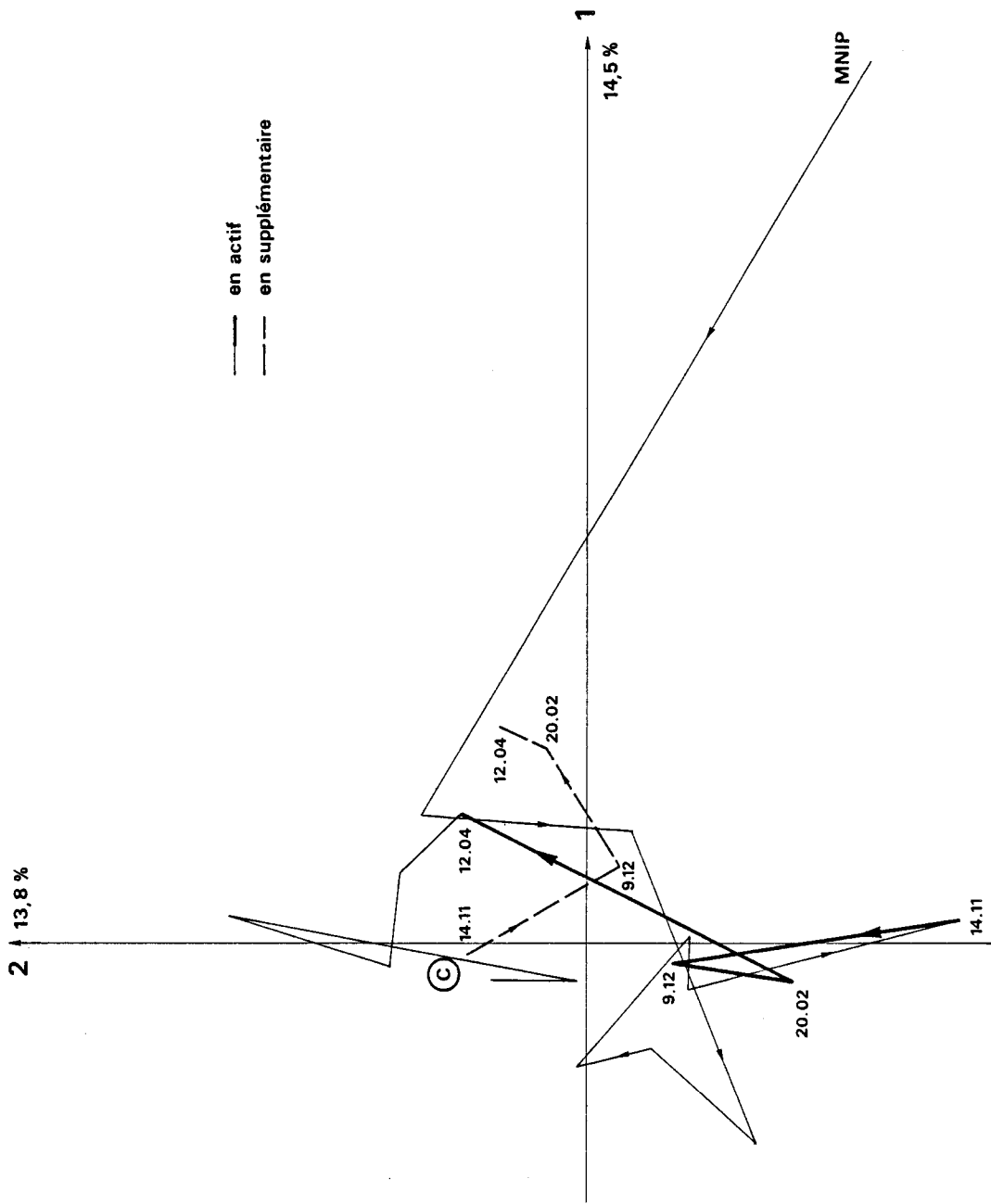


Fig. 109c Profil faunistique de la Série C et du milieu naturel pendant la même période de temps.

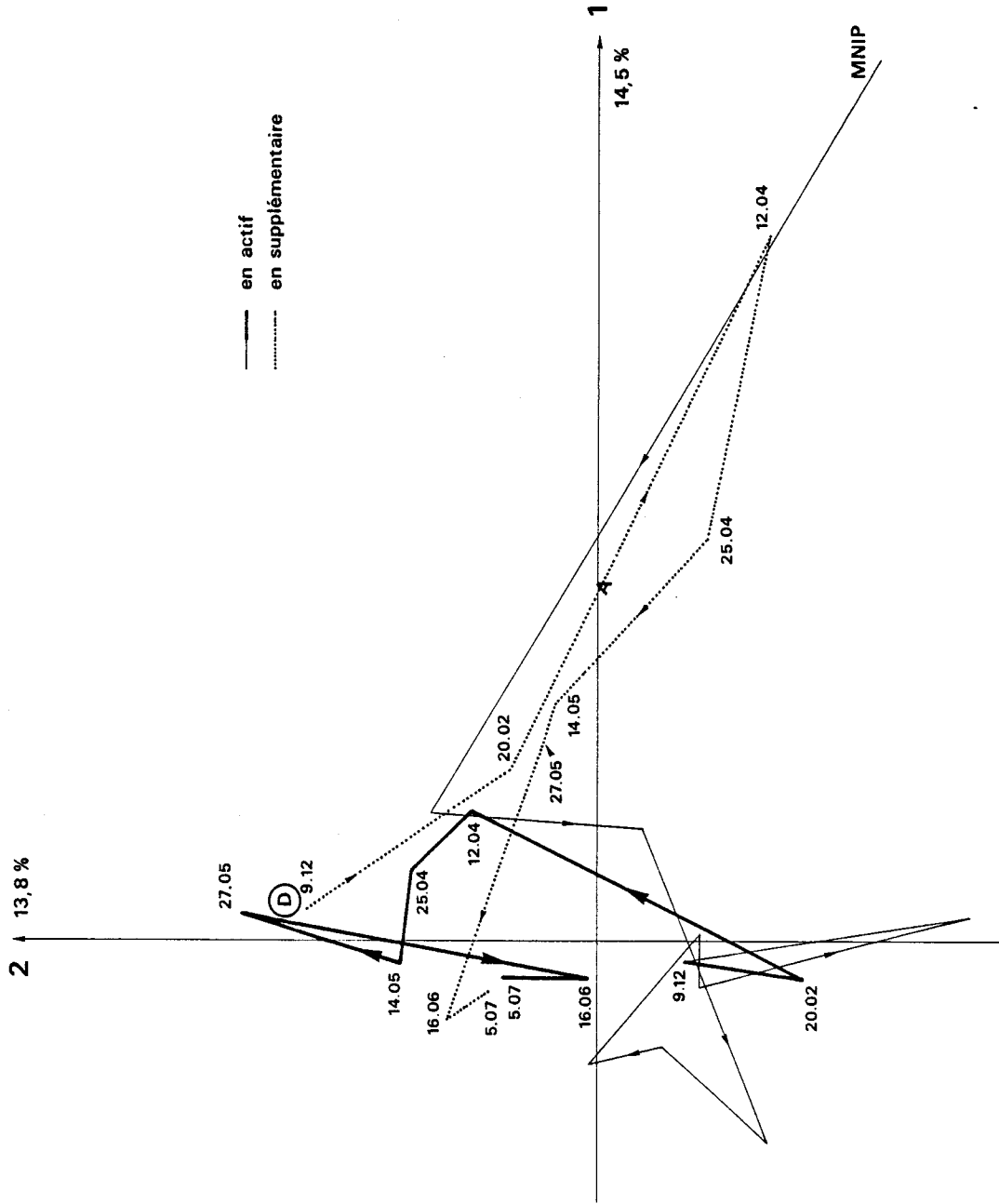


Fig. 109d Profil faunistique de la Série D et du milieu naturel pendant la même période de temps.

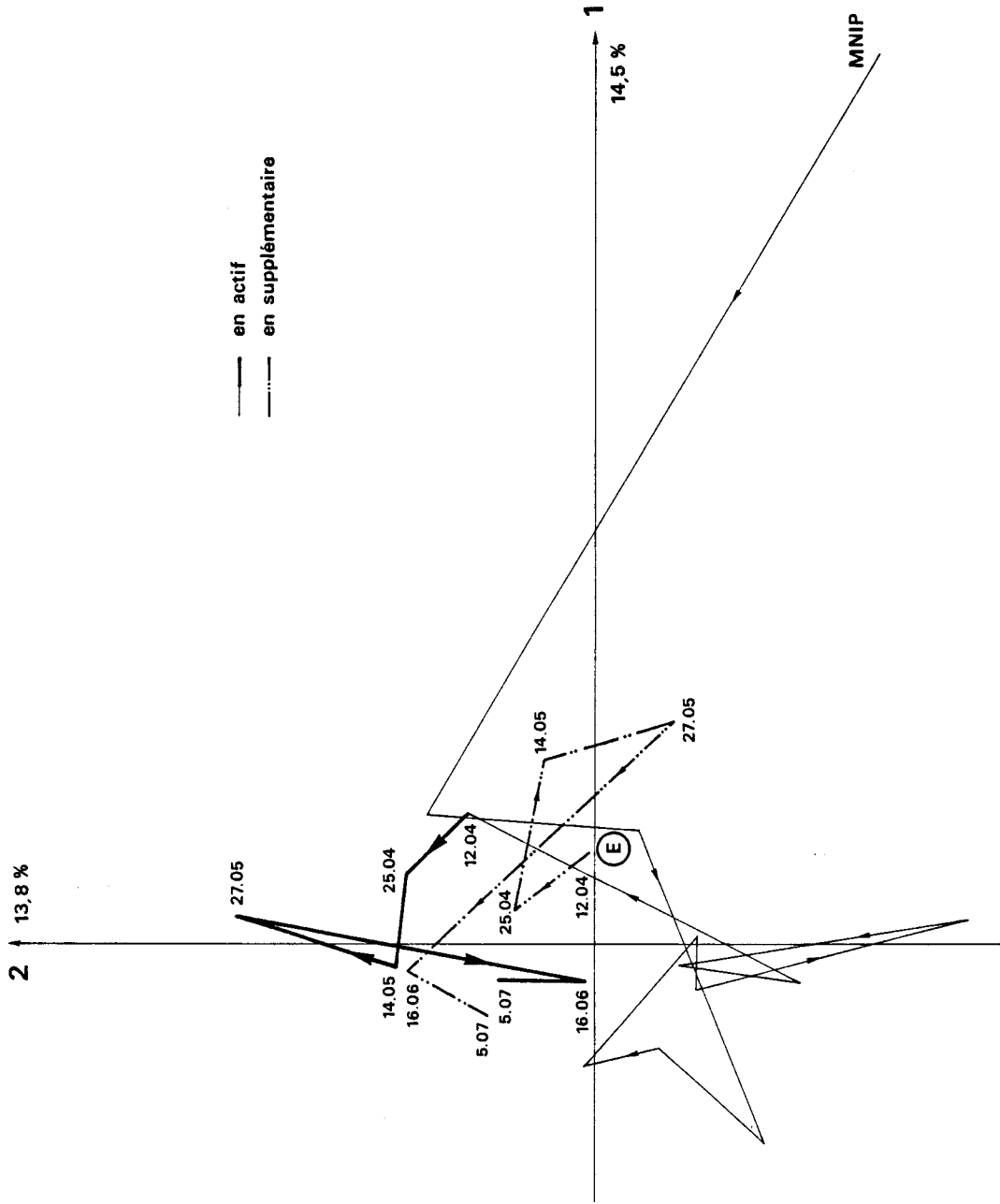


Fig. 109e Profil faunistique de la Série E et du milieu naturel pendant la même période de temps.

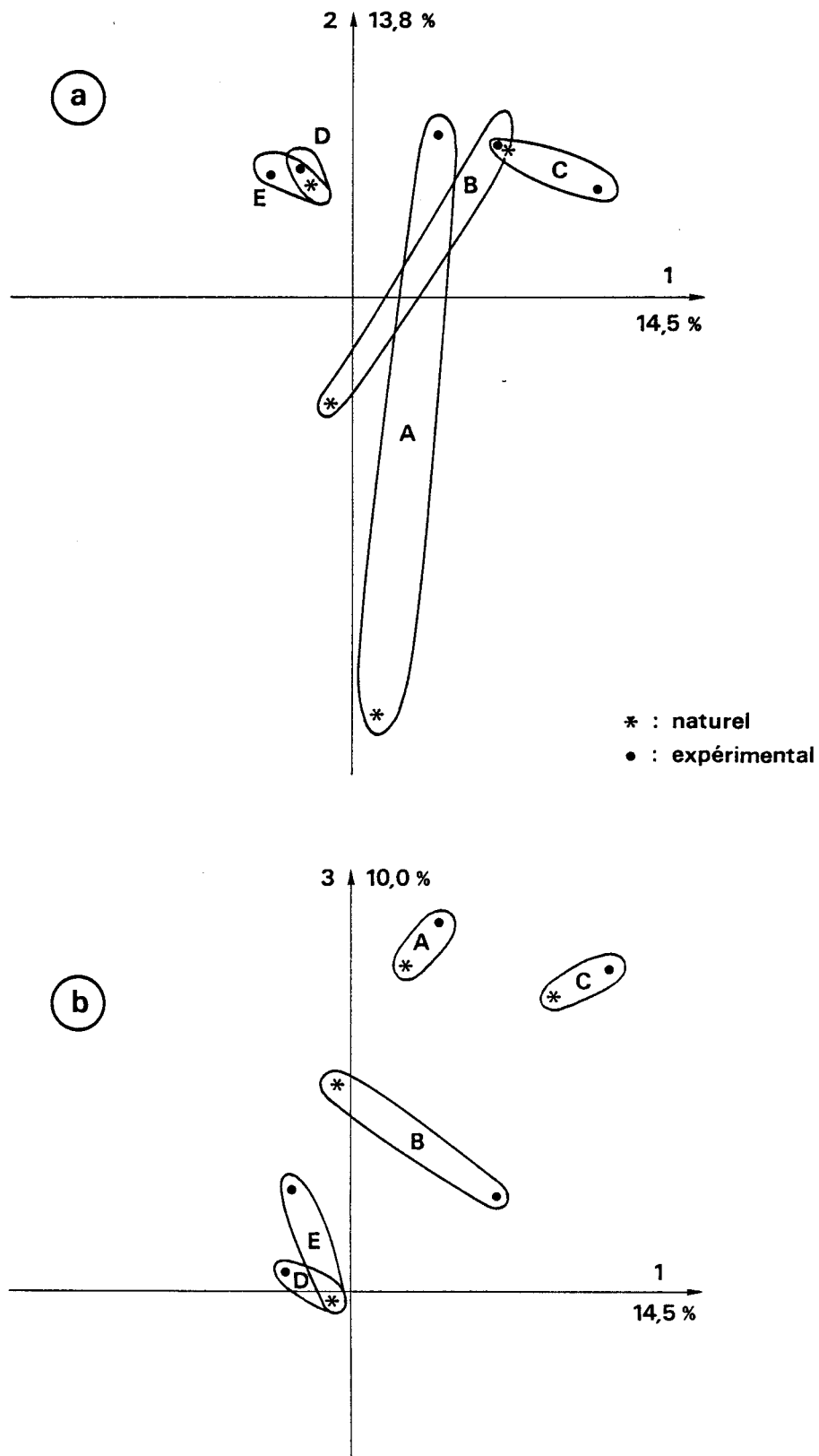


Fig. 110 Profils faunistiques à la fin de chaque série comparés à ceux du milieu naturel (MNIP) à la même date.

juillet à septembre, mais l'évolution ultérieure diverge par rapport à celle du milieu naturel. La B, posée en été et se recolonisant au cours de l'automne ne se rapproche à aucun moment du peuplement naturel. La C, posée en automne et se recolonisant en hiver, est relativement proche de la communauté à *Abra* arrivé le printemps. Les séries D et E, posées la première en novembre, la seconde en février, et se recolonisant toutes deux au printemps, reconstituent très bien, en été, la communauté environnante.

Un hypothèse pour expliquer ces phénomènes pourrait être la suivante :

Les recrutements de printemps sont fondamentaux pour la reconstitution (et le renouvellement) de la communauté à *Abra alba*. Une fois recrutée pour l'année, la communauté en place inhibe l'installation d'autres espèces, dont les larves planctoniques arrivant à d'autres époques de l'année. Ces larves "étrangères" peuvent néanmoins se fixer sur les modules où la communauté à *Abra* n'est pas encore installée : elles peuvent donc constituer dans les modules immergés à d'autres époques qu'au printemps, une communauté distincte de la communauté environnante en place.

Pour le vérifier, nous avons dressé la liste des principales espèces apparues lors des trois recrutements et l'avons comparée à la liste des espèces classiques de la Communauté à *Abra alba*.

Le résultat est donné par le tableau suivant. Il semble que l'hypothèse soit vérifiée pour les recrutements β et δ . Il se trouve dans ces recrutements plusieurs espèces importantes non très communes dans la communauté, et même, dans δ , deux espèces jamais trouvées dans l'échantillonnage du milieu naturel environnant : *Onchidoris bilamellata* et *Corophium arenarium*. En revanche les espèces présentes dans ces recrutements et habituellement fréquentes dans la communauté à *Abra* sont peu nombreuses et loin de constituer la communauté complète. On peut donc penser que la communauté normale n'est pas encore constituée, et n'a pas éliminé les espèces "étrangères".

Tableau 56 Liste des principales espèces responsables de recrutements β , γ et δ dans l'AFC faite avec les cinq séries expérimentales en actif

| AFC | Recrutement β | Recrutement γ | Recrutement δ |
|----------------|--|---|--|
| Plan (1, 2) | . Eualus occultus . Pisidia longicornis Pilumnus hirtellus Crangon crangon Echinocardium cordatum Eusyllis assimilis Crepidula fornicata Caprella linearis | Spio filicornis Gammarus zaddachi Atylus swammerdami Ampelisca brevicornis Microprotopus maculatus Oerstedtia dorsalis | Scoloplos armiger Eteone longa Lanice conchilega Nereis sp. . Eusyllis sp. . Thelepus setosus . Mya truncata x Corophium arenarium Corophium volutator |
| Plan (1, 3) | . Eualus occultus . Pisidia longicornis Pilumnus hirtellus Echinocardium cordatum Crepidula fornicata . Eusyllis assimilis Crangon crangon Décapodes indet. | Spio filicornis . Arenicola marina (seulement juvéniles) Gammarus zaddachi Oerstedtia dorsalis Microprotopus maculatus Harmothoë lunulata | . Eusyllis sp. Eteone longa Polydora ciliata x Onchidoris bilamellata . Sepiola cf. atlantica Corophium arenarium . Mya truncata |

x Espèces jamais trouvées dans le milieu naturel

. Espèces pas très abondantes dans la communauté à *Abra alba*

En revanche, le recrutement γ ne comprend pratiquement que des espèces communes de la communauté : l'hypothèse ne peut pas ici être retenue. La seule espèce "étrangère" est *Arenicola marina*, dont la présence sous forme de juvéniles est singulière car cette espèce est généralement inféodée aux plages : son recrutement dans les modules dénote l'arrivée peut-être fortuite, d'un paquet de larves planctoniques, que la communauté en place n'a pas rejetées immédiatement.

6.1.3.2. Analyses conjointes de chaque série expérimentale avec le milieu naturel aux mêmes dates

Afin de préciser la comparaison milieu naturel (MNIP) - milieu expérimental série par série, nous avons ensuite réalisé des AFC restreintes aux dates correspondant séparément aux 5 séries. Pour chacune, nous avons réalisé :

1) une analyse comportant la série expérimentale en actif et la série du milieu naturel aux mêmes dates en supplémentaire ;

2) une analyse sur les mêmes données, mais en inversant les rôles des deux séries.

(Toutes ces analyses sont en outre restreintes aux espèces

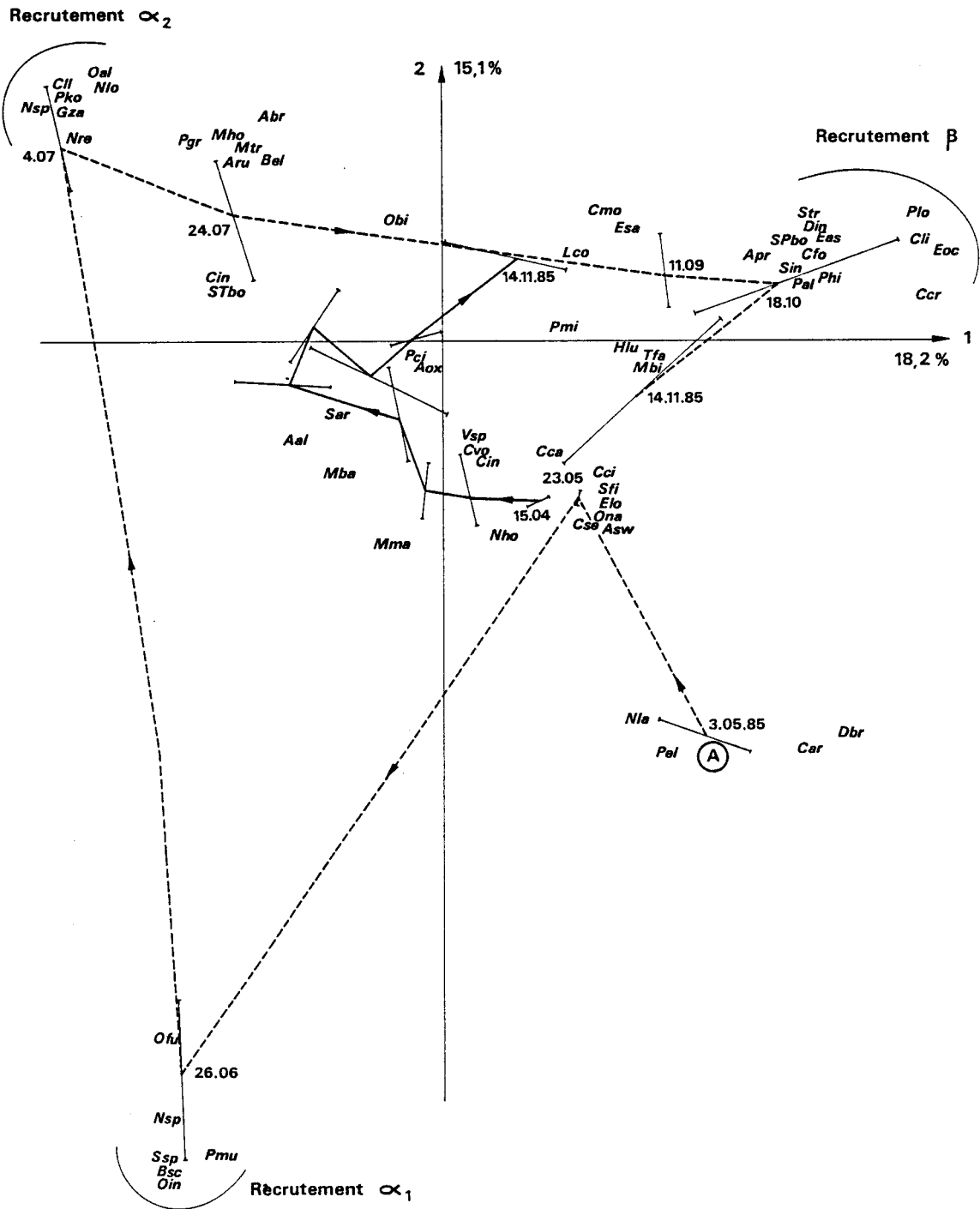


Fig. 111a AFC: Projection de la Série A en actif et le milieu naturel (MNIP) aux mêmes dates en supplémentaire. Dans les deux milieux les barycentres ont été calculés, les barres rendent compte de la variabilité.

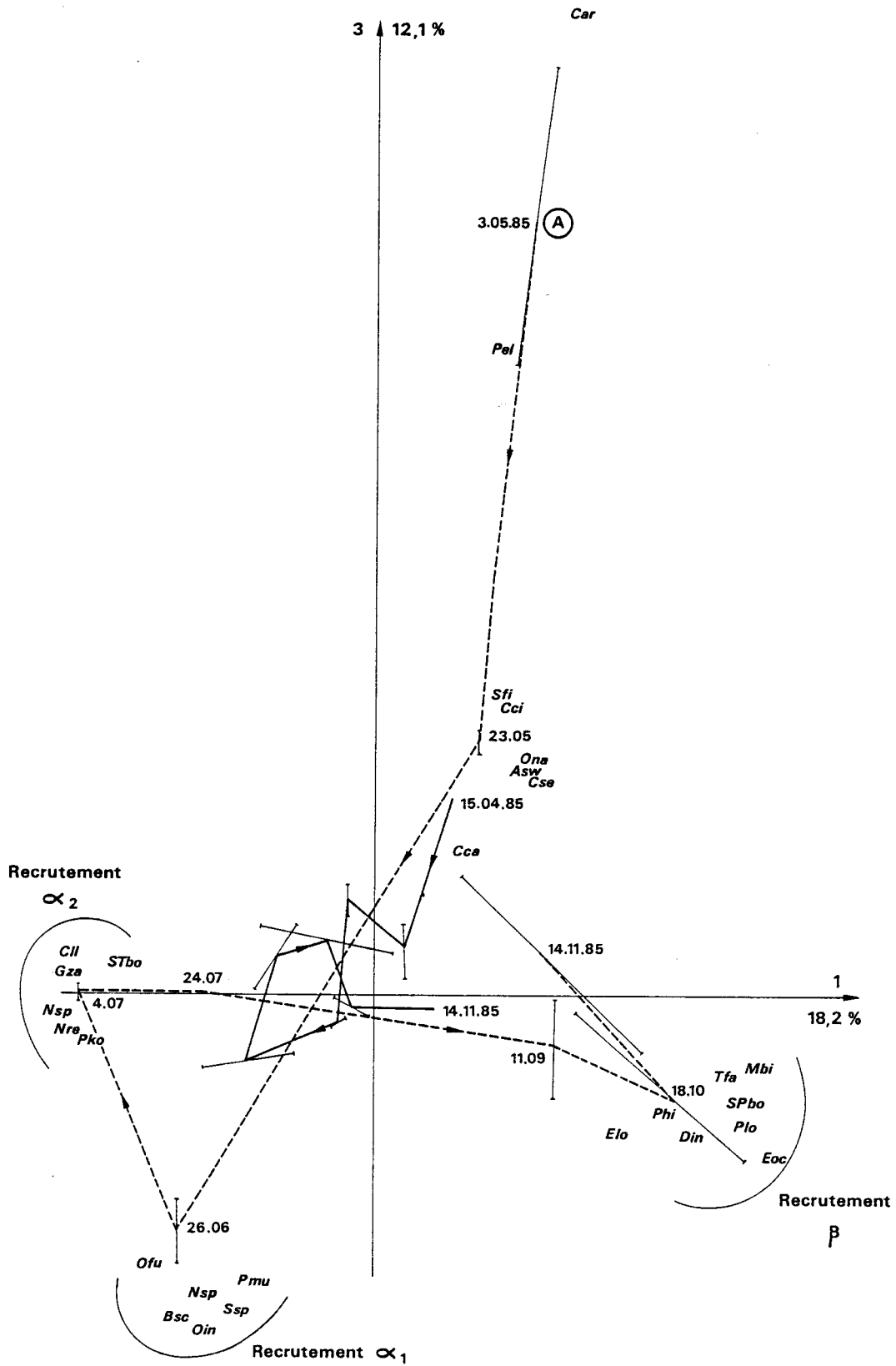


Fig. 111b AFC dans le plan 1, 3: la Série A en actif et le MNIP aux mêmes dates en supplémentaire.

structurantes et accompagnatrices définies précédemment).

SERIE A (15/4/85 A 14/11/85)

A1 - Série en actif (95 espèces : 8 dates ; 16 modules), MNIP aux mêmes dates en supplémentaire. Les trois premiers axes contiennent 18,2%, 15,1% et 12,1% de l'inertie (Figures 111a, b).

Dans le plan (1, 2) l'évolution de la série est décrite par un déplacement autour de l'origine. Le barycentre des deux derniers modules se rapproche de ceux du début de la série, évoquant une sorte de cycle annuel qui n'aurait pas eu le temps de se boucler. Dans cette trajectoire trois points s'individualisent :

- 26 juin 1985 : recrutement de larves et juvéniles, noté α_1 , les espèces principales étant : *Phyllodoce mucosa*, *Owenia fusiformis*, *Nereis* sp., *Bodotria scorpioïdes*, *Oligochètes* indet., accompagnées par *Syllis*, sp.

- 4 juillet, un peu moins individualisé, semblant lié à une seconde période de recrutement, noté α_2 : larves et juvéniles de *Nereis longissima*, *Pectinaria Koreni*, *Phyllodoce groenlandica*, *Nephtys* sp., *Gammarus zaddachi*, *Nassarius reticulatus*, *Ophiura albida*.

- 18 octobre : recrutement, noté β , essentiellement lié à *Spiophanes bombyx*, *Eusyllis assimilis*, *Syllidae* indet. *Autolytus prolifer*, *Caprella linearis*, *Pontocrates altamarinus*, *Pisidia longicornis*, *Eualus occultus*, *Crangon crangon*.

Le milieu naturel représenté en supplémentaire montre aussi une rotation autour de l'origine, mais beaucoup moins ample : l'effet des deux importants recrutements ne se fait pas sentir.

Il semble donc que l'évolution des modules expérimentaux reproduise celle du milieu naturel environnant, mais en l'exagérant considérablement, surtout à cause de deux périodes d'intenses recrutements, non ressenties dans le milieu naturel.

La projection des espèces sur les plans factoriels semble donc s'organiser selon leur arrivée plus ou moins précoce ou tardive dans les modules. Ainsi, successivement, chaque groupe des modules semble être lié à un groupe d'espèces, non seulement au niveau des trois recrutements signalés, mais pour toutes les dates.

Par exemple *Pygospio elegans*, *Clitellio arenarius* et *Notomastus*

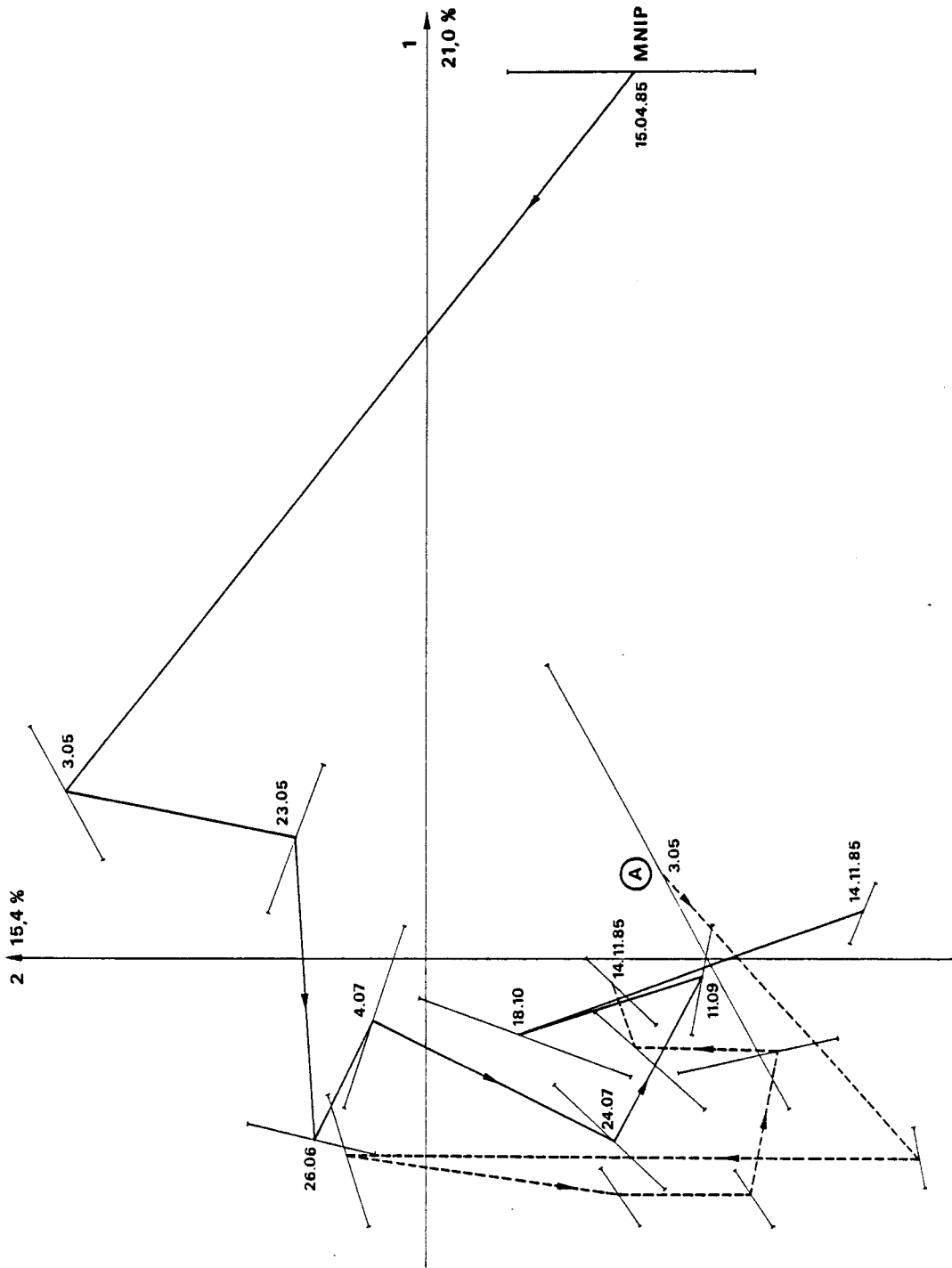


Fig. 112a AFC: Projection de la Série A en supplémentaire et le MNIP aux mêmes dates en actif.

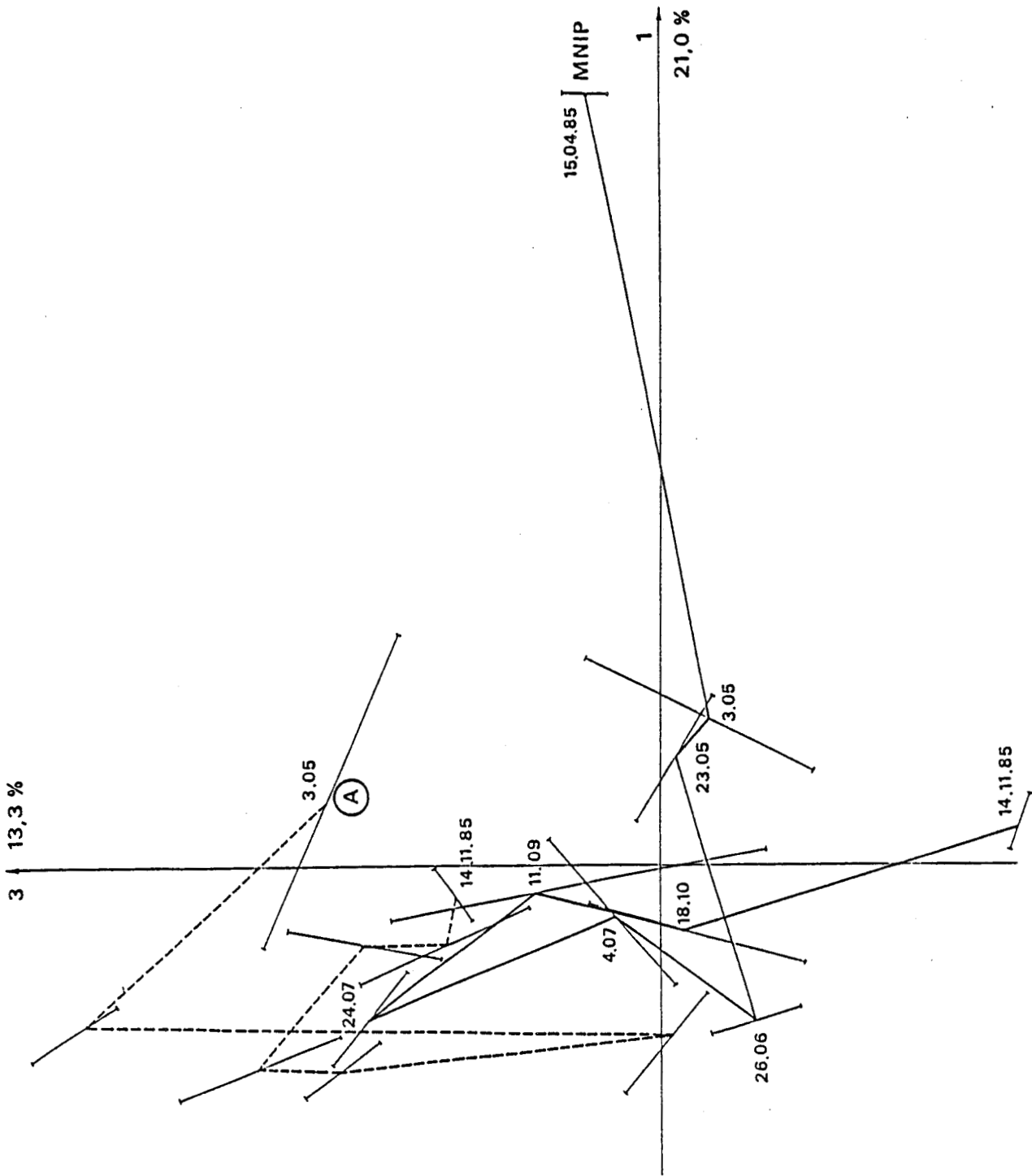


Fig. 112b AFC dans le plan 1, 3 : la Série A en supplémentaire et le MNIP en actif.

latericeus très proches des premiers modules relevés le 3/5/85 ; ensuite les modules suivants (23/5/85) sont en relation avec *Capitella capitata*, *Cirratulus cirratus*, *Spio filicornis*, *Eteone longa*, *Orchomene nana*, *Atylus swammerdami* et *Corophium sextonae*. Certaines espèces tels que *Eumida sanguinea*, *Lanice conchilega*, *Pholoë minuta*, *Harmothoë lunulata*, *Pilumnus hirtellus*, etc, sont assez abondantes à la fin de l'expérience, avec proportion importante d'adultes mûrs sexuellement (femelles avec oeufs) donc une population réellement installée.

Les deux derniers modules relevés sont assez distants dans l'espace factoriel (ce qui n'est pas le cas général, puisque le plus souvent les deux modules relevés en même temps sont voisins : segments en trait fin sur la figure), et l'un d'eux contient une forte proportion de *Capitella capitata* et d'autres espèces qui le rapprochent (et rapprochent aussi le barycentre des deux modules) des échantillons récoltés le 23 mai.

A2 - Série en supplémentaire, MNIP (95 espèces, 9 dates : 18 coups de benne) en actif. Les trois premiers axes contiennent 21,0%, 15,4% et 13,3% de l'inertie.

La structure apparaissant sur la projection (1, 2) pour le milieu naturel est bien différente de la précédente (Fig. 112a). Elle se caractérise d'abord par l'isolement de la première récolte (faite à la date d'immersion des modules, donc ne correspondant pas à une date de relevé de module), en raison d'une prolifération de *Spio filicornis* aussitôt après un hiver très froid. La suite de l'évolution se décrit essentiellement le long de l'axe 2 (de haut en bas sur le graphique), avec cependant une singularité le 24 juillet, se traduisant par un éloignement selon l'axe 3, lié à un très fort recrutement de *Pectinaria koreni*, dont beaucoup d'individus meurent ensuite (Figure 112b).

La série expérimentale, telle que projetée dans ces plans, ne montre pas de structure remarquable : elle chemine irrégulièrement dans la région moyenne de la structure du milieu naturel.

SERIE B (4/7/85 à 9/12/85)

B1 - Série en actif (95 espèces, 5 dates : 7 modules), MNIP aux mêmes dates en supplémentaire. Les trois premiers axes totalisent 77,5 de l'inertie (40,9%, 20,2% et 16,4%).

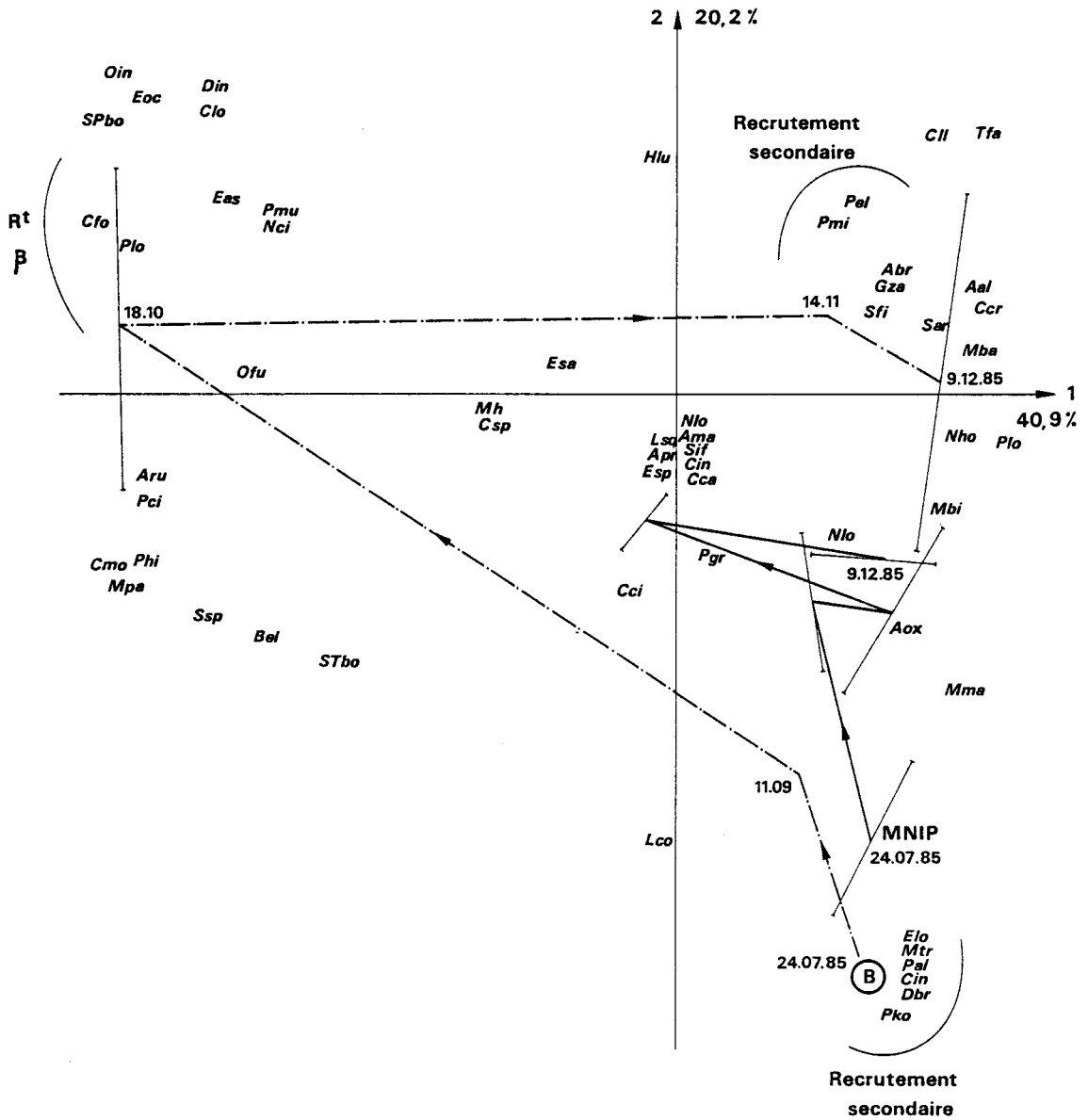


Fig. 113a AFC: Projection de la Série B en actif et le MNIP aux mêmes dates en supplémentaire.

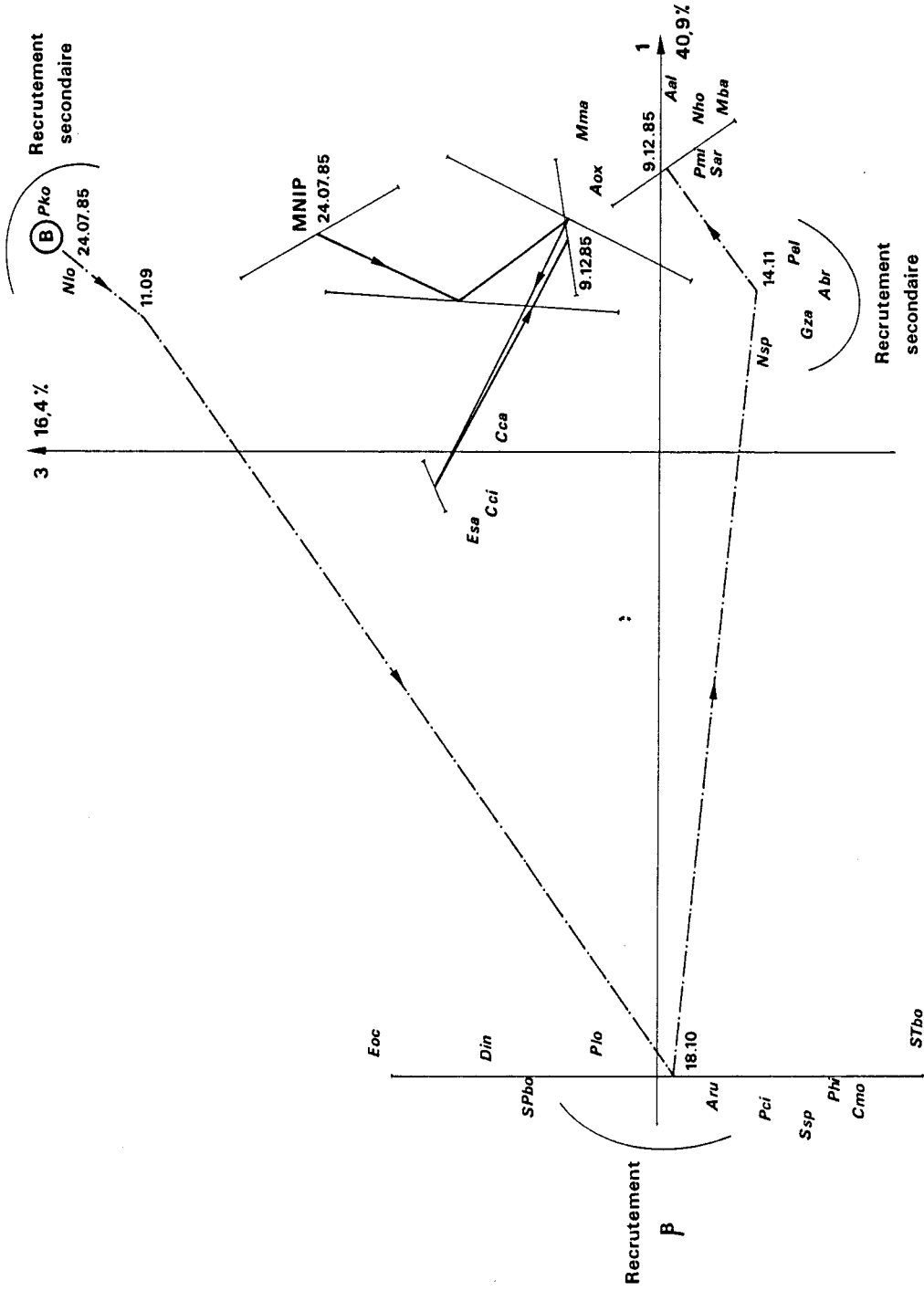


Fig. 113b AFC dans le plan factoriel 1,3 : la Série B en actif et le MNIP aux mêmes dates en supplémentaire.

Dans le plan (1, 2), l'évolution des modules se caractérise par une trajectoire heurtée, reliant les points du début et de la fin de la série (échelonnés selon l'axe 2) à travers une irrégularité importante à la mi-octobre (point très éloigné sur l'axe 1) correspondant au recrutement β (cf. Tableau 57). Les espèces qui le caractérisent sont : *Spiophanes bombyx*, *Polydora ciliata*, *Owenia fusiformis*, *Eusyllis assimilis*, *Crepidula fornicata*, *Carcinus moenas*, *Eualus occultus*, *Pisidia longicornis*, *Pilumnus hirtellus*, *Caprella linearis*, Oligochètes indéterminés (Fig. 113a).

L'évolution faunistique dans le milieu naturel ne décrit que des oscillations de faible amplitude dans ce plan, apparemment sans corrélation avec celle des modules.

Les mêmes remarques peuvent être faites à propos des projections dans (1, 3) et (2, 3). L'évolution des modules se caractérise par une trajectoire tournant grossièrement autour du nuage de points représentatifs du milieu naturel.

Dans le plan des axes 1, 3, les espèces structurantes associées aux deux premiers modules relevés sont *Pectinaria koreni* et *Nereis longissima* (Fig. 113b). Les modules intermédiaires du 18 octobre présentent pratiquement le même groupe d'espèces que dans le plan (1, 2). Enfin, les deux derniers modules (9.12.85) sont essentiellement liés à quelques unes des espèces caractéristiques de la communauté à *Abra alba* : *Aonides oxycephala*, *Pholoë minuta*, *Pygospio elegans*, *Scoloplos armiger*, *Nephtys hombergii*, *Mysella bidentata*, *Abra alba*, *Macoma balthica* et *Corophium crassicorne*. C'est ce qui montre que le peuplement expérimental tend à ressembler de plus en plus au peuplement du milieu naturel environnant.

B2 - Série en supplémentaire et MNIP aux mêmes dates (95 espèces, 5 dates : 10 coups de benne) en actif. Les trois premiers axes contiennent respectivement 33,2%, 16,9% et 12,0% de l'inertie (Fig. 114a, b).

Les trajectoires des deux ensembles de données semblent totalement indépendantes (Fig. 114a).

Le milieu naturel évolue essentiellement le long de l'axe 1, il conserve un point qui s'individualise fortement le 14/11/85 (correspond à un recrutement secondaire de la série B). Le milieu expérimental démarre son évolution loin des dates correspondantes du milieu naturel. Ainsi, les deux derniers modules relevés en décembre se situent à mi-chemin

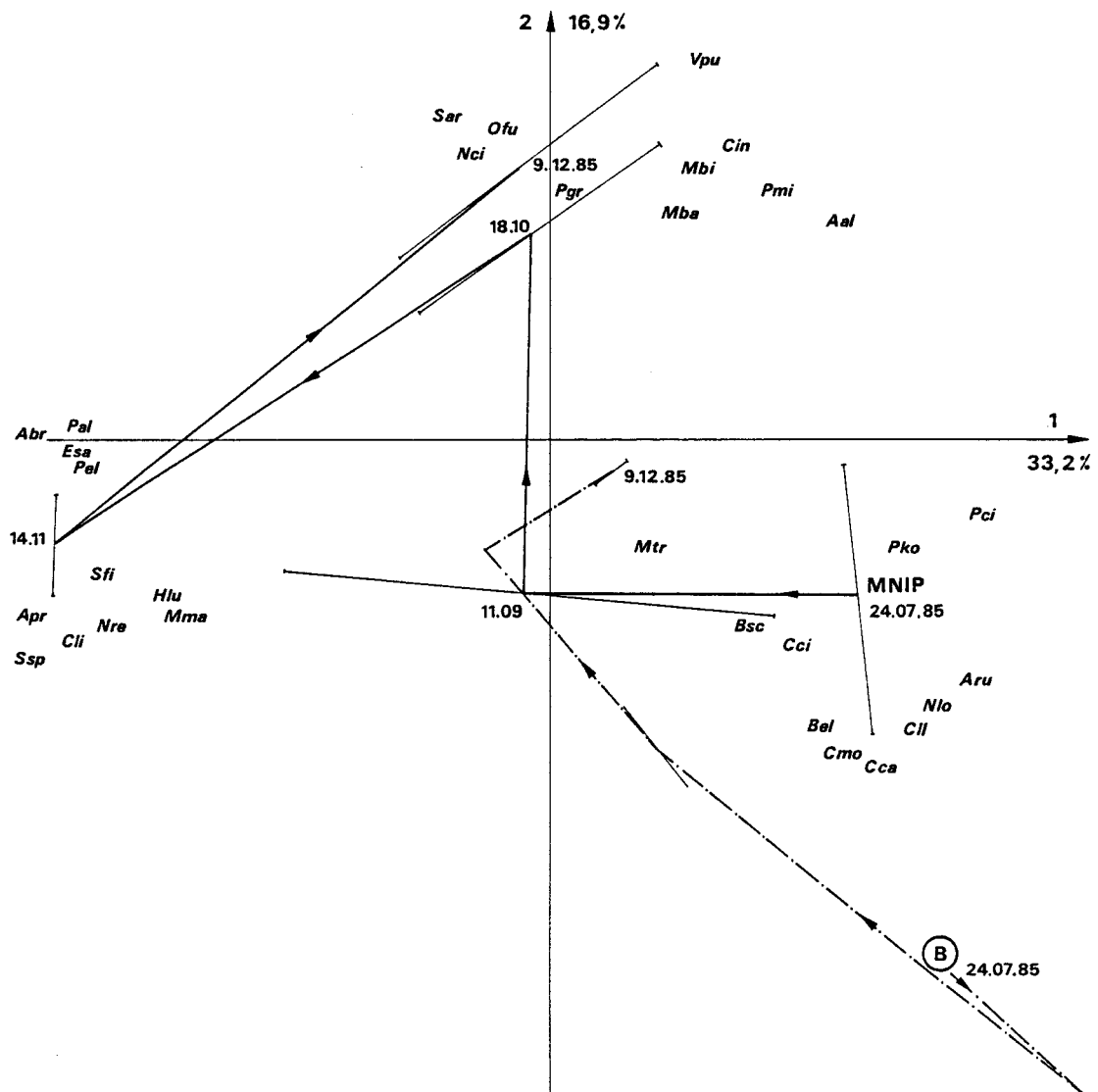


Fig. 114a AFC: Projection de la Série B en supplémentaire et le MNIP aux mêmes dates en actif.

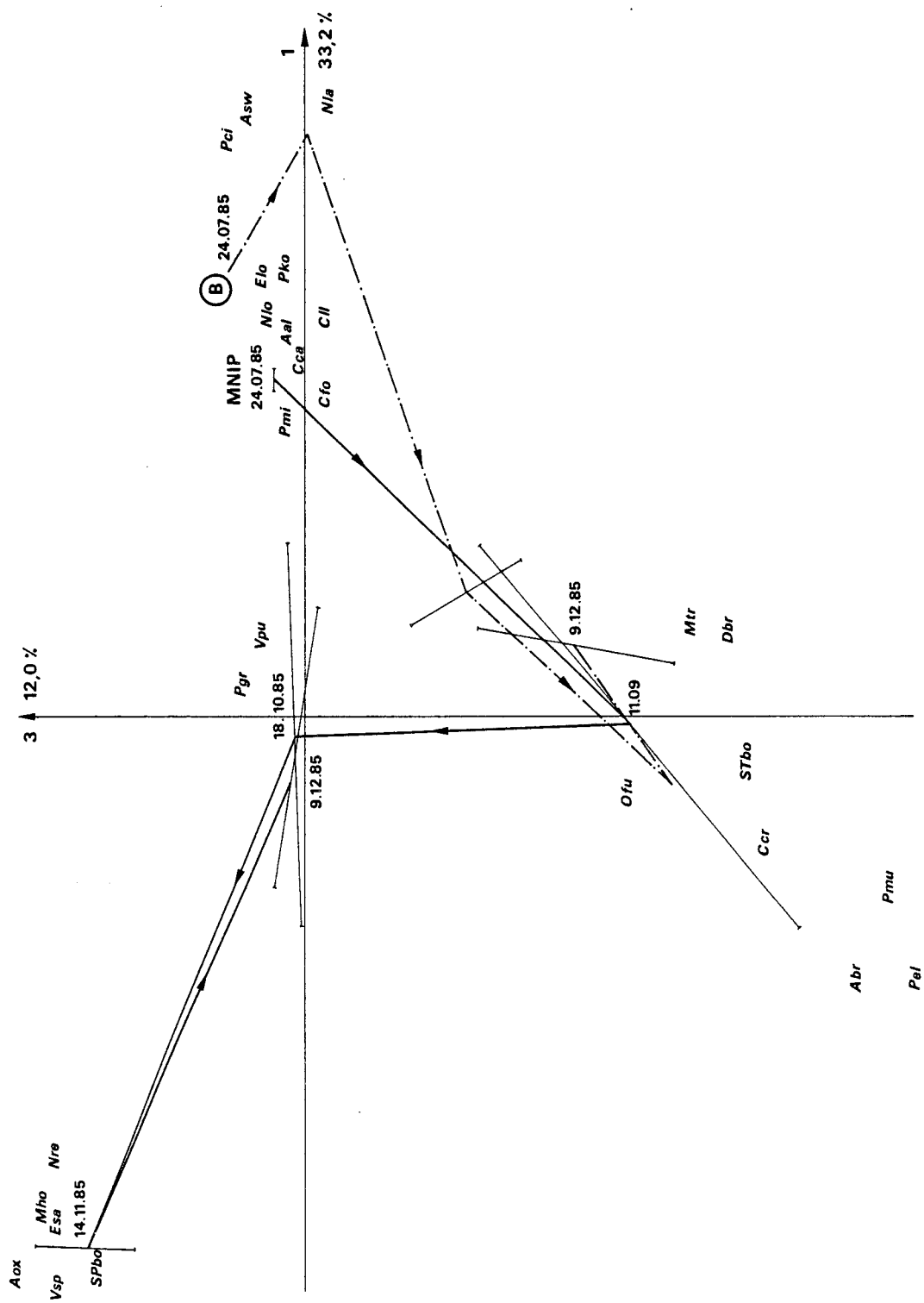


Fig. 114b AFC dans le plan factoriel 1, 3: la Série B en supplémentaire et le MNIP en actif.

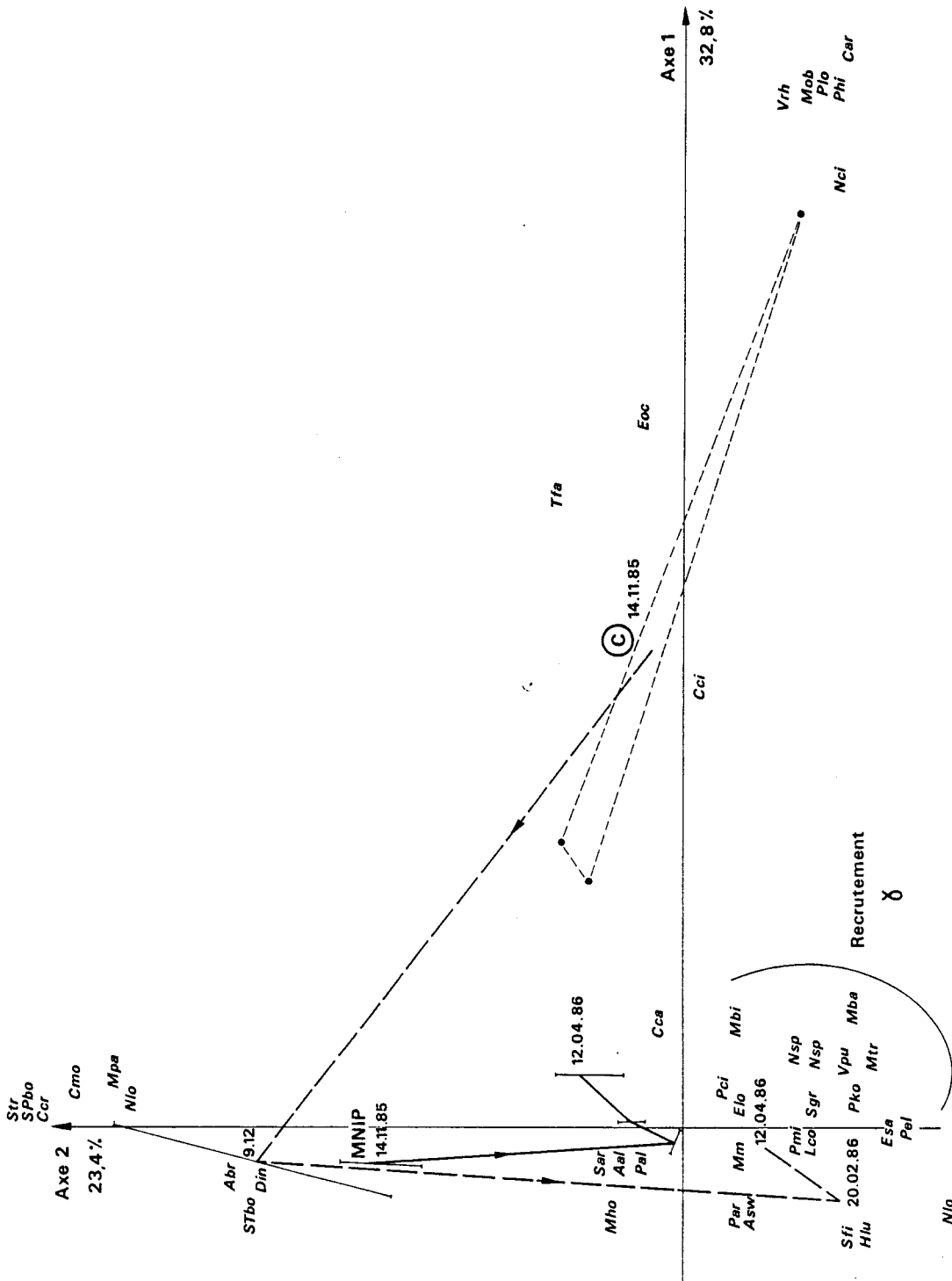


Fig. 115a AFC: Projection de la Série C en actif et le MNIP aux mêmes dates en supplémentaire.

entre les prélèvements de septembre et octobre et relativement près de l'origine.

En conclusion, le milieu expérimental ne suit pas l'évolution du milieu naturel.

SERIE C (18/10/85 à 12/4/86)

C1 - Série en actif (95 espèces, 4 dates : 8 modules), MNIP aux mêmes dates en supplémentaire. Les trois premiers axes contiennent respectivement 32,8%, 23,4% et 17% de l'inertie totale (Fig. 115a, b).

L'axe 1 isole la première date de relevé, caractérisée par les recrutements pionniers de *Cirratulus cirratus*, *Nephtys cirratus*, *Tellina fabula* et *Eualus occultus*. L'axe 2 décrit l'évolution subséquente, opposant essentiellement le recrutement de début novembre 85 de celui de mi-avril 86 (χ : voir tableau 57). Dans le plan des axes (1, 2) (Fig. 115a) le relevé de novembre est lié aux espèces *Spiophanes bombyx*, *Nereis longissima*, *Sthenelais boa*, *Magelona papillicornis*, *Ampelisca brevicornis*, *Corophium crassicorne*, parmi les structurantes. En revanche, celui de la mi-avril est en relation avec *Spio filicornis*, *Phyllodoce groenlandica*, *Pholoë minuta*, *Lanice conchilega*, *Notomastus latericeus*, *Mysella bidentata*, *Macoma balthica*, *Microprotopus maculatus*, etc.

La plupart d'opportunistes se situent près de l'origine, par exemple *Polydora ciliata*, *Scoloplos armiger*, *Capitella capitata*.

Le milieu naturel décrit, comme dans les cas précédents, des fluctuations de moins grande amplitude, autour desquelles semble tourner l'évolution des modules.

C2 - Série en supplémentaire, MNIP (95 espèces, 4 dates : 8 coups de benne) en actif. Les trois premiers axes rendent compte de 39,2%, 19,1% et 14,0% de l'inertie (Fig. 116a, b).

Le MNIP en actif ne présente pas une évolution cohérente dans les plans 1, 2 ni 1, 3. Deux points "aberrants" s'observent le 9/12/85 et le 20/2/86 (voir Fig. 116b) ; ils ne semblent pas correspondre à des périodes de recrutements particuliers.

La série C, très compacte est située dans le dernier segment de la trajectoire du MNIP.

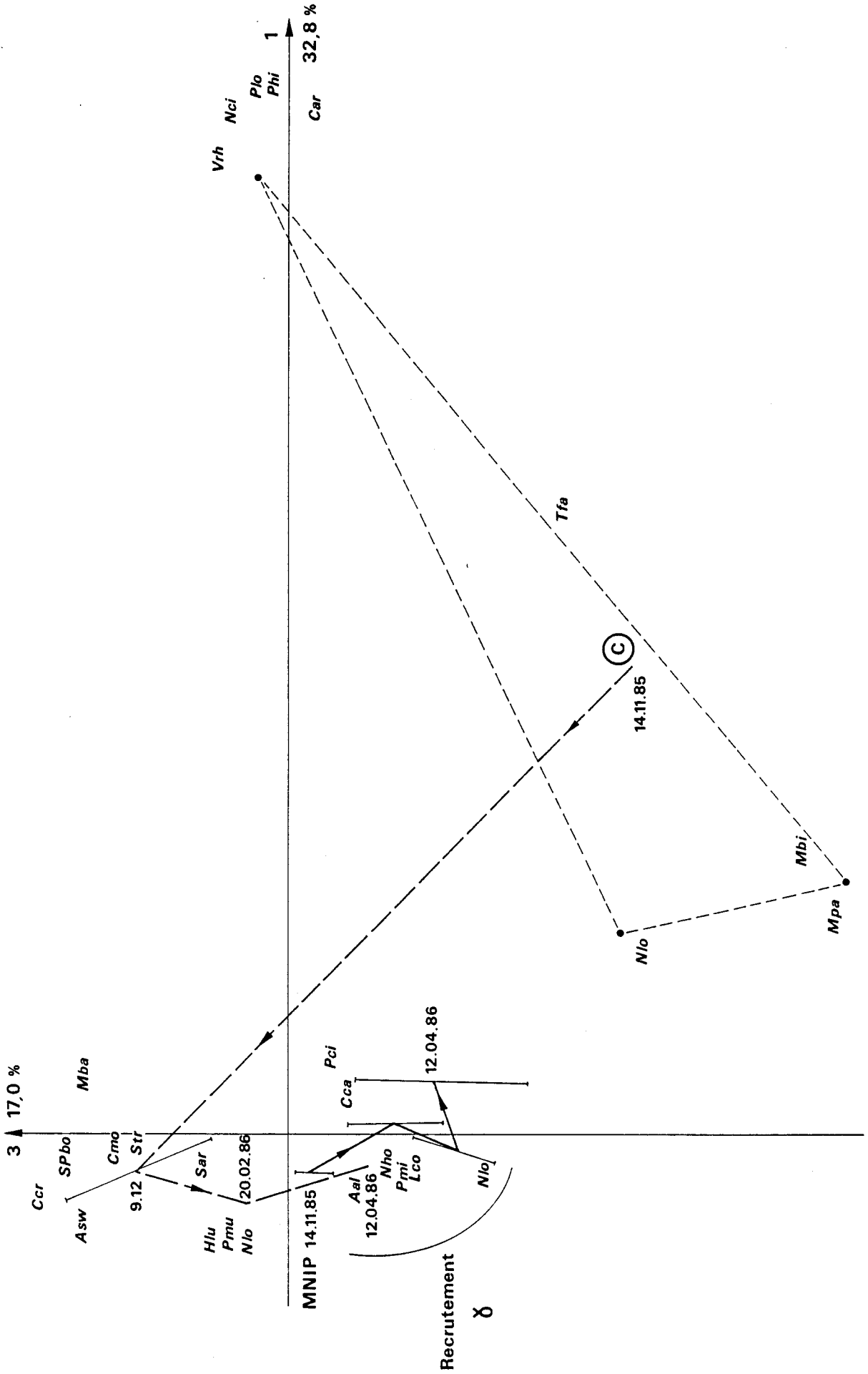


Fig. 115b AFC dans le plan 1, 3: la Série C en actif et le MNIP aux mêmes dates en supplémentaire.

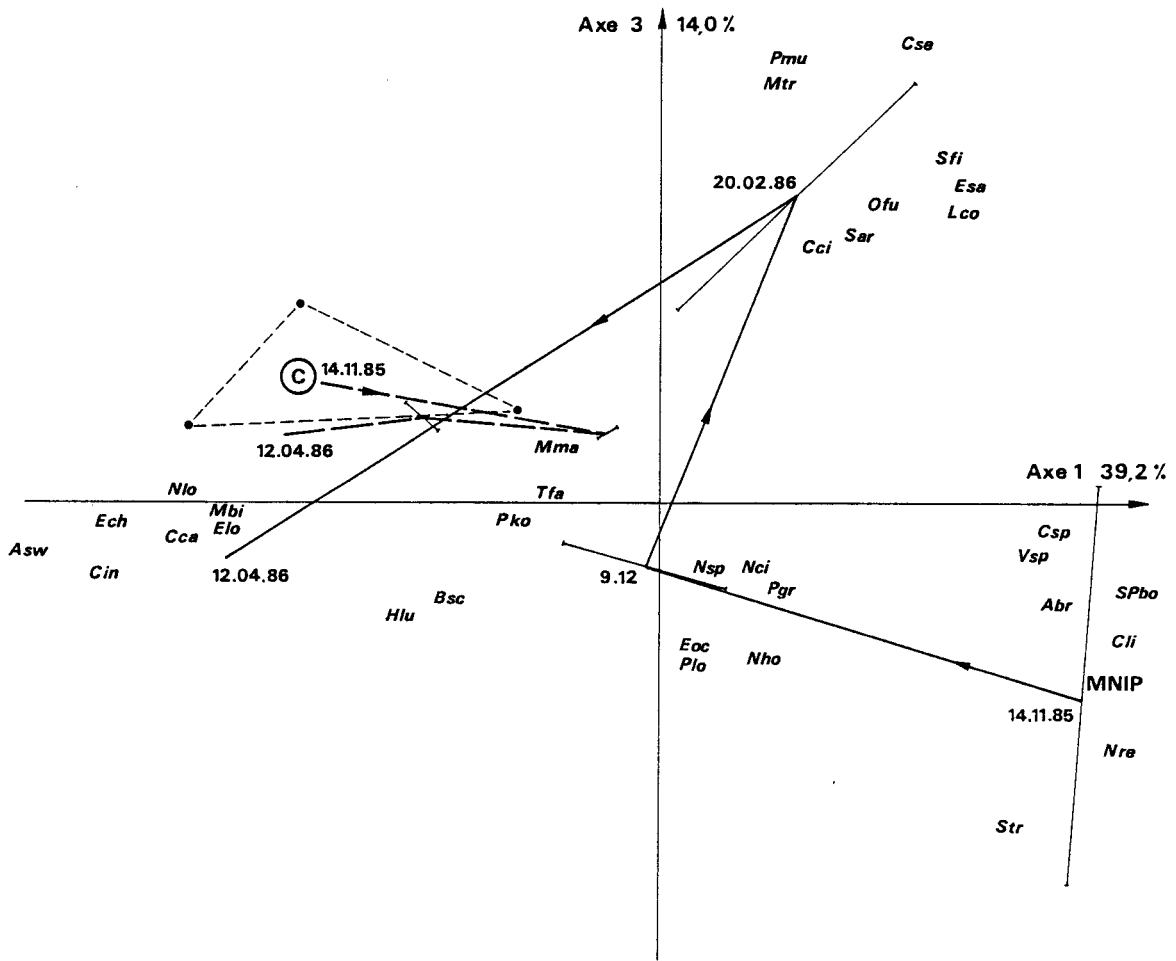


Fig. 116b AFC dans le plan factoriel 1, 3: la Série C en supplémentaire et le milieu naturel (MNIP) en actif.

Série D (14/11/85 à 5/7/86)

D1 - Série en actif (95 espèces ; 8 dates : 27 modules), MNIP aux mêmes dates en supplémentaire. Les trois premiers axes contiennent respectivement 22,9%, 12,1% et 9,3% de l'inertie (Fig. 117a, b).

L'axe 1 est chronologique, le scénario observé indique deux recrutements importants : γ (avril 86) et δ (juin 86). Pour les espèces concernées, voir tableau 58. Dans le plan (1, 2) l'évolution de la série présente un point qui s'individualise du côté négatif de l'axe 2. Il peut être mis en relation avec la colonisation le 20/2/86 par *Pygospio elegans*, *Pisidia longicornis*, *Pontocrates altamarinus* ainsi que *Capitella capitata* (arrivée massive de larves et juvéniles). Ensuite la série évolue le long de l'axe 2 et arrive à un stade intermédiaire en avril 86 ; les modules suivants présentent un peuplement voisin de celui du milieu naturel (Fig. 117a).

L'évolution de la série décrit presque un cycle annuel : rotation de points-modules autour de l'origine, enveloppant la trajectoire du milieu naturel.

Remarquons dans le plan (1, 3) (Fig. 117b) la variabilité des 10 replicats (16/6/86) qui sont au contraire très bien groupés dans le plan (1, 2). L'axe 3 oppose les recrutements γ et δ , c'est-à-dire, un stade transitoire d'un stade final proche du milieu naturel environnant.

D2 - Série en supplémentaire, MNIP (95 espèces ; 8 dates : 16 coups de benne) en actif. Les trois premiers axes extraient 23,4%, 18,0% et 10,5% de l'inertie.

Le MNIP évolue en zigzags, autour de l'origine. Dans sa trajectoire (1, 2) quatre points s'individualisent, ils semblent correspondre à des périodes de recrutement du milieu naturel (Fig. 118a) :

1) fin février lié à *Spio filicornis*, *Spiophanes bombyx* et *Corophium sextonae*

2) avril lié à *Harmothoë lunulata*, *Phyllodoce groenlandica*, *Pectinaria Koreni*, *Atylus swammerdami* (correspond aux recrutements γ des séries C et D).

3) fin mai lié à *Nephtys sp.*, *Cerianthus lloydi*, *Lineus bilineatus*, *Clitellio arenarius* et Oligochètes indéterminé.

4) mi juin lié à *Lanice conchilega*, *Sthenelais boa* et *Cirratulus*

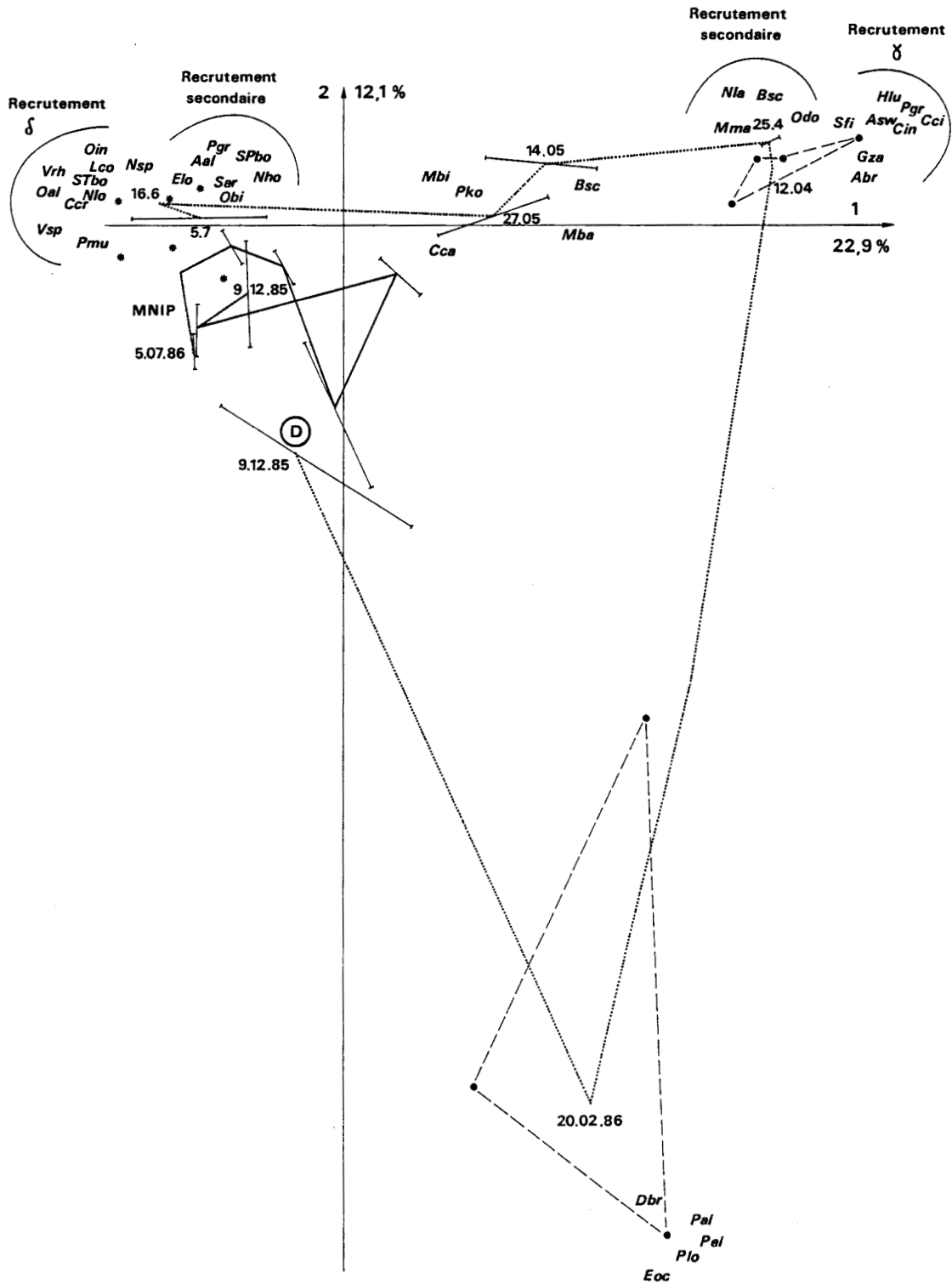


Fig.117a AFC: Projection de la Série D en actif et le milieu naturel (MNIP) aux mêmes dates en supplémentaire.

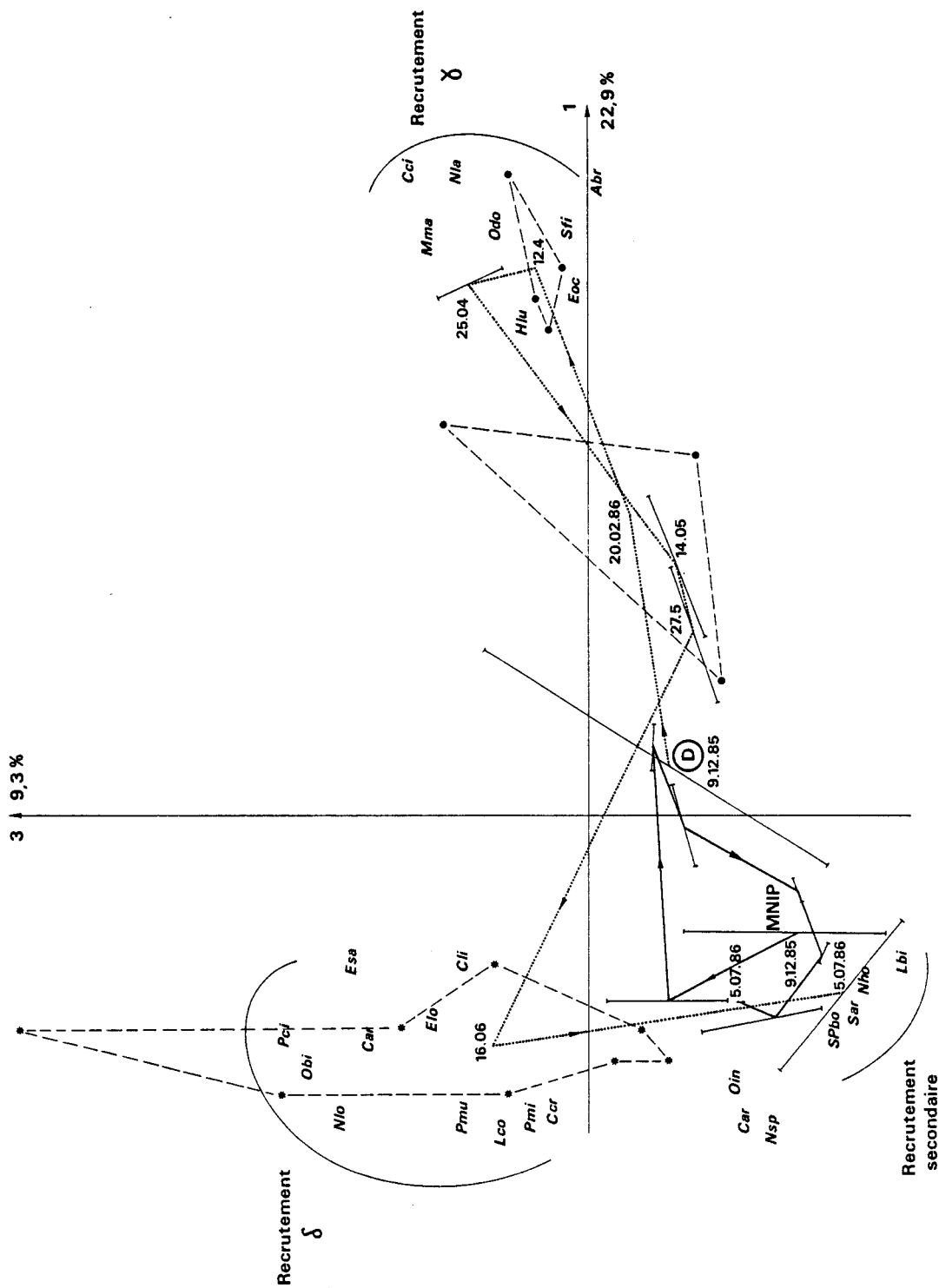


Fig. 117b Plan factoriel 1, 3: la Série D en actif et le milieu naturel (MNIP) en supplémentaire.

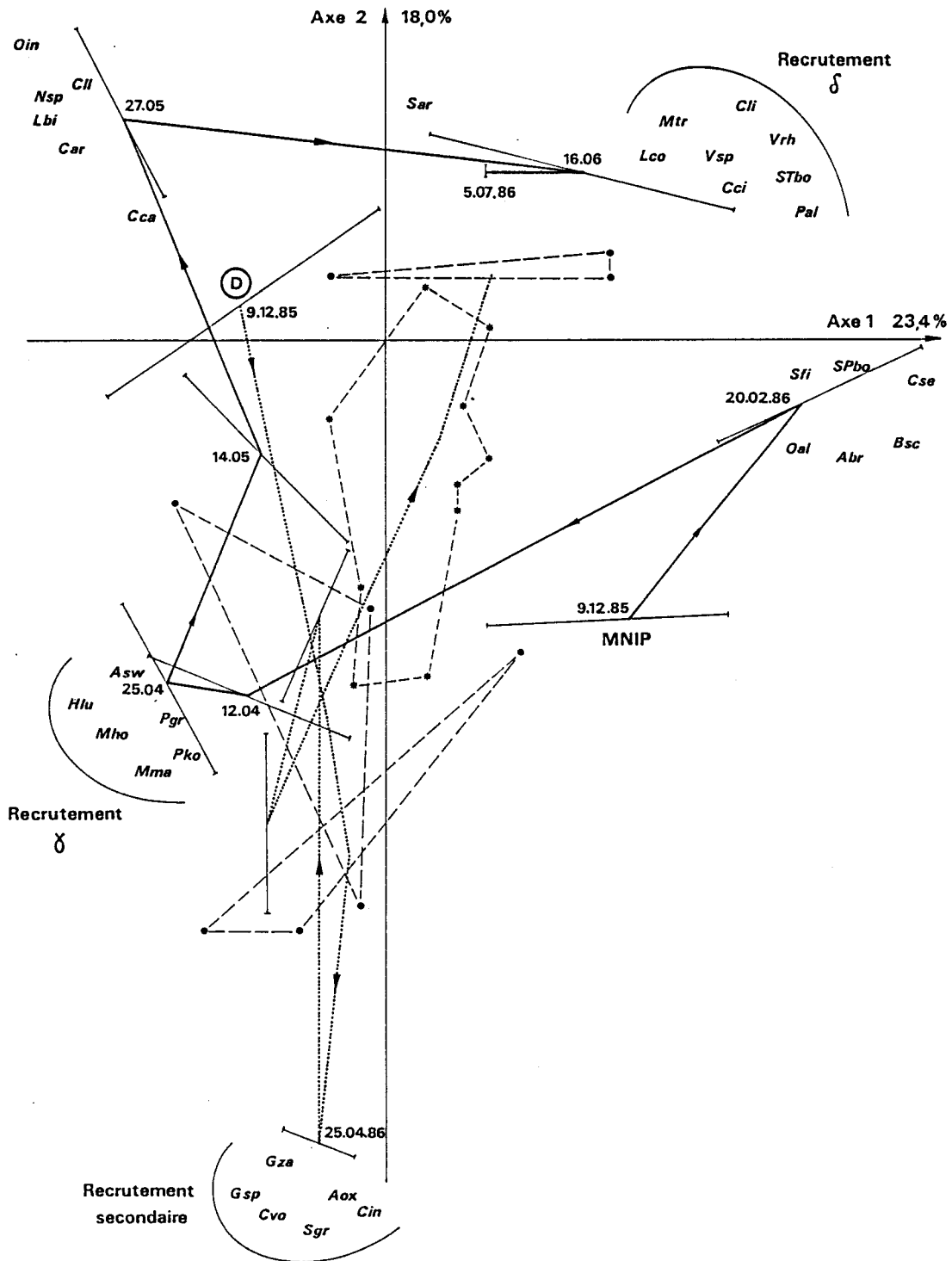


Fig. 118a AFC: Projection de la Série D en supplémentaire et le milieu naturel (MNIP) aux mêmes dates, en actif.

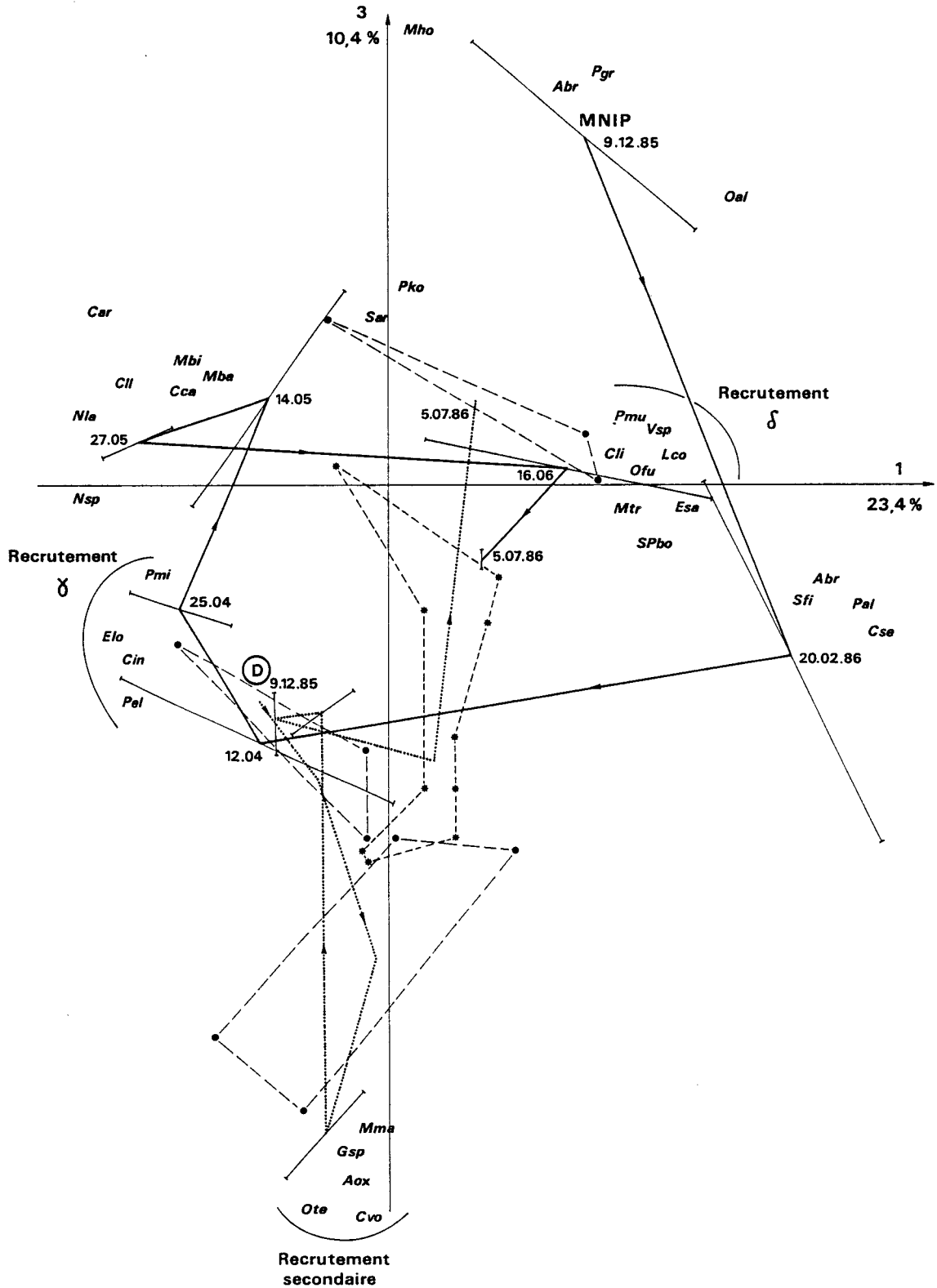


Fig. 118b AFC dans le plan factoriel 1, 3: la Série D en supplémentaire et le milieu naturel (MNIP) aux mêmes dates, en actif.

cirratus. La série en supplémentaire, évolue principalement le long de l'axe 2, le point le plus éloigné le long de cet axe (25/4/86) correspond à un recrutement secondaire (voir Tableau 57).

Dans le plan des axes (1, 3) le MNIP évolue de la même manière qu'en (1, 2). La série D s'allonge selon la diagonale (1, 3) ; le point extrême le long de l'axe 3 marque encore ici le recrutement du 25/4/86 (Fig. 118b).

Remarque : les 10 modules relevés en juin, se situent à différents niveaux de l'axe 2 ou 3 et nous donnent une idée de la variabilité d'échantillonnage.

SERIE E (20/2/86 à 5/7/86)

E1 - Série en actif (95 espèces ; 6 dates : 8 modules) ; MNIP aux mêmes dates en supplémentaire. Les trois premiers axes contiennent respectivement 30,0%, 21,9% et 13,7% de l'inertie totale.

Dans le plan factoriel (1, 2) la trajectoire des modules tourne autour du MNIP. On constate deux points "singuliers" qui correspondent à des recrutements multispécifiques : le 27/5/86 où a eu lieu un recrutement de *Lanice conchilega*, *Spio filicornis*, *Nereis longissima*, *Macoma balthica*, etc. et le 16/6/86 lié à *Eumida sanguinea*, *Harmothoë lunulata*, *Onchidoris bilamellata*, *Gammarus zaddachi*, etc., appelé recrutement δ (voir tableau 57). Le milieu naturel très peu variable, est localisé du côté positif de l'axe 1, pas très loin de l'origine (Fig. 119a).

Dans le plan factoriel (1, 3) on observe la série évoluer dans un premier temps le long de l'axe 3, à partir de la fin mai elle suit l'axe 1. On constate trois points qui s'individualisent dans sa trajectoire :

1) le 25/4, un recrutement secondaire effectuée par *Pygospio elegans*, *Ampelisca brevicornis*, *Corophium insidiosum* et *Gammaropsis* sp.

2) le 27/5, lié à *Spiophanes bombyx*, *Lanice conchilega*, *Nereis longissima*, *Mya truncata*, etc

3) le 16/6 (recrutement δ , voir tableau 57) en relation à *Harmothoë lunulata*, *Nephtys hombergii*, *Polydora ciliata*, *Onchidoris bilamellata*, *Dyastilis bradyi*, etc.

Le milieu naturel, en supplémentaire évolue peu et principalement le long de l'axe 3 (Fig. 119b).

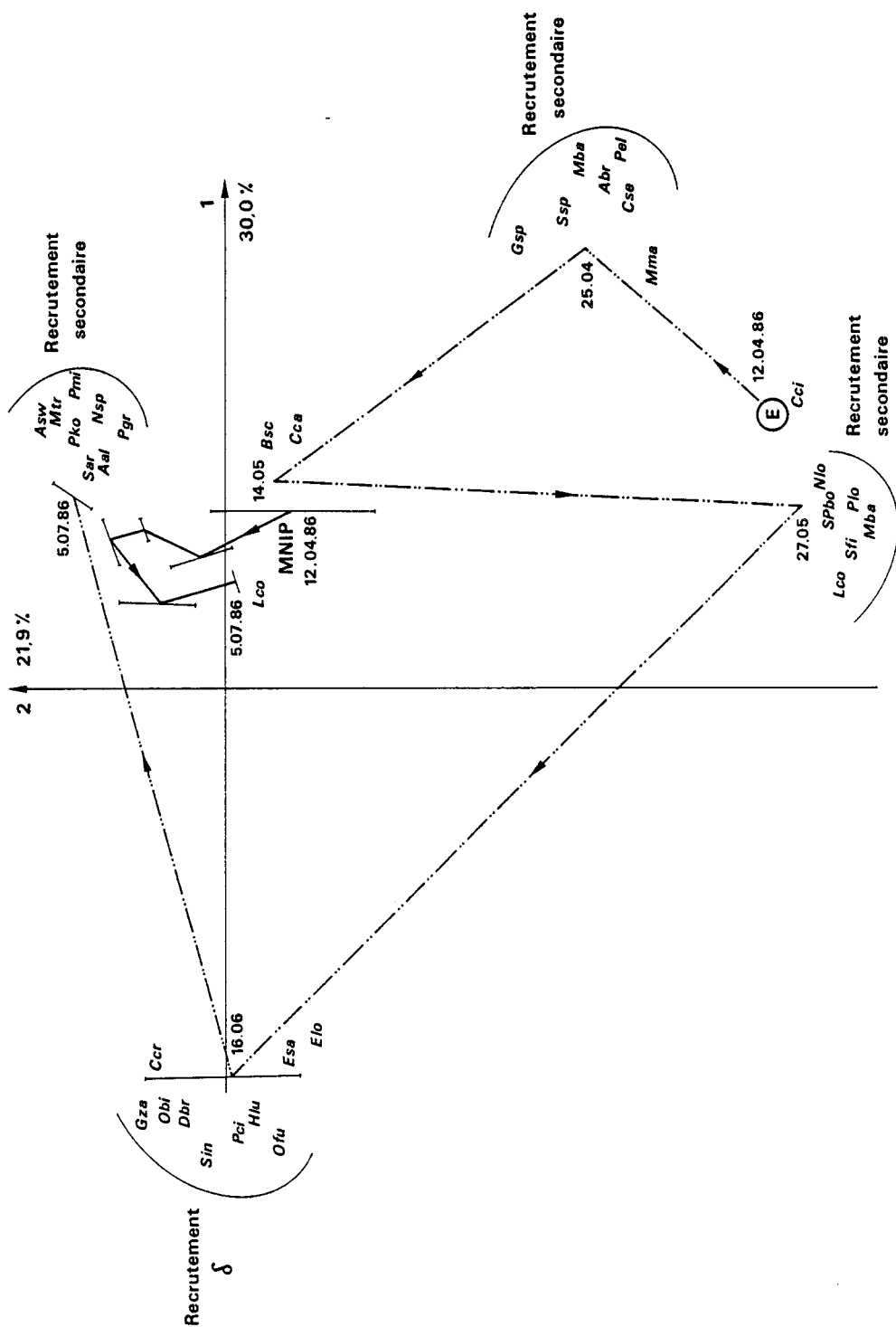


Fig. 119a AFC : Projection de la Série E en actif et le milieu naturel aux mêmes dates en supplémentaire.

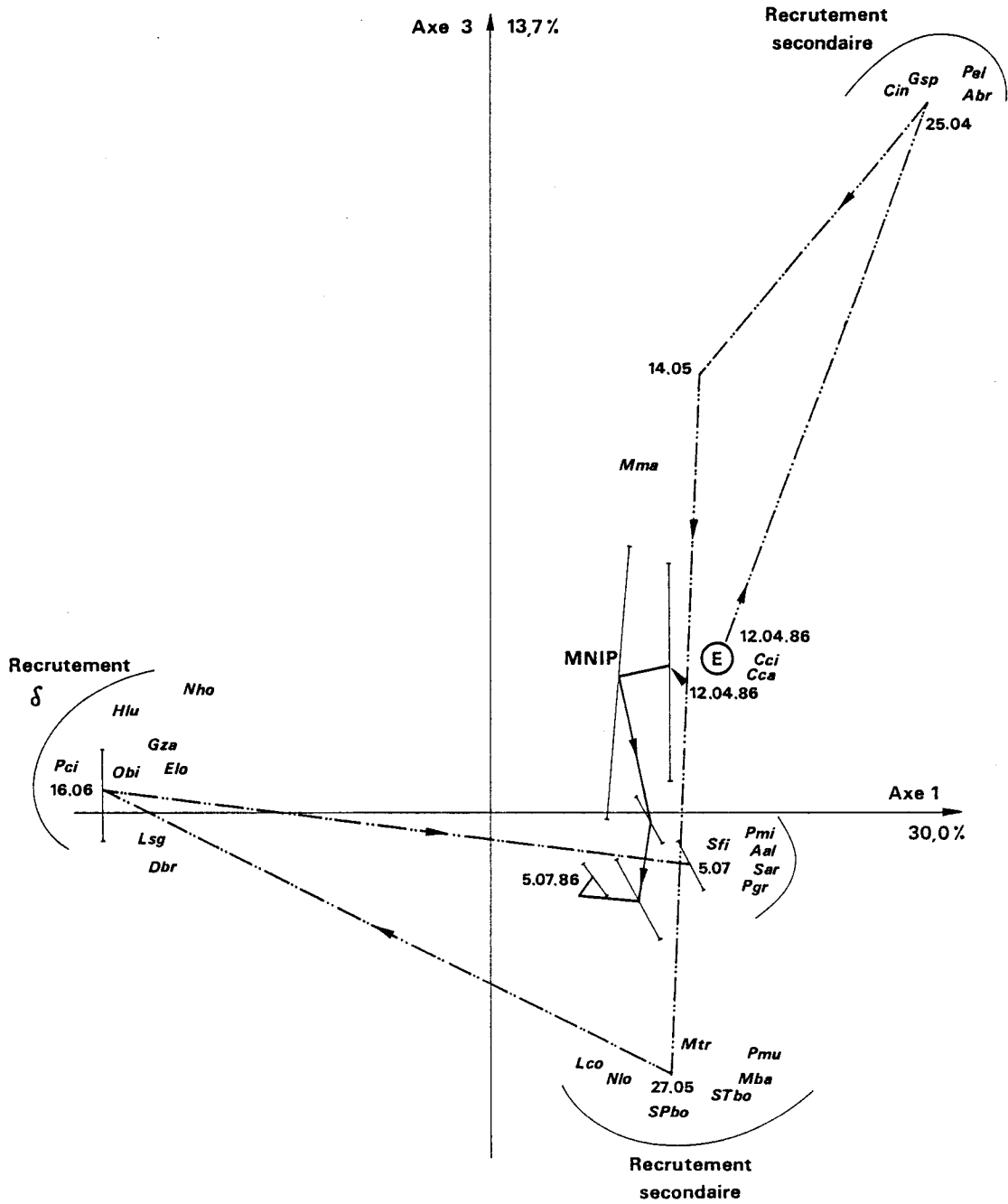


Fig. 119b Plan factoriel 1, 3 : la Série E en actif et le MNIP en supplémentaire.

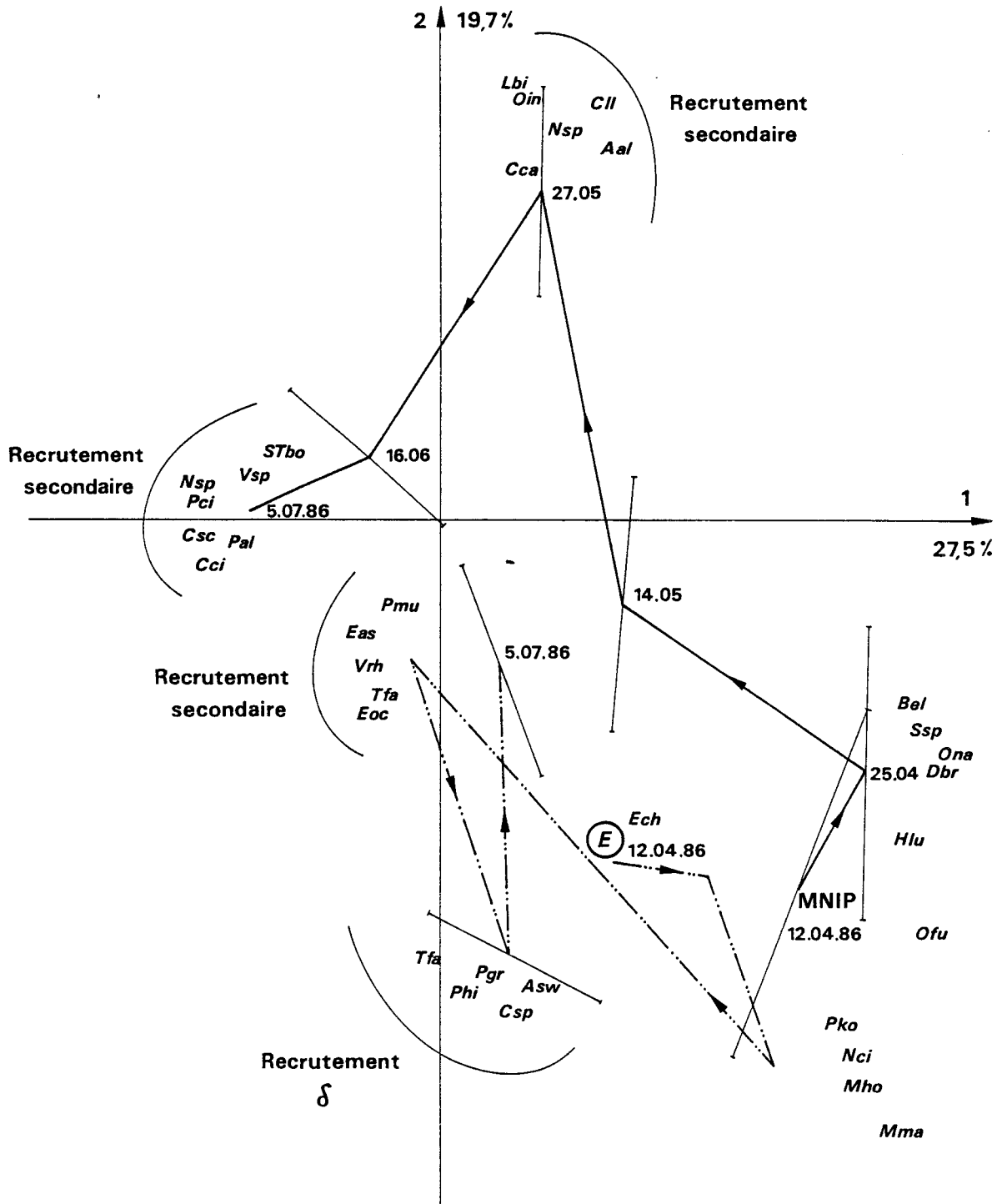


Fig. 120a AFC: Projection de la Série E en supplémentaire et le milieu naturel (MNIP) aux mêmes dates en actif.

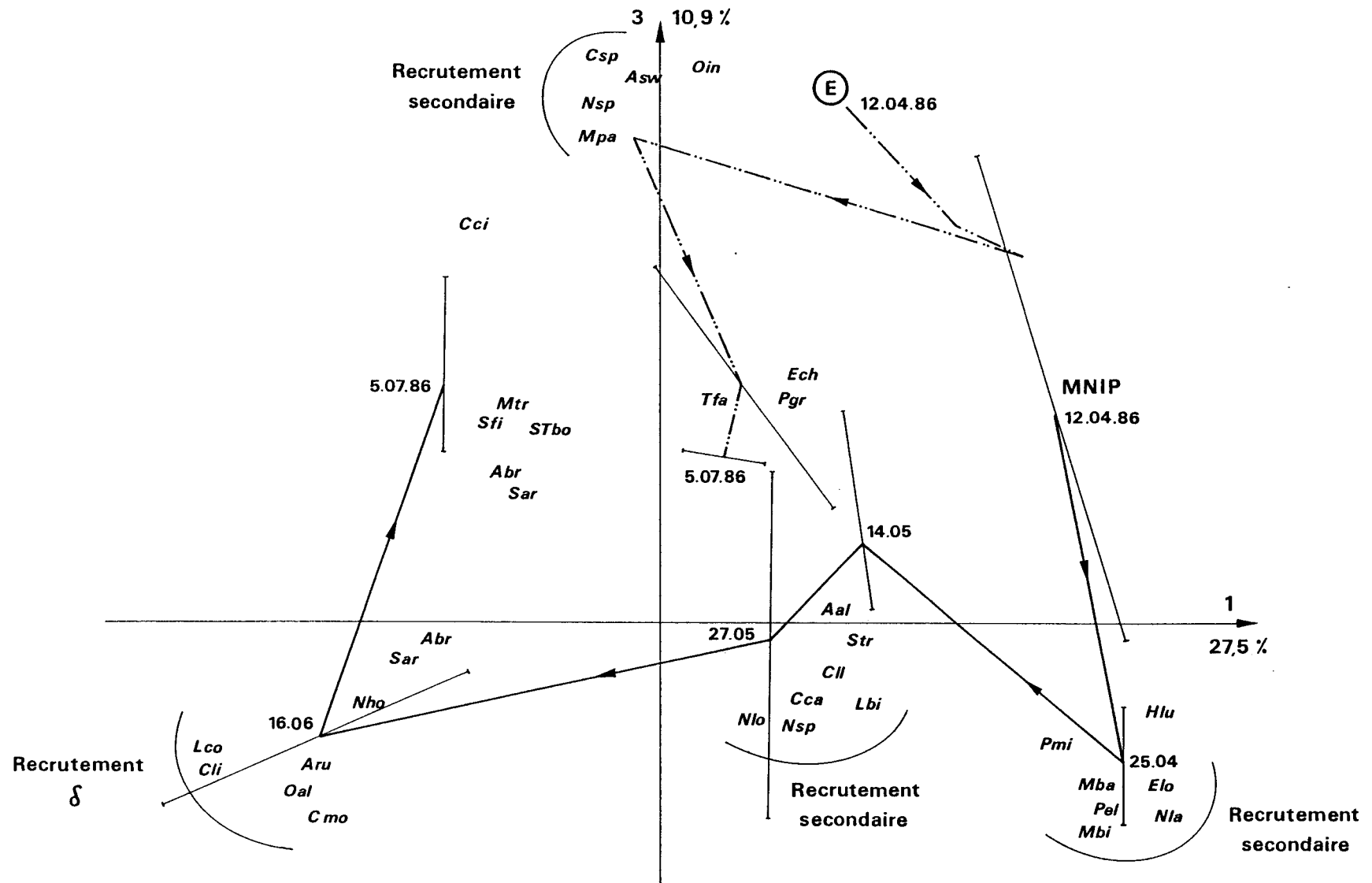


Fig. 120b Plan factoriel 1, 3: la Série E en supplémentaire et le milieu naturel (MNIP) en actif.

| Séries γ | 1985 | | | | | | | | | | 1986 | | | | | | |
|-------------|-------|------|-------|------------------|------------------|-------|-------|-------|-------|------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|------|
| | 15.04 | 3.05 | 23.05 | 26.06 | 4.07 | 24.07 | 11.09 | 18.10 | 14.11 | 9.12 | 20.02 | 12.04 | 25.04 | 14.05 | 27.05 | 16.06 | 5.07 |
| (A) | * | | ↓ | ↓ α ₁ | ↓ α ₂ | ? | | ↓ β | ? | | | | | | | | |
| (B) | | | | | * | ↓ | ↓ β | ↓ | | | | | | | | | |
| (C) | | | | | | | * | * | ? | | ↓ δ | ↓ δ | | | | | |
| (D) | | | | | | | | | * | | ↓ δ | ↓ δ | ↓ | ? | ↓ δ | ↓ δ | ↓ |
| (E) | | | | | | | | | | | * | ? | ↓ | | ↓ δ | ↓ δ | ↓ |

Tableau 57. Périodes de recrutements multispécifiques dans les séries expérimentales. La largeur des flèches est proportionnelle à l'importance du recrutement

* Date d'immersion

Relevés de modules

E2 - Série en supplémentaire, MNIP (95 espèces, 6 dates : 12 coups de benne) en actif. Les trois premiers axes rendent compte de 27,5%, 19,7% et 10,9% de l'inertie totale.

La trajectoire du milieu naturel se déplace autour de l'origine ; elle présente un point qui se singularise le long de l'axe 2 : le 27/5 où a lieu un recrutement en relation avec *Capitella capitata*, *Nephtys sp.*, *Abra alba*, *Cerianthus lloydi*, *Lineus bilineatus*, Oligochètes indéterminés (Fig. 120a).

La trajectoire de la série s'allonge selon la diagonale (1, 2), les deux points extrêmes sont liés aux recrutements de la mi et fin mai 1986.

Le plan factoriel (1, 3) montre que les évolutions de la série et du MNIP sont indépendantes. Le MNIP en actif évolue en zigzags essentiellement le long de l'axe 1 (Fig. 120b). Deux points s'individualisent : 25/4/86 lié à un recrutement de *Harmothoë lunulata*, *Pholoë minuta*, *Eteone longa*, *Pygospio elegans*, *Macoma balthica*, *Mysella bidentata*, etc. et le 16/6 (correspondant au recrutement δ des modules) avec *Lanice conchilega*, *Nephtys hombergii*, *Asterias rubens*, *Ophiura albida*, *Caprella linearis*, etc.

CONCLUSIONS SUR LES 5 PAIRES D'ANALYSES CONJOINTES

1°) Séries expérimentales en actif, milieu naturel en supplémentaire.

Les AFC faites avec séries expérimentales en actif prises séparément complètent l'AFC faite sur l'ensemble des modules. Les 5 scénarios mis en évidence par l'analyse globale, et qui se traduisaient par 5 trajectoires différentes dans les plans factoriels (c'est-à-dire 5 évolutions indépendantes du profil faunistique des modules) sont ici caractérisés séparément. On observe qu'ils peuvent être tous décrits en termes de recrutements successifs.

On retrouve aux mêmes dates les quatre recrutements principaux α , β , γ , δ définis à partir de l'analyse globale (Tableau 57). Cependant il s'en ajoute d'autres, secondaires, propres à chaque série mais qui avaient été occultés dans l'analyse globale en raison de la trop grande quantité d'information de celle-ci. Les 5 scénarios peuvent en fin de compte être récapitulés par des successions de recrutements à des dates

que nous récapitulons dans le tableau ci-dessous. Les flèches épaisses indiquent les dates des recrutements principaux α , β , γ , δ et les flèches fines celles des recrutements secondaires. Les dates des poses des modules sont marquées par une étoile, et celles des relevés de modules par une trame.

Dans la moitié des cas, si deux séries sont en place au moment d'un recrutement, celui-ci les affecte toutes deux. En particulier les recrutements β , γ et δ s'observent sur deux séries ; γ s'observe sur deux des trois séries en place, la série E n'en étant pas affectée. Les recrutements secondaires pour leur part, lorsqu'ils se produisent alors que deux ou trois séries expérimentales sont en place, n'en affectent qu'une seule, sauf en fin avril et juillet 86.

Si l'on considère l'état de repeuplement des séries qu'un recrutement n'affecte pas, on constate que cette absence de recrutement concerne :

- soit la période de latence de la série non affectée : le milieu n'est pas encore favorable à l'installation de ces colonisateurs, série C le 14/11/85 alors qu'un recrutement secondaire intervient dans la série B ; série E le 12/4/86 alors que le recrutement γ intervient dans les séries C et D).

- soit la fin de la série, c'est-à-dire une phase où le peuplement du module est déjà bien développé et évolué, et peut inhiber un recrutement secondaire, à l'instar du peuplement du milieu naturel (série A le 24/7/85 alors qu'un recrutement secondaire a lieu dans la série B et le 14/11/85 alors qu'un recrutement secondaire intervient dans la série B (mais non dans la série C qui est en phase de latence) ; série D le 27/5/86 alors qu'un recrutement secondaire intervient dans la série E. Remarquons que les recrutements principaux β , γ et δ arrivent à s'imposer dans des phases tardives.

En définitive, après représentation dans les plans factoriels principaux, les 5 scénarios de recolonisation peuvent se résumer dans le tableau 58.

TABLEAU 58. SCENARIOS DE COLONISATION : ESPECES RESPONSABLES DE DIFFERENTS RECRUTEMENTS.

| Recrutements multispécifiques | Date | SERIE A | SERIE B | SERIE C | SERIE D | SERIE E |
|----------------------------------|----------|---|---|--|---|---------|
| Secondaire | 23/5/85 | Capitella capitata Spiro filicornis Cirratulus cirratus Atylus swammerdami. | | | | |
| $\alpha 1$ | 26/6/85 | Nereis longissima Phyllodoce groenlandica Phyllodoce mucosa Nephtys sp. Lanice conchilega Pectinaria koreni Aba alba Macoma balthica Bodotria scorpioïdes | | | | |
| $\alpha 2$ | 4/7/85 | même groupe d'espèces que le 28/6 | | | | |
| Secondaire | 24/7/85 | | Eteone longa Pectinaria koreni Lanice conchilega Aba truncata Pontocrates altamarinus | | | |
| β | 18/10/85 | Spiophanes bombyx Eualus occultus Pisidia longicornis Pilumnus hirtellus Décapodes indet. Pholoe minuta Eteone longa Eumida sanguinea Harmothoe lunulata Tellina fabula Mysella bidentata | | | | |
| Secondaire | 14/11/85 | | Spiro filicornis Pholoe minuta Scoloplos armiger Pygospio elegans Gammarus zaddachi Amperlisca brevicornis | | | |
| γ | 12/4/86 | | | Lanice conchilega Phyllodoce groenlandica Microtrotopus maculatus Polydora ciliata Eteone longa Pholoe minuta Nereis longissima Nephtys sp. Mysella bidentata Macoma balthica | Lanice conchilega Phyllodoce groenlandica Microtrotopus maculatus Harmothoe lunulata Cirratulus cirratus Spiro filicornis Atylus swammerdami Gammarus zaddachi Amperlisca brevicornis Corophium insidiosum Corstedia corsalis | |

| | | | | | |
|------------|---------|--|--|--|---|
| Secondaire | 25/4/86 | | | | <p>Pygospio elegans Ampelisca brevicornis Gammarus sp. Corophium indiosum</p> |
| Secondaire | 27/5/86 | | | | <p>Spionanes bombyx Ianicé conchilega Spiro filicornis Nereis longissima Cirratulus cirratus Vaccora balthica Vya truncata Microprotopus maculatus</p> |
| S | 16/6/86 | | | | <p>Lumica sanguinea Harmothoe lunulata Nephtys hombergii Corophium arenarium Ianicé conchilega Pholoe minuta Streblospio benedicti Nereis longissima Venerupis rhomboides Venerupis sp. Sipio cf. atlantica Corophium crassicornis Ophira albida Oligochætes indet.</p> |
| Secondaire | 5/7/86 | | | | <p>Scoloplos armiger Nephtys hombergii Ara alba Spionanes bombyx Polycora ciliata Ateone longa Onchidoris bilamellata Lineus bilineatus</p> |

TABLEAU 58 (SUITE)

2°) Milieu naturel en actif, séries expérimentales en supplémentaire

Les AFC réalisées sur les portions de la série en milieu naturel correspondant aux dates des séries expérimentales ont donné des figures difficilement interprétables en regard de la description du cycle annuel obtenu à partir de la série complète. En particulier, les séries expérimentales ne semblent pas, prises isolément, reproduire en fin d'évolution un peuplement voisin de celui de la communauté naturelle, comme nous l'avons constaté en portant les séries expérimentales en supplémentaire sur l'analyse factorielle de la série naturelle complète.

Cela est compréhensible : en fractionnant cette dernière, on isole une partie du cycle annuel pouvant être éloignée du centre de gravité de la communauté prise dans son ensemble. La communauté naturelle est donc mal représentée dans chacune des 5 analyses partielles : on n'a donc aucun avantage, pour mieux la comprendre, à la morceler.

3°) Comparaison des deux types d'analyses

Quelle qu'elle soit, la série mise en actif donne, dans les plans factoriels, une trajectoire beaucoup plus déployée que la série mise en supplémentaire. Quand c'est une série expérimentale qui est mise en actif, les projections de la série "milieu naturel" mise en supplémentaire est généralement très groupée. Quand le milieu naturel est mis en actif sur la période de temps d'une série, il est alors très déployé dans ses propres plans factoriels, et la série expérimentale est représentée par des points plus groupés (quoique moins groupés en général que les points "milieu naturel" dans le premier cas de figure).

Ceci est naturel puisque, par construction, les plans factoriels sont ceux qui contiennent la plus grande proportion de la variance des objets actifs, et non de celle des objets supplémentaires. *Les évolutions des séries naturelles et expérimentales pendant les mêmes périodes de temps se font dans des plans factoriels différents, en d'autres termes sont indépendantes.*

Les figures 111, 113, 115, 117 et 119 montrent que, souvent, la trajectoire décrivant l'évolution de la série expérimentale mise en actif semble "tourner" autour du nuage de points rapprochés représentant le

milieu naturel pendant la même période de temps. Cela signifie que, bien que le peuplement naturel ait une évolution propre au cours de l'année, cette évolution se fait essentiellement dans un sous-espace différent de celui dans lequel se décrit la série expérimentale, et dans ce dernier sous-espace, il est au contraire très groupé autour du centre de gravité. La disposition dans l'espace multifactoriel peut être schématisé par la figure 121 ci-après, qui montre que la projection de la série "milieu naturel" sur les plans principaux de la série expérimentale contient essentiellement la variance résiduelle de la première série, la variance liée à l'évolution saisonnière de cette dernière étant éliminée dans ces plans.

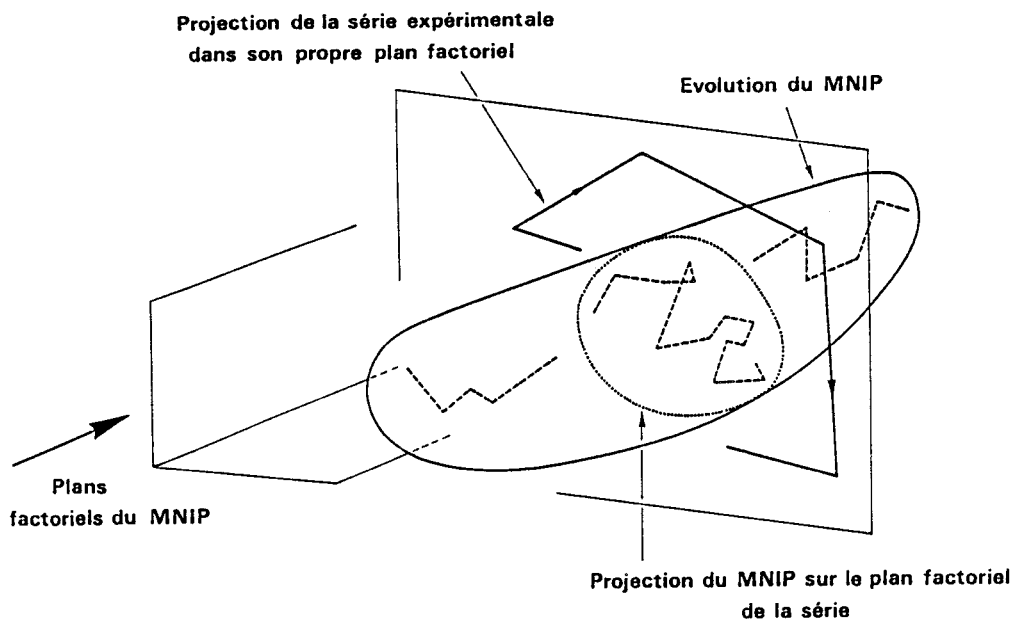


Fig. 121 Projection du milieu naturel (MNIP) sur le plan factoriel de la série expérimentale.

Le peuplement naturel peut donc servir de référence et de témoin de la série expérimentale dans les plans principaux décrivant le mieux cette dernière (pratiquement, les trois premiers plans factoriels de l'AFC réalisée sur la série expérimentale en actif). On voit ici l'intérêt de l'analyse factorielle : le peuplement naturel environnant ne peut réellement être pris comme témoin et référence de la série expérimentale qu'une fois projeté dans les plans principaux de l'évolution de cette dernière - à défaut de quoi sa propre évolution pendant l'intervalle de

temps de la série introduit d'autres sources de variations qui interdisent la comparaison.

La situation est moins schématique dans les AFC où un segment du cycle annuel naturel est mis en actif, et la série expérimentale simultanée en supplémentaire (Figures 112, 114, 116, 118 et 120). L'évolution du peuplement naturel semble moins nettement "tourner autour" de la série expérimentale, dont les points représentatifs sont d'ailleurs moins bien groupés que ceux du peuplement naturel dans les analyses symétriques. Il est donc plus difficile de prétendre que la série expérimentale sert de référence ou de témoin à l'évolution du peuplement naturel pendant le même temps, mais tel n'était pas le but de l'expérience.

En conclusion, dans le peuplement naturel, l'évolution tout au long de l'année des interactions entre les espèces en place, se traduit par une mouvance bien décrite dans ses propres plans factoriels. L'évolution des modules est d'une toute autre nature : elle correspond à une colonisation active d'un milieu neuf, dans lequel les interactions entre espèces tardent à se manifester.

Les recrutements qui constituent l'essentiel des scénarios de recolonisation sont liés vraisemblablement aux arrivées de larves par le plancton sus-jacent (rappelons qu'environ 70% des recrues observées sont des post-larves et des juvéniles). Ces larves arrivent à coloniser les milieux neufs que sont les modules. En revanche le peuplement en place semble inhiber l'installation de la plupart des recrues larvaires : le peuplement en place contrôle strictement le recrutement, de sorte que les arrivées larvaires ont moins d'impact sur l'évolution du peuplement naturel, et des recrutements très différents de ceux qui réussissent dans le milieu naturel peuvent se produire dans les modules.

Remarquons même que de nombreuses formes larvaires ou postlarvaires observées dans les modules n'ont jamais été observées dans le milieu naturel environnant : par exemple *Onchidoris bilamellata*, *Sepiola cf. atlantica* etc.

Remarquons également que, même dans les modules, lorsque le peuplement a acquis une certaine maturité il commence à refuser des recrutements larvaires, qu'acceptent des modules voisins s'ils ont été immergés depuis moins longtemps.

La conclusion est importante écologiquement : il semble que lorsqu'un peuplement est en place et a acquis une maturité suffisante, il contrôle très sévèrement les recrutements ultérieurs : peu de larves nouvelles arrivant avec le plancton peuvent se fixer durablement. En revanche ces arrivées larvaires sont essentielles dans la colonisation des modules.

Les stades transitoires sont propres à chaque scénario car ils dépendent des espèces arrivées par le plancton aux différentes époques. En fin de saison, il semble que le peuplement des modules soit devenu plus proche de celui du milieu naturel : des interactions de toutes sortes sont apparues, aboutissant à un état "final" qui reproduit à peu près la communauté à *Abra alba*.

6.2. Diagrammes Rangs-Fréquences (DRF)

Généralités

Un simple indice numérique est trop synthétique pour représenter utilement la diversité spécifique d'une communauté ou d'un échantillon, on étudie alors la distribution des fréquences des espèces, sous la forme d'un diagramme de distribution rétro-cumulée (voir chapitre 8.2., 2ème Partie). Ces diagrammes permettent de visualiser les dominances des espèces, en donnant une image condensée du peuplement.

L'évolution temporelle de la structure du peuplement de chaque module expérimental ainsi que des prélèvements du milieu naturel, a été appréciée par l'évolution des DRF

D'une manière générale, on constate plusieurs allures des DRF pendant le processus de recolonisation et succession écologique :

Stade Zéro

Tout d'abord un stade antérieur au stade 1 est observé, qui semble correspondre à la phase de latence pour la macrofaune. A ce stade il y a un très faible nombre d'espèces et d'individus, la distribution est irrégulière. Il n'y a pas de concavité ni de convexité nettes et la courbe s'aligne *grosso modo* sur une pente analytique de - 1 qui traduit la prédominance de 1 à 3 espèces : on constate l'arrivée des premiers opportunistes.

Stade 1

Après 6 à 8 semaines d'immersion, on peut observer que les courbes ont une allure de "S" et sont irrégulières, correspondant au stade 1 décrit par FRONTIER (1983, 1985). Ce stade indique le développement d'une communauté pionnière. Il y a dominance d'un très petit nombre d'espèces à stratégie "r" (croissance rapide et taux de reproduction élevé).

La diversité est faible et caractérise un peuplement juvénile. Les conditions du milieu sont encore limitantes.

Stade 1'

Après environ 10 à 12 semaines d'immersion, on observe un stade intermédiaire entre les stades 1 et 2.

Remarque : Dans les figures des DRF, les échelles des abscisses et ordonnées sont différentes.

TABLEAU 59: ESPECES PRINCIPALES DU MILIEU NATUREL (MNIP) CLASSES PAR ORDRE DECROISSANTE DE DENSITE
(VOIR DRF : FIGURES 122 à 125).

| | | | | | | | | |
|---------|--------|---------|---------|--------|---------|---------|----------|----------|
| 15/4/85 | 3/5/85 | 23/5/85 | 26/6/85 | 4/7/85 | 24/7/85 | 11/9/85 | 18/10/85 | 14/11/85 |
|---------|--------|---------|---------|--------|---------|---------|----------|----------|

1er COUP DE BENNE

| | | | | | | | | | |
|---|-------------------|-------------------|--------------------|-------------------|----------------------------|-------------------------|-------------------------|-------------------|--------------------|
| 1 | Spio filicornis | Mysella bidentata | Oligochètes indet. | Lanice conchilega | Abra alba | Pectinaria koreni | Pectinaria koreni | Eumida sanguinea | Eumida sanguinea |
| 2 | Abra alba | Abra alba | Scoloplos armiger | Scoloplos armiger | Lanice conchilega | Capitella capitata | Capitella capitata | Lanice conchilega | Lanice conchilega |
| 3 | Nephtys hombergi | Scoloplos armiger | Abra alba | Lanice conchilega | Pectinaria koreni | Lanice conchilega | Abra alba | Scoloplos armiger | Spio filicornis |
| 4 | Spiophanes bombyx | Nephtys hombergi | Capitella capitata | Mya truncata | Mytilus edulis | Eumida sanguinea | Phyllodoce groenlandica | Tellina fabula | Sphiophanes bombyx |
| 5 | Mysella bidentata | Pygospio elegans | Lanice conchilega | Eumida sanguinea | N. hombergi/ S. armiger | Phyllodoce groenlandica | Cirratulus cirratus | Abra alba | Scoloplos armiger |

2ème COUP DE BENNE

| | | | | | | | | | |
|---|-------------------|---------------------------|------------------------------|-------------------|-------------------------|--------------------|-----------------------|-------------------|-----------------------|
| 1 | Spio filicornis | Scoloplos armiger | Oligochètes indet. | Lanice conchilega | Scoloplos armiger | Abra alba | Eumida sanguinea | Mysella bidentata | Eumida sanguinea |
| 2 | Mysella bidentata | Sagartia troglodites | Lanice conchilega | Mysella bidentata | Lanice conchilega | Lanice conchilega | Lanice conchilega | Abra alba | Lanice conchilega |
| 3 | Abra alba | Abra alba | Abra alba | Scoloplos armiger | Phyllodoce groenlandica | Pectinaria koreni | Scoloplos armiger | Pectinaria koreni | Nephtys hombergii |
| 4 | Nephtys hombergi | T. fabula/ N. hombergi | S. filicornis/ S. armiger | Mya truncata | Abra alba | Capitella capitata | Mysella bidentata | Pholoë minuta | Ampelisca brevicornis |
| 5 | Tellina fabula | Mysella bidentata | C. cirratus/ M. bidentata | Pectinaria koreni | Eumida sanguinea | Pholoë minuta | Ampelisca brevicornis | Scoloplos armiger | Scoloplos armiger |

TABLEAU 59 : ESPECES PRINCIPALES DU MILIEU NATUREL (MNIP) CLASSEES PAR ORDRE DECREISSANT DE DENSITE
(SUITE).

| | 9/12/85 | 20/2/86 | 12/4/86 | 25/4/86 | 14/5/86 | 27/5/86 | 16/6/86 | 5/7/86 |
|--------------------|-------------------------|-------------------|--------------------|--------------------|-------------------------|--------------------|-----------------------|--------------------|
| 1er COUP DE BENNE | | | | | | | | |
| 1 | Scoloplos armiger | Eumida sanguinea | Nephtys hombergii | Mysella bidentata | Phyllodoce groenlandica | Scoloplos armiger | Scoloplos armiger | Scoloplos armiger |
| 2 | Phyllodoce groenlandica | Lanice conchilega | Tellina fabula | Abra alba | Capitella capitata | Capitella capitata | Capitella capitata | Abra alba |
| 3 | Abra alba | Abra alba | Capitella capitata | Pholoë minuta | Phyllodoce groenlandica | Mysella bidentata | L. conchilega/A. alba | Lanice conchilega |
| 4 | Pectinaria koreni | Scoloplos armiger | P. minuta/A. alba | Tellina fabula | Scoloplos armiger | Abra alba | Pholoë minuta | Tellina fabula |
| 5 | Mysella bidentata | Mysella bidentata | Eumida sanguinea | Capitella capitata | Tellina fabula | Pholoë minuta | Mysella bidentata | Capitella capitata |
| 2ème COUP DE BENNE | | | | | | | | |
| 1 | Eumida sanguinea | Eumida sanguinea | Capitella capitata | Mysella bidentata | Capitella capitata | Scoloplos armiger | Lanice conchilega | Scoloplos armiger |
| 2 | Lanice conchilega | Lanice conchilega | Mysella bidentata | Pholoë minuta | Scoloplos armiger | Capitella capitata | Scoloplos armiger | Lanice conchilega |
| 3 | Phyllodoce groenlandica | Scoloplos armiger | Pholoë minuta | Abra alba | Pholoë minuta | Abra alba | Nephtys hombergii | Abra alba |
| 4 | Mysella bidentata | Abra alba | Abra alba | Capitella capitata | Nephtys hombergii | Pholoë minuta | Capitella capitata | Capitella capitata |
| 5 | Scoloplos armiger | Pholoë minuta | Harmothoë lunulata | Nephtys sp. | Abra alba | Nephtys sp. | Mysella bidentata | Nephtys hombergii |

Milieu naturel (intérieur du port) : MNIP (I)

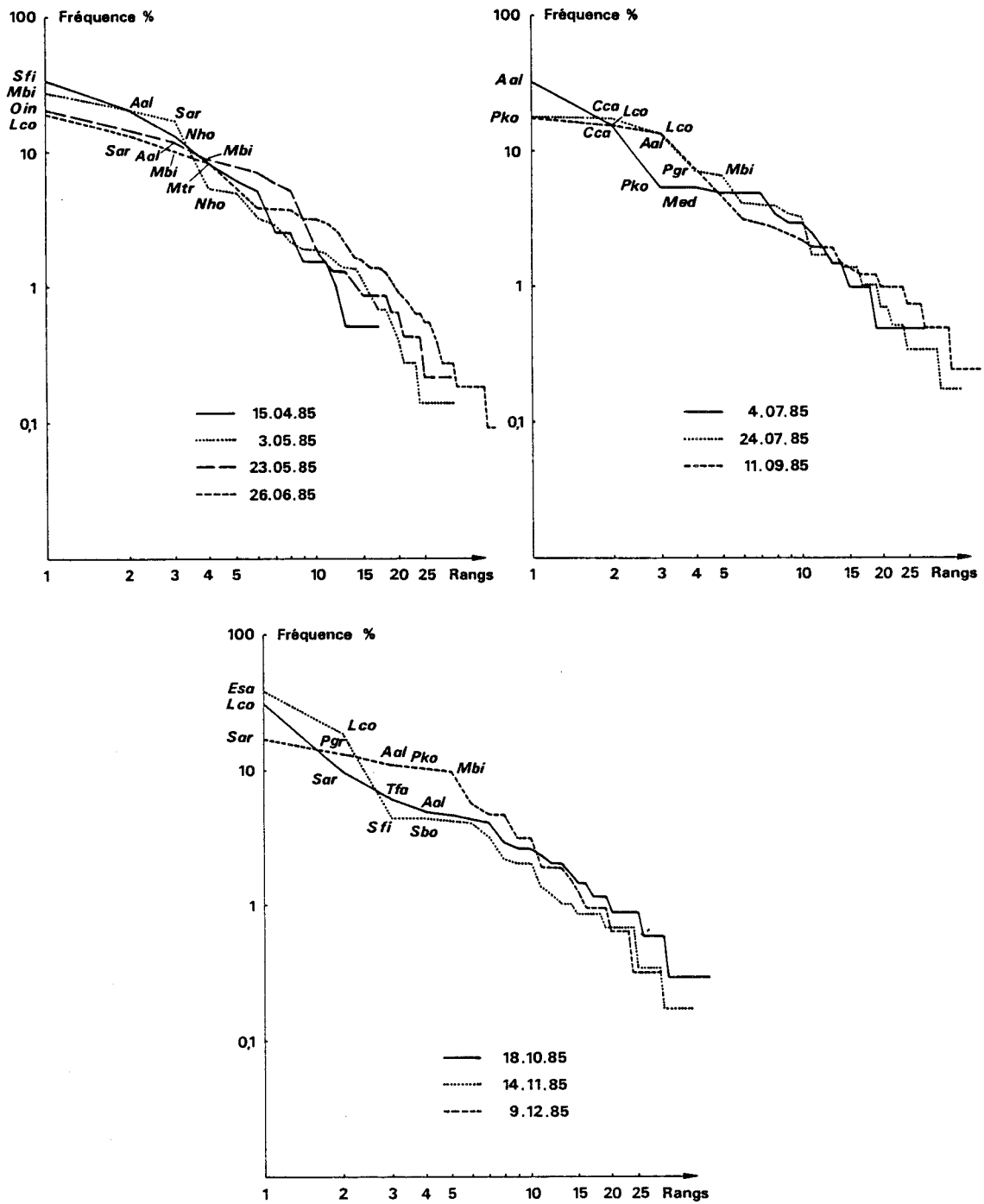


Fig. 122a Diagrammes Rang-Fréquence (DRF) des prélèvements du milieu naturel : avril à décembre 1985.

I : premier coup de benne

MNIP (I)

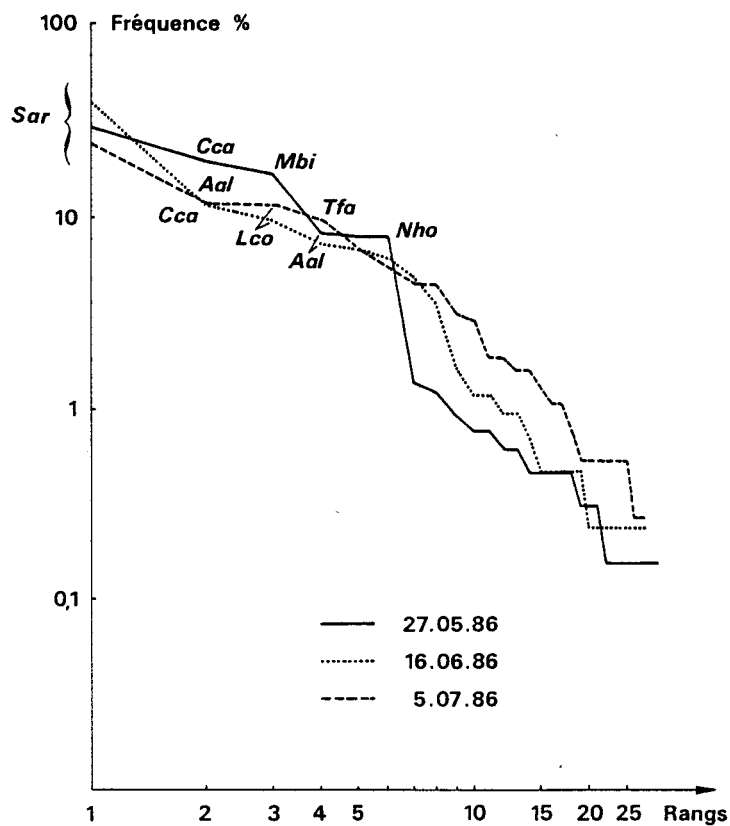
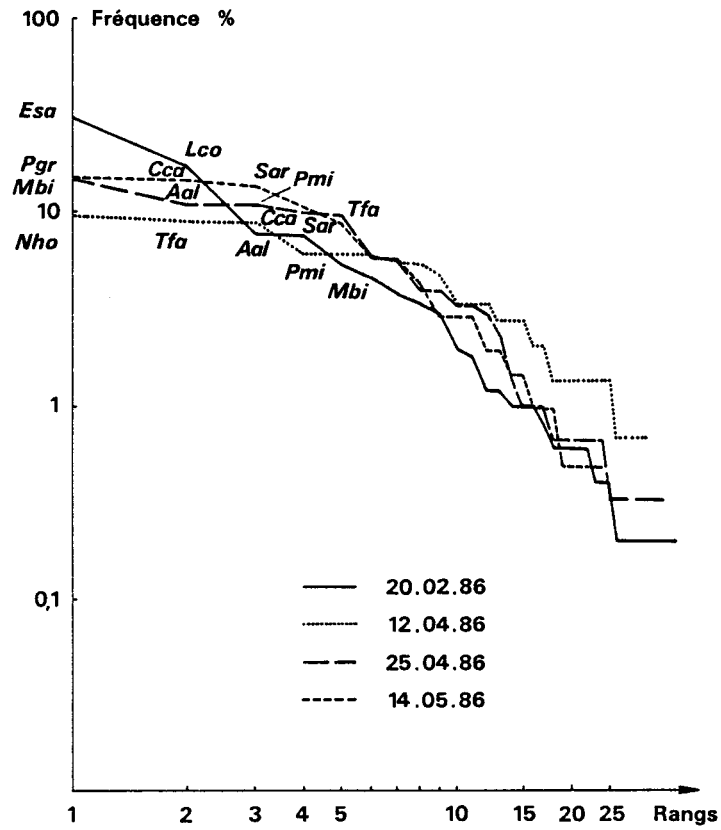


Fig. 122b DRF du milieu naturel environnant les modules:
prélèvements de février à juillet 1986.

Stade 2

La diversité augmente et devient maximale, le réseau d'interactions devient de plus en plus complexe ; et le réseau trophique se diversifie. Le recrutement de différentes espèces se traduit par des "paliers" situés à différents niveaux de la courbe ; on peut distinguer quelques fois un recrutement principal et un où deux secondaires (voir Tableau 58).

Ce stade d'acquisition d'une complexité correspond à une maturation.

Ce sont essentiellement les espèces mentionnées dans le Tableau 59 qui vont constituer le stock d'adultes et post-larves à partir duquel le milieu expérimental va être colonisé.

Stade 3

Ce stade de la succession écologique s'observe quelque fois dans les derniers modules des séries D et E (fin printemps et début de l'été 1985). La diversité diminue et les diagrammes tendent à devenir rectilignes au moins dans une partie de la courbe.

DRF dans le milieu naturel (MNIP + MNEP)

On constate, tant à l'intérieur (MNIP) qu'à l'extérieur (MNEP) de l'avant port, que le peuplement présente une structure assez constante le long de la période d'études : en superposant toutes les courbes on obtient une allure assez homogène, aux fluctuations aléatoires près, témoignant d'une biocénose relativement stable et mûre (Fig. 122 à 125).

Seuls quelques échantillons de l'été et l'automne 1985, provenant de l'extérieur du port présentent une allure plus redressée. Ces perturbations peuvent être mises en relation avec une diminution de la concentration en oxygène et avec les dragages effectués près du chenal d'entrée à l'avant-port à cette époque. Elles ne s'observent pas à l'intérieur du port (Fig. 124a et 125a).

Les diagrammes présentent une partie haute, variable d'une date à l'autre selon les dominances relatives, puis une partie intermédiaire où les courbes sont confondues, enfin une queue de distribution où elles ne diffèrent que par le nombre d'espèces "rares" dans l'échantillon.

Les espèces principales restent les mêmes mais on observe une suite de permutations de l'ordre des espèces dominantes du peuplement à *Abra alba*.

Les espèces dominantes du MNIP sont indiquées au Tableau 59. Les

Milieu naturel (intérieur du port) : MNIP (II)

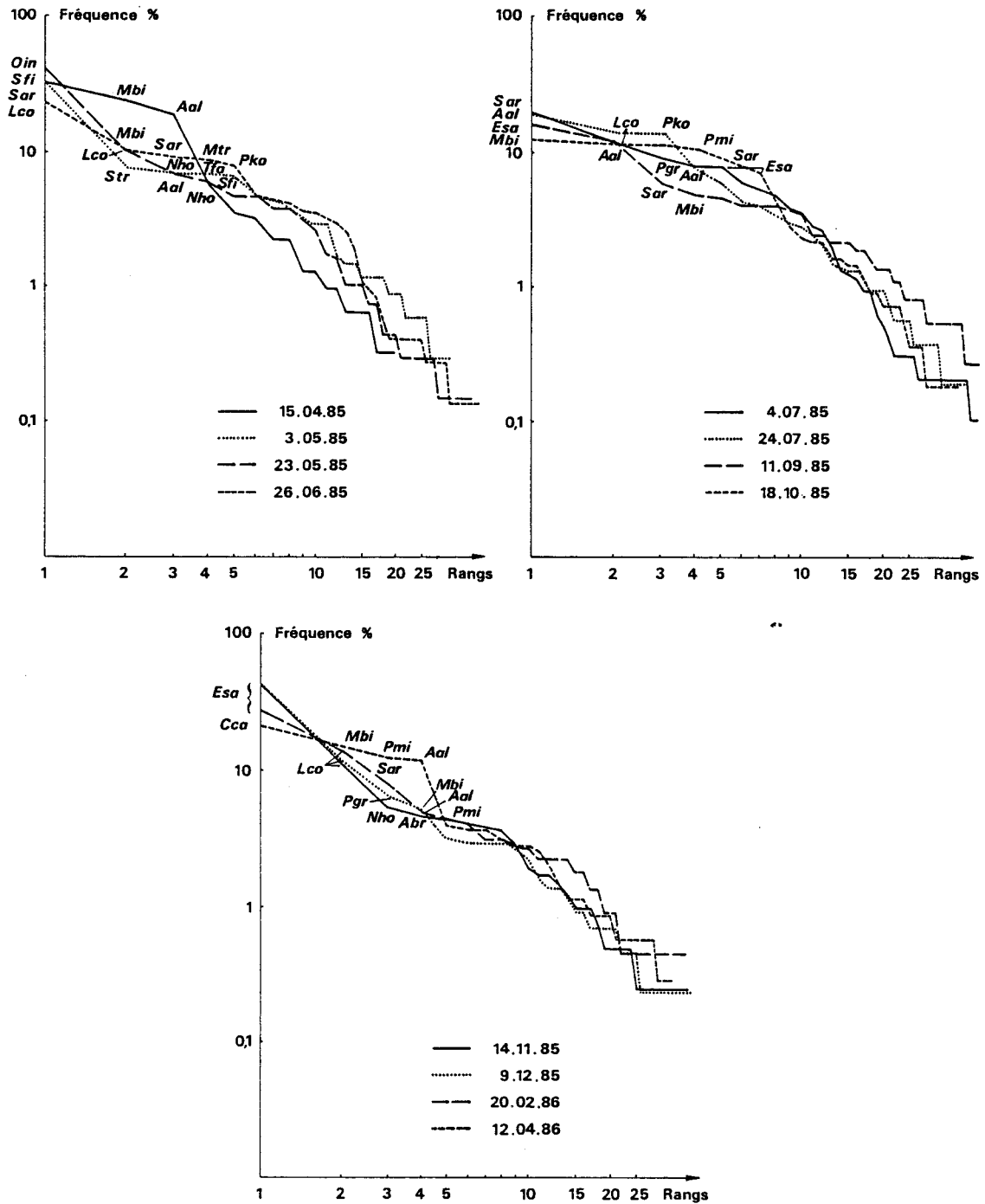


Fig. 123a Diagrammes Rang-Fréquence du milieu naturel: prélèvements d'avril 1985 à avril 1986.

II : deuxième coup de benne

MNIP (II)

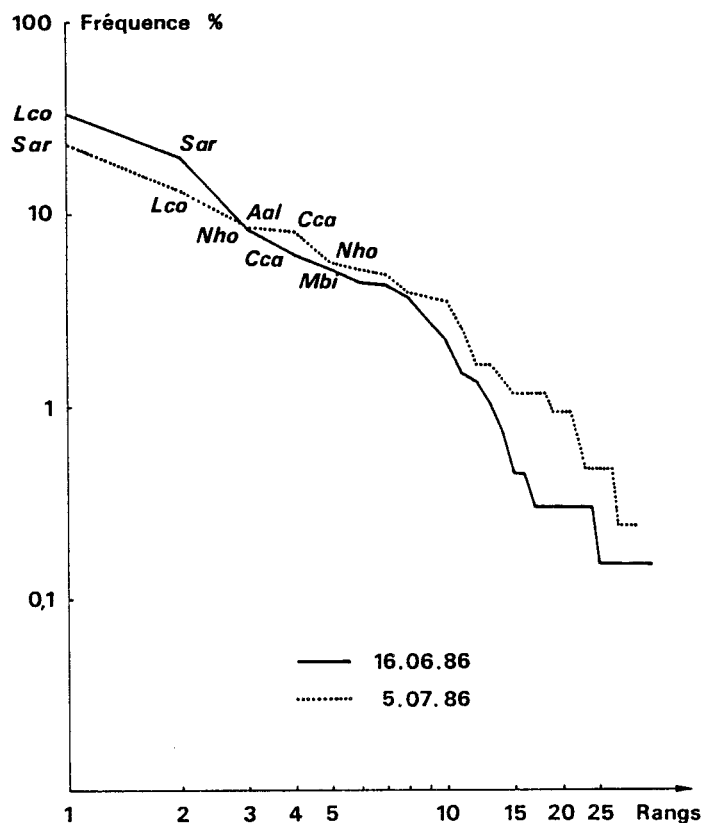
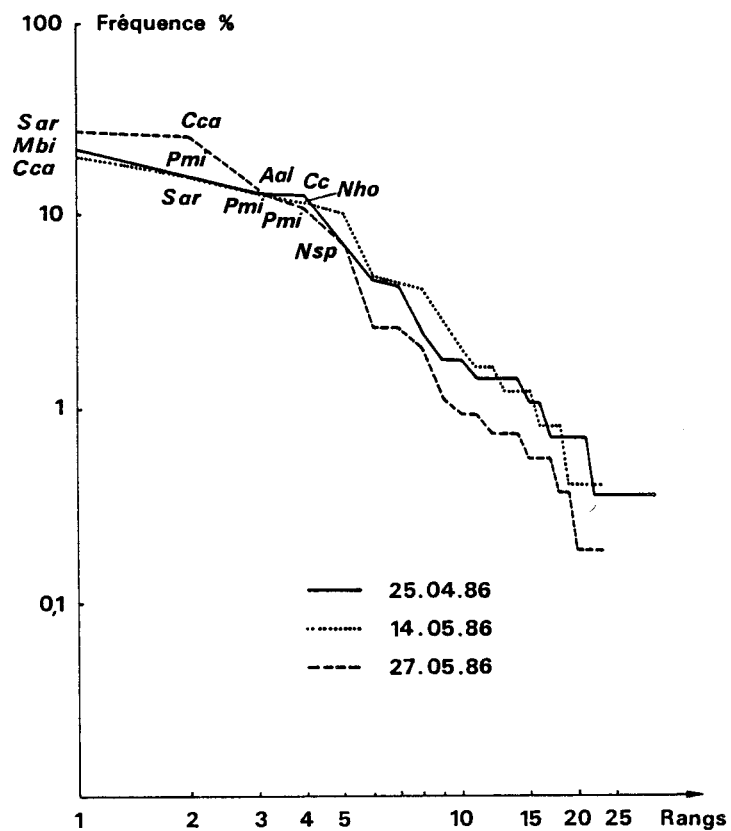


Fig. 123b DRF du milieu naturel : prélèvements de fin avril à juillet 86.

Milieu naturel (extérieur du port) : MNEP (I)

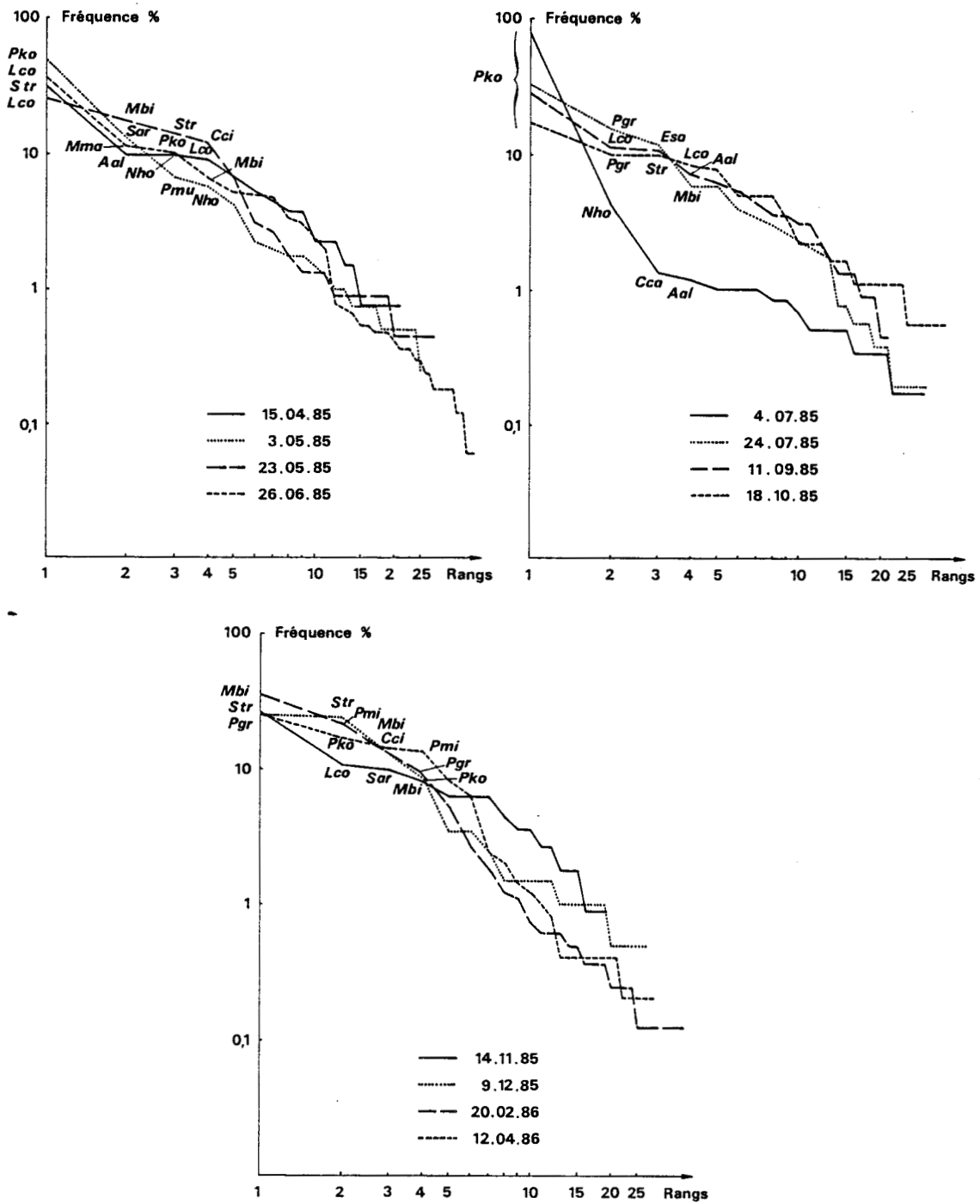


Fig. 124a DRF du milieu naturel à l'extérieur de l'avant-port (MNEP):
prélèvements d'avril 85 à avril 86.

I : premier coup de benne

MNEP (I)

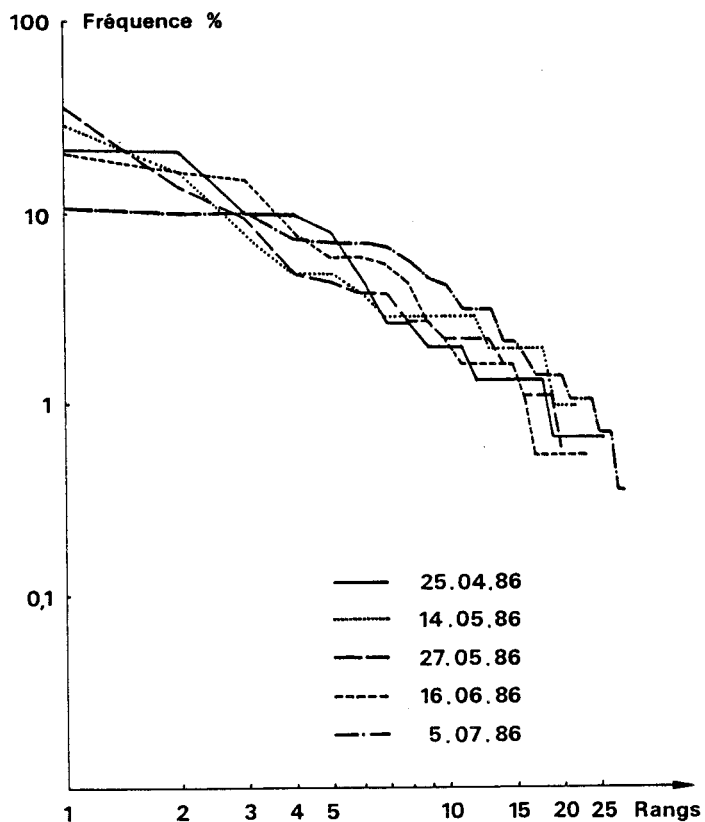
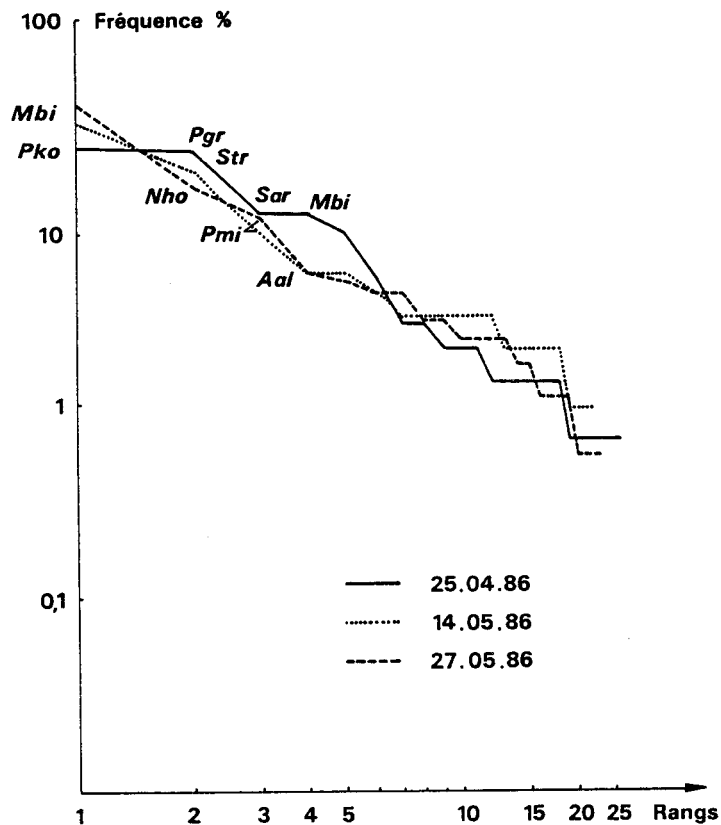


Fig. 124b Diagrammes Rang-Fréquence du milieu naturel (MNEP):
prélèvements de fin avril à juillet 1986.

Milieu naturel (extérieur du port) : MNEP (II)

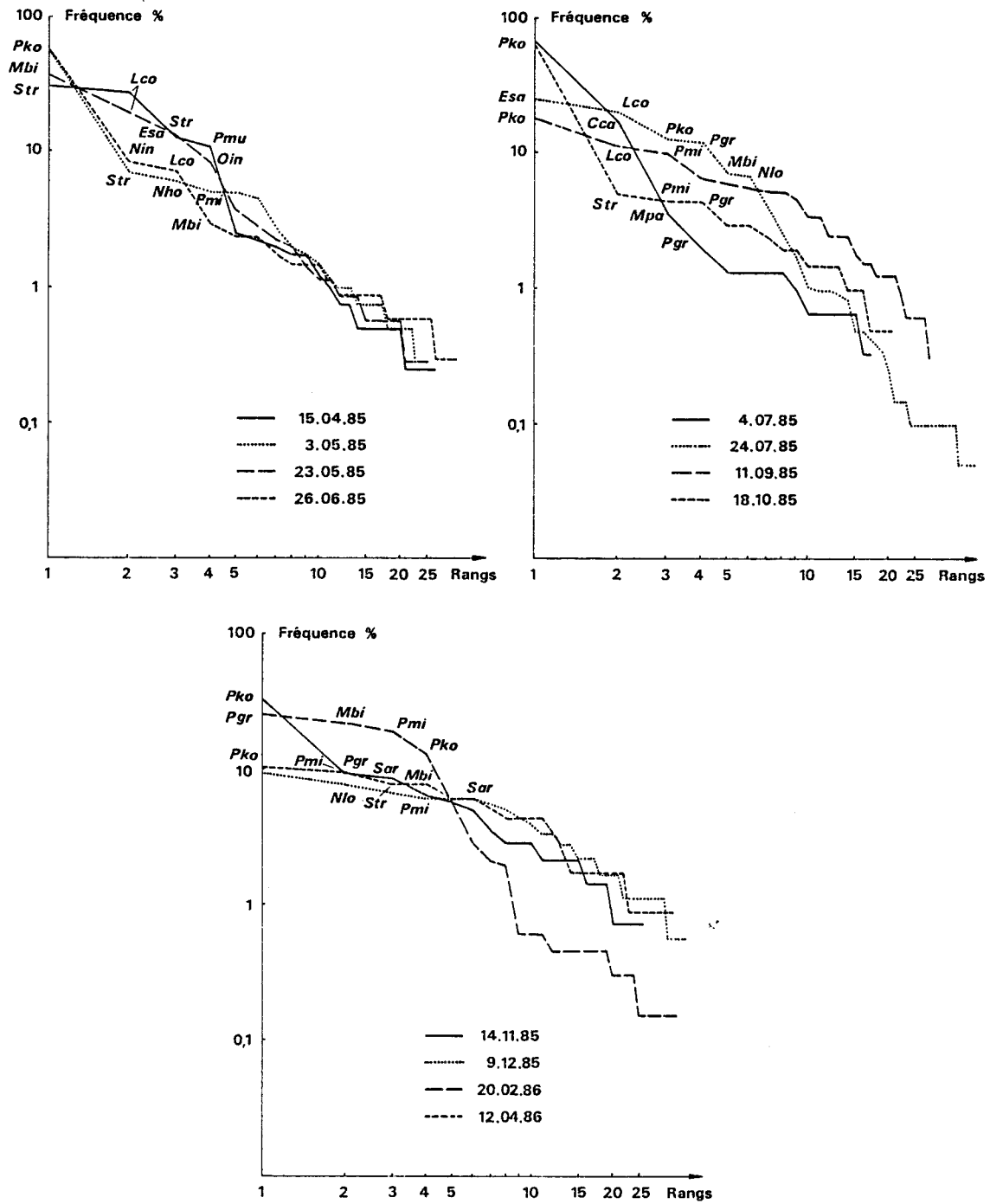


Fig. 125a DRF du milieu naturel (MNEP): prélèvements d'avril 85 à avril 86.

II : deuxième coup de benne

MNEP (II)

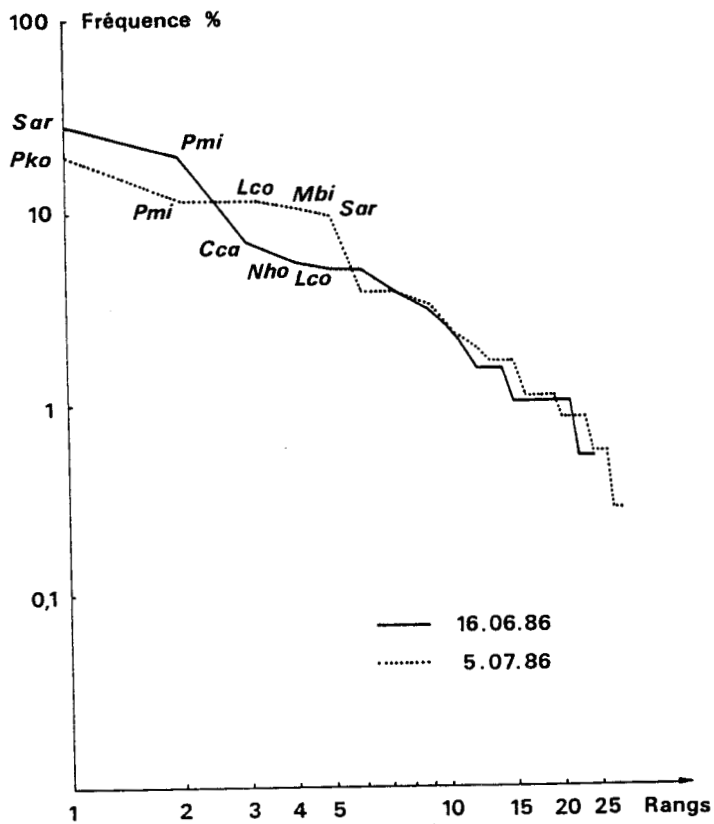
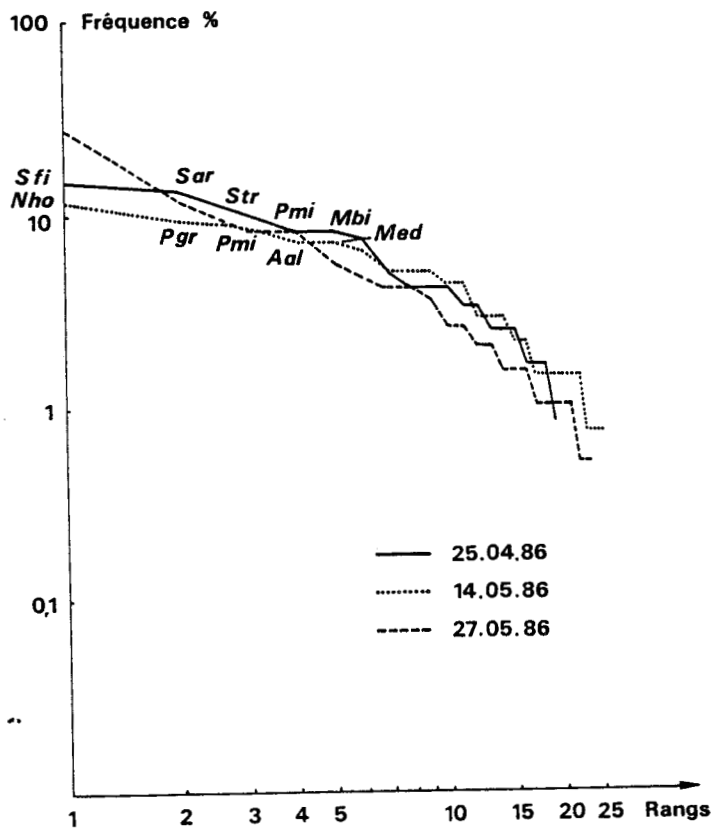


Fig. 125b Diagrammes Rang-Fréquence du MNEP : prélèvements de fin avril à juillet 1986.

espèces des premiers rangs sont toujours : *Spio filicornis*, *Pectinaria koreni*, *Lanice conchilega*, *Eumida sanguinea*, *Scoloplos armiger*, *Nephtys hombergii*, *Phyllodoce groenlandica*, *Cirratulus cirratus*, *Capitella capitata*, *Pholoë minuta*, *Abra alba*, *Mysella bidentata*, *Tellina fabula*, *Mya truncata*, *Ampelisca brevivornis* et Oligochètes indéterminés.

D'autre part, les diagrammes du MNEP réunissent entre les espèces dominantes : *Capitella capitata*, *Pectinaria koreni*, *Lanice conchilega*, *Phyllodoce groenlandica*, *Nephtys hombergii*, *Scoloplos armiger*, *Phyllodoce mucosa*, *Sagartia troglodites*, *Abra alba*, *Tellina fabula*, *Mysella bidentata*, *Mytilus edulis*, *Microprotopus* et Oligochètes indéterminés.

DRF dans les peuplements expérimentaux

Nous nous référons dans ce qui suit aux stades proposés par FRONTIER (1983, 1985).

A l'opposé du milieu naturel, le peuplement des modules montre une évolution marquée des distributions rangs-fréquences (Fig. 126 à 130).

Au tout début du processus de recolonisation le peuplement est pauvre et ne donne pas lieu à des diagrammes très réguliers. Les graphiques semblent grossièrement alignés sur une pente - 1, sans montrer de concavité contrairement aux diagrammes suivants. La régularité est très élevée (0,800 à 0,900).

Les espèces les plus abondantes à ce stade varient selon les différentes séries, c'est-à-dire selon la date d'immersion (Tableau 60).

SERIE A (immergée le 15/4/1985)

On observe dans les 4 premiers modules relevés (2 modules à 16 jours d'immersion et 2 modules à 36 jours) un profil correspondant aux stades 1 et 1' avec comme espèces pionnières en premier lieu, le Polychète *Capitella capitata* suivi par *Spio filicornis*, *Polydora ciliata* et l'Oligochète *Clitellio arenarius*. A ce stade, ce n'est pas encore un peuplement structuré : les relations de compétition ne sont pas encore établies et on observe seulement une arrivée passive d'espèces opportunistes, capables d'exploiter l'abondante matière organique des sédiments expérimentaux (10-12%). Voir la figure 128a. Par la suite, ce peuplement juvénile évolue vers un stade 2 traduisant la complexité croissante du réseau d'interactions. Les modules relevés de septembre à novembre 85 (Fig. 126c) montrent seulement une variabilité aléatoire

Série A

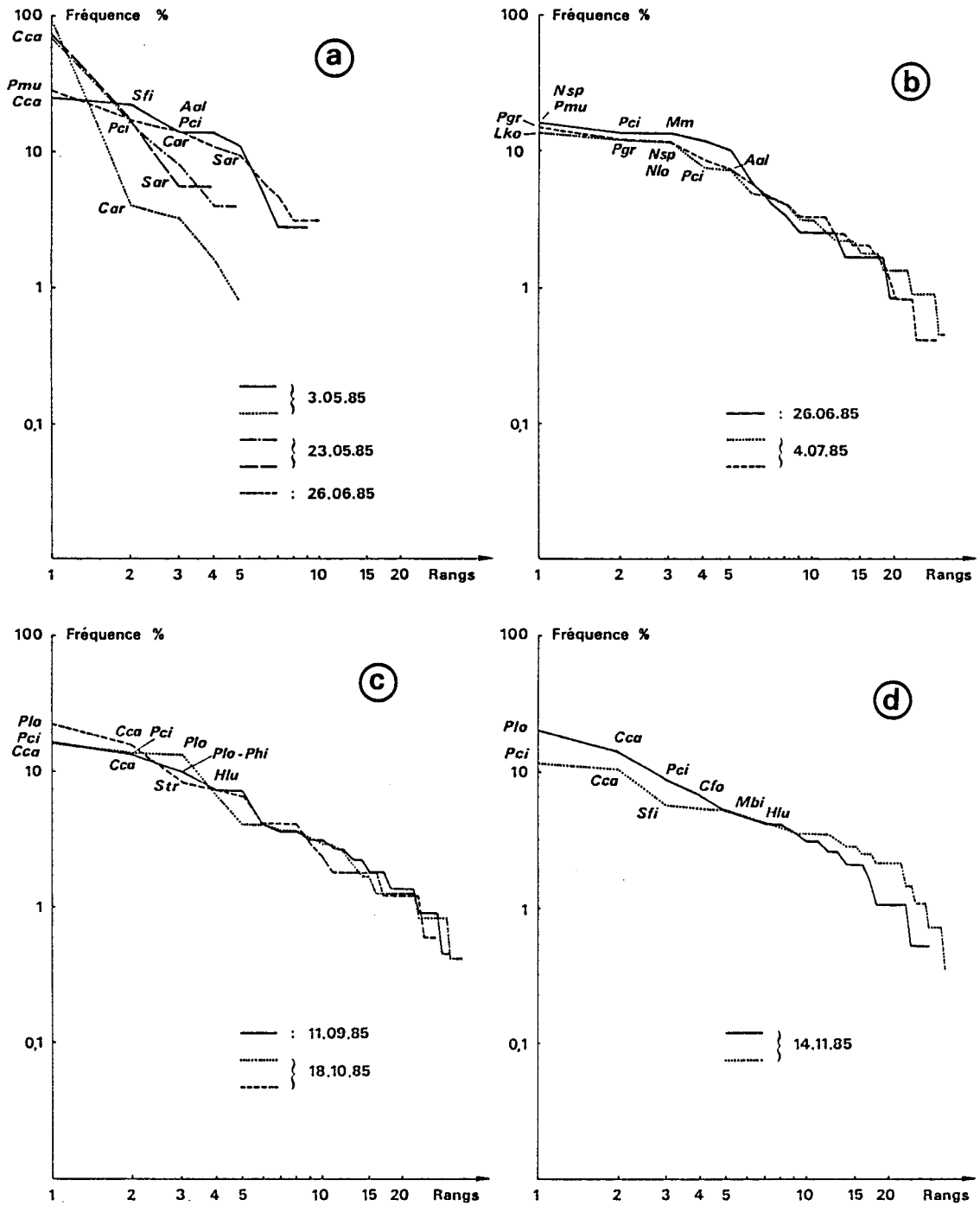


Fig. 126 Evolution des DRF des modules de la Série A : mai à novembre 85.

Série B

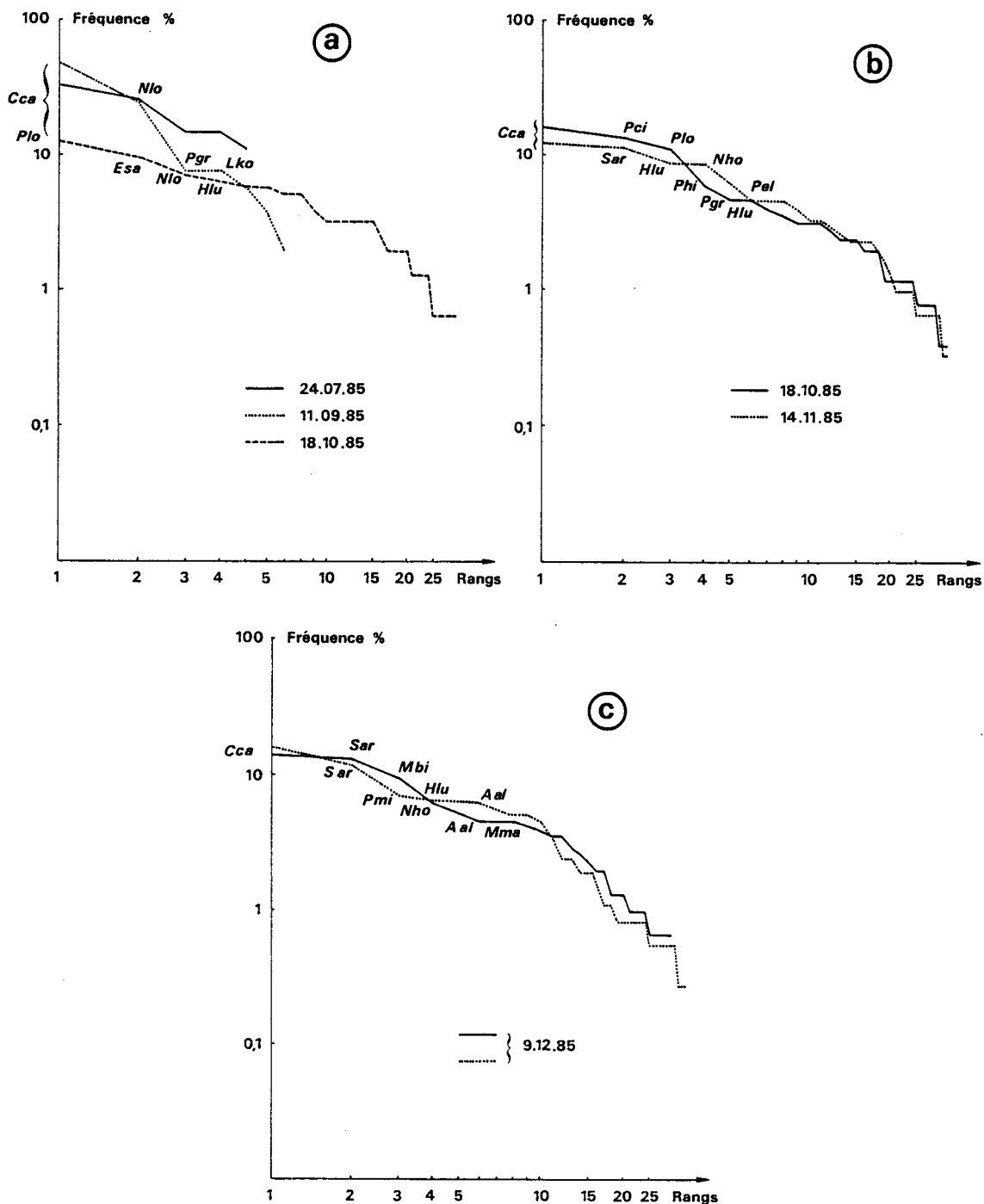


Fig. 127 Evolution des DRF des modules de la Série B: fin juillet à décembre 1985.

autour d'un profil commun ("marches d'escalier"). Enfin, les modules relevés en octobre donnent une allure de stade 2, voisin des diagrammes observés dans le milieu naturel. Un des derniers modules relevés le 14 novembre présente un stade 3 après 212 jours d'immersion (Fig. 124d).

Les DRF correspondant au 26/6 et 4/7/85 présentent dans les premiers rangs des espèces constituant les recrutements α_1 et α_2 (voir chapitre 6.1.3. sur les AFC) : *Nereis longissima*, *Phyllodoce mucosa*, *Phyllodoce groenlandica*, *Pectinaria koreni*, *Nephtys* sp., *Abra alba*.

SERIE B (immergée le 4/7/1985)

Au tout début de la recolonisation des modules (échantillons du 24/7 et 11/9/85), le peuplement est pauvre et ne donne pas lieu à des DRF très réguliers (Fig. 127a). Les graphiques semblent *grosso modo* alignés sur une pente - 1, ils ne montrent pas de concavité, ils correspondent à un stade "zéro".

Les espèces les plus abondantes rencontrées à ce stade et qu'on pourrait qualifier d'opportunistes sont *Capitella capitata*, *Nereis longissima*, *Phyllodoce groenlandica*. Les modules suivants, relevés en octobre et novembre 85 (Fig. 127b) montrent une allure de stade 2, à ce moment de la succession la diversité augmente et on assiste à la maturation du peuplement expérimental (après 107 et 134 jours d'immersion). Les DRF du 18/10 présentent des espèces correspondant au recrutement β : *Pisidia longicornis*, *Pilumnus hirtellus*, *Polydora ciliata*, etc. Voir chapitre 6.1.2., AFC des séries expérimentales.

Enfin, les deux derniers modules récupérés en décembre 85 après avoir séjourné 160 jours en mer continuent de présenter des stades 2 (Fig. 129c). Parmi les espèces les mieux représentées à cette période on a *Capitella capitata*, en première place suivi par *Scoploplios armiger*, *Pholoë minuta*, *Nephtys hombergii*, *Harmothoë lunulata*, *Mysella bidentata* et *Abra alba*. Plusieurs de ces espèces correspondent au recrutement secondaire du 14/11/85.

SERIE C (immergée le 18/10/1985)

Les trois premiers modules relevés en novembre, après environ 25 jours en mer, présentent des DRF proches du stade 1 (Fig. 128a). Probablement le fait qu'on n'a pas pu récupérer les modules avant, nous a fait manquer le stade zéro. Parmi les espèces pionnières les plus

Série C

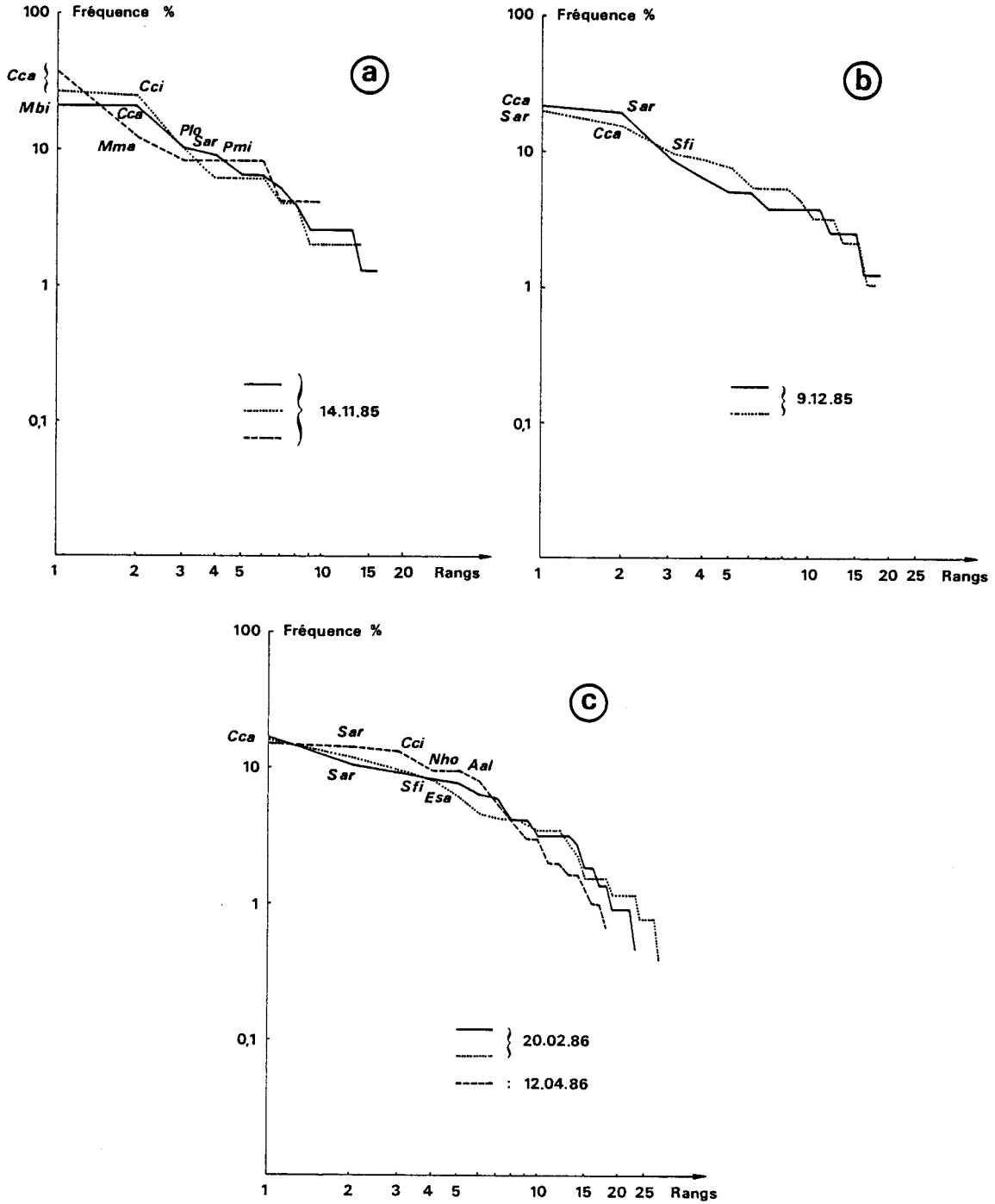


Fig. 128 Evolution des DRF du peuplement de la Série C: novembre 1985 à avril 1986.

Série D

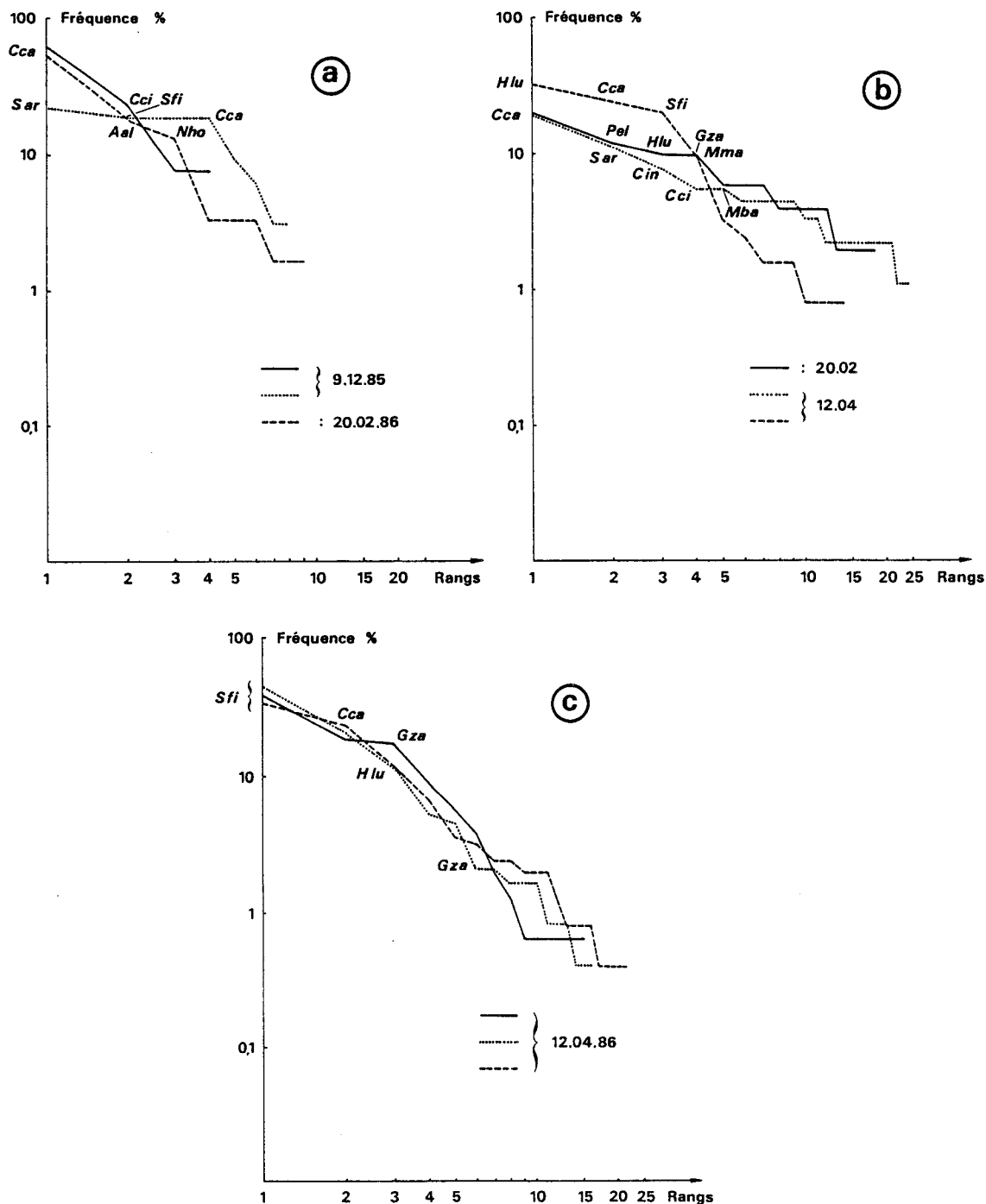


Fig. 129 Evolution des Diagrammes Rang-Fréquence des modules de la Série D : échantillons de décembre 85 à avril 86.

abondantes on a *Capitella capitata*, *Cirratulus cirratus*, *Mysella bidentata* et *Microprotopus maculatus*. La régularité est élevée (0,820-0,860).

L'arrivée continue de nouvelles espèces s'installant dans les modules, rend le peuplement de plus en plus complexe, et dans les modules relevés de décembre 85 à avril 86, on observe des stades 2 (Fig. 128b, c). On a alors un peuplement en pleine maturation dont les espèces structurantes sont *Scoloplos armiger*, *Capitella capitata*, *Spio filicornis*, *Cirratulus cirratus*, *Eumida sanguinea*, *Nephtys hombergii*, *Phyllodoce groenlandica*, *Abra alba*, *Mysella bidentata* et *Microprotopus maculatus* (quelques unes correspondent au recrutement γ).

SERIE D (immergée le 14/11/1985)

Cette série a été suivie pendant environ 34 semaines : c'est donc une des plus longues. Les premiers modules relevés en décembre 85 après environ 3 semaines d'immersion, correspondent à un stade zéro.

Les espèces dominant cette période initiale de recolonisation sont *Capitella capitata*, *Scoloplos armiger*, *Spio filicornis* et *Cirratulus cirratus* (Fig. 129a).

Nous constatons ensuite, après une phase de relargage de certains polluants (voir chapitre 2.3) et d'oxydation du milieu, l'arrivée de nouvelles espèces dans les sédiments expérimentaux. Les modules suivants (20/2 et 12/4/86) relevés après environ trois mois d'immersion montrent un stade 1' (Fig. 129b). Les espèces les mieux représentées sont alors *Harmothoë lunulata*, *Capitella capitata*, *Spio filicornis*, *Pygospio elegans*, *Scoloplos armiger*, *Gammarus zaddachi*, *Microprotopus maculatus* et *Corophium insidiosum* ; la plupart correspondent au recrutement γ mis en évidence par les AFC.

Les modules suivants récupérés en avril 86 montrent déjà un stade 2, les courbes sont convexes. Trois des quatre modules immergés pendant 150 jours présentent en tête le Polychète *Spio filicornis*, les quatre ont *Capitella capitata* en deuxième rang, suivi par *Gammarus zaddachi* et *Harmothoë lunulata* (Fig. 129c).

Les six modules récupérés entre fin avril et fin mai 86 montrent un stade 2, qui reflète un peuplement mûr, ayant acquis une diversité relativement élevée (3,0 à 4,0). Le classement des espèces a changé par rapport aux modules précédents (seulement un des modules du 27/5 a encore

Série D

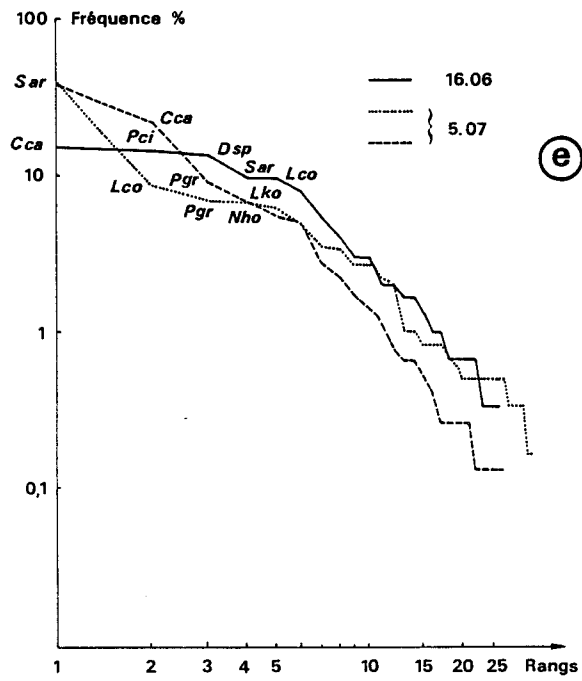
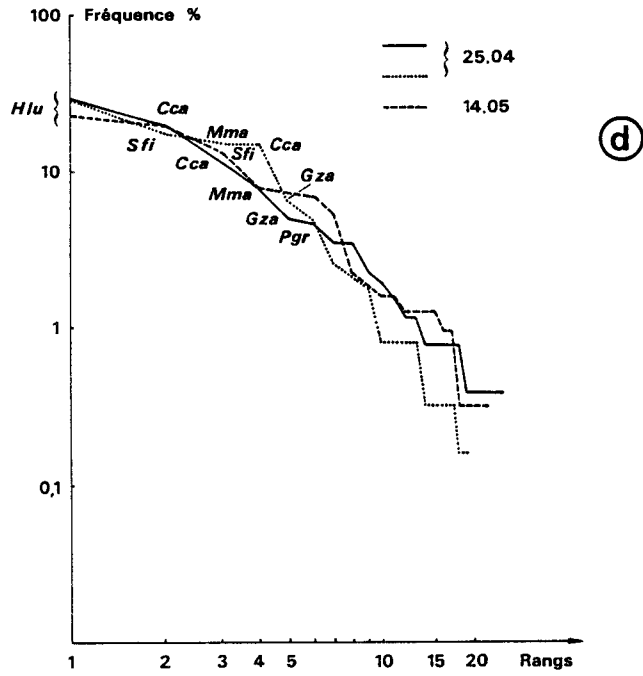


Fig. 129 (suite) : échantillons de fin avril au début juillet 1986.

en première position *Capitella capitata*), quatre modules ont en premier rang le Polychète carnivore *Harmothoë lunulata* (Fig. 129d), un autre a *Scoloplos armiger* (dépositivore). Parmi les espèces abondantes dans cette étape de la succession on trouve *Spio filicornis*, *Nephtys hombergii*, *Phyllodoce groenlandica*, les Amphipodes *Gammarus zaddachi*, *Microprotopus maculatus* et le Mollusque nudibranché *Onchidoris bilamellata* (seulement des juvéniles).

Pour les 10 modules relevés en juin 86, après 215 jours d'immersion, on constate des DRF avec une allure de stade 2. Le peuplement expérimental s'organise de plus en plus, son cortège spécifique augmente et le nombre d'interactions inter et intraspécifiques aussi. Parmi les espèces qui occupent les trois premiers rangs on a : *Polydora ciliata*, *Scoloplos armiger*, *Capitella capitata* (dans un seul module), *Eteone longa*, *Lanice conchilega*, *Phyllodoce groenlandica*, *Mya truncata* et *Onchidoris bilamellata* (Fig. 129e). Deux de ces de ces espèces ainsi que quelques unes des rangs qui suivent constituent le recrutement 8. Enfin, les derniers modules de cette série (5/7/86) présentent plutôt l'allure d'un stade 3. On peut remarquer que les DRF sont devenus plus rectilignes, au moins dans une partie de la courbe. Le peuplement a mûri et ressemble aux DRF du milieu naturel environnant, il n'a plus la forme des distributions d'un stade juvénile.

SERIE E (immergée le 20/2/86)

On observe pour le premier module relevé (Fig. 132a), un stade 1, très probablement on a manqué des stades antérieurs au stade 1 car cette première récupération a été effectuée après 50 jours d'immersion due aux mauvaises conditions météorologiques. Cette période a donné au peuplement expérimental le temps de s'organiser d'où cette allure de stade 1. Les trois modules suivants (fin avril à fin mai 86) ayant été immergés 65, 84 et 97 jours respectivement présentent des stades 1' et 2 (Fig. 130a, b). L'espèce dominante est encore une fois *Capitella capitata*, suivi par *Pectinaria koreni*, *Scoloplos armiger*, *Nephtys hombergii*, *Harmothoë lunulata*, *Spiophanes bombyx*, *Microprotopus maculatus* et *Macoma balthica* (*S. bombyx*, *M. maculatus* et *M. balthica* font partie du recrutement secondaire du 27/5/86, voir Tableau 58).

Enfin les quatre modules correspondant à juin et juillet 86 (117 et 136 jours d'immersion) présentent une allure de stade 2, l'espèce en tête

TABLEAU 60. ESPECES PRINCIPALES DE 5 SERIES EXPERIMENTALES, CLASSES PAR ORDRE DECREISSANT DE DENSITE(VOIR FIG.126 à 130).

| Série /rang | 15/4/65 | 3/5 | 23/5 | 26/6 | 4/7 | 24/7 | 11/9 | 18/10 | 14/11 | 9/12/65 | 20/2/66 | 12/4 | 25/4 | 14/5 | 27/5 | 16/6 | 5/7/66 | | |
|-------------|-----------|--------------------------------|--------------------------|--|--------------------------------|--|--------------------------|---|---|-----------------------------------|-------------------------------|--|-------------------------------|----------------------------------|----------------------------------|---|--------|--|--|
| A) 1 | Immersion | C. capitata | C. capitata | P. mucosa Nereis sp. | P. groenlandica P. koreni | C. capitata P. groenlandica | S. arniger P. ciliata | C. capitata P. longicornis P. ciliata | P. longicornis P. ciliata | | | | | | | | | | |
| 2 | | S. fillicornis C. arenarium | P. ciliata P. ciliata | P. ciliata P. groenlandica | P. koreni | P. koreni | Désapodes Indet. | C. capitata H. lunulata P. longicornis | C. capitata P. ciliata S. fillicornis | | | | | | | | | | |
| 3 | | P. elegans C. arenarium | S. arniger | Nephtys sp. A. alba M. maculatus | N. longissima N. longissima | P. ciliata N. longissima C. capitata | C. capitata C. moenas | H. lunulata P. longicornis S. fillicornis | | | | | | | | | | | |
| B) 1 | | | | Immersion | | C. capitata | C. capitata | C. capitata P. longicornis | C. capitata | | | | | | | | | | |
| 2 | | | | | N. longissima | N. longissima | N. longissima | E. sanguinea P. ciliata | S. arniger | S. arniger | | | | | | | | | |
| 3 | | | | | L. conchilega | L. conchilega | P. groenlandica | N. longissima P. longicornis | H. lunulata | P. minuta M. bidentata | | | | | | | | | |
| C) 1 | | | | | | | | Immersion | C. capitata M. bidentata | C. capitata S. arniger | C. capitata | C. capitata | | | | | | | |
| 2 | | | | | | | | | C. cirratus M. maculatus | S. arniger C. capitata | S. arniger | S. arniger | | | | | | | |
| 3 | | | | | | | | | P. longicornis S. arniger | S. fillicornis P. groenlandica | S. fillicornis C. cirratus | C. cirratus | | | | | | | |
| D) 1 | | | | | | | | | Immersion | C. capitata S. arniger | C. capitata H. lunulata | S. fillicornis H. lunulata | H. lunulata S. arniger | H. lunulata S. arniger | C. capitata H. lunulata | P. ciliata S. arniger M. truncata O. bilamellata | | S. arniger | |
| 2 | | | | | | | | | | C. cirratus S. fillicornis | P. elegans S. arniger | C. capitata | S. fillicornis C. capitata | C. capitata H. lunulata | H. lunulata C. capitata | E. longa C. capitata P. groenlandica L. conchilega M. truncata S. arniger | | C. capitata L. conchilega | |
| 3 | | | | | | | | | P. elegans K. hombergii | H. lunulata C. insidiosus | H. lunulata C. insidiosus | S. fillicornis H. lunulata G. zaddachi | C. capitata M. maculatus | S. fillicornis S. fillicornis | S. fillicornis S. fillicornis | P. groenlandica P. groenlandica C. capitata P. ciliata P. ciliata O. bilamellata | | P. groenlandica P. koreni N. hombergii | |
| E) 1 | | | | | | | | | | Immersion | Immersion | C. capitata | C. capitata | C. capitata | C. capitata | S. arniger | | S. arniger | |
| 2 | | | | | | | | | | | H. lunulata | H. lunulata | P. koreni | M. hombergii | S. arniger | P. ciliata | | C. capitata | |
| 3 | | | | | | | | | | | S. bombyx | M. maculatus | M. maculatus | P. koreni | S. fillicornis | O. bilamellata | | P. koreni P. groenlandica | |

a changé, maintenant c'est le déposivore *Scoloplos armiger* suivi par *Polydora ciliata*, *Nephtys hombergii*, *Onchidoris bilmellata*, *Capitella capitata*, *Phyllodoce groenlandica*, *Eumida sanguinea*, etc. La plupart de ces espèces constituent le recrutement δ mis en évidence par les analyses multivariées, *S. armiger* et *P. groenlandica* font partie du recrutement secondaire du 5/7/86 (voir Fig. 130c).

Conclusion

En conclusion, les DRF donnent une vision synthétique et pratique de la diversité, bien plus complète qu'un simple indice numérique car rendant compte des changements dans les proportions mutuelles des espèces, lors de la recolonisation progressive d'un substrat.

L'évolution des DRF dans les 5 séries expérimentales met en évidence, après une phase de latence ("stade zéro"), un premier peuplement juvénile ("stade 1"), peu diversifié, caractérisé par des fortes dominances de peu d'espèces. Le peuplement des modules évolue ensuite vers des stades "1'" et "2", parfois même "3" (séries D et E), avec notamment apparition d'espèces et de niveaux trophiques nouveaux. Les peuplements finaux sont comparables, du point de vue de la forme de distribution d'espèces, à ceux du peuplement naturel environnant : un peuplement final voisin en structure quantitative de celui du peuplement naturel semble être alors établi. Cependant, la composition qualitative n'est pas exactement la même.

Dans cette évolution générale, l'effet des recrutements se manifeste de façon significative. Cependant, dans un état déjà relativement avancé de la recolonisation, un recrutement ne fournit pas un nouveau stade 1, mais fait apparaître un palier. Par la suite, l'espèce nouvellement arrivée ou bien disparaît, ou bien est intégrée à la structure, au stade d'évolution déjà atteint par la série.

Ce résultat expérimental semble être d'un grand intérêt pour la compréhension des successions écologiques. Toutefois le plan d'échantillonnage adopté *a priori*, ne semble pas *a posteriori* avoir été le plus approprié pour étudier cet aspect des phénomènes. Nous suggérons, pour une étude similaire ultérieure, l'immersion de plusieurs séries à différentes dates de l'année, et leur suivi toutes jusqu'à une même date (Fig. 131) : de cette manière, les recrutements réalisés dans le milieu

Série E

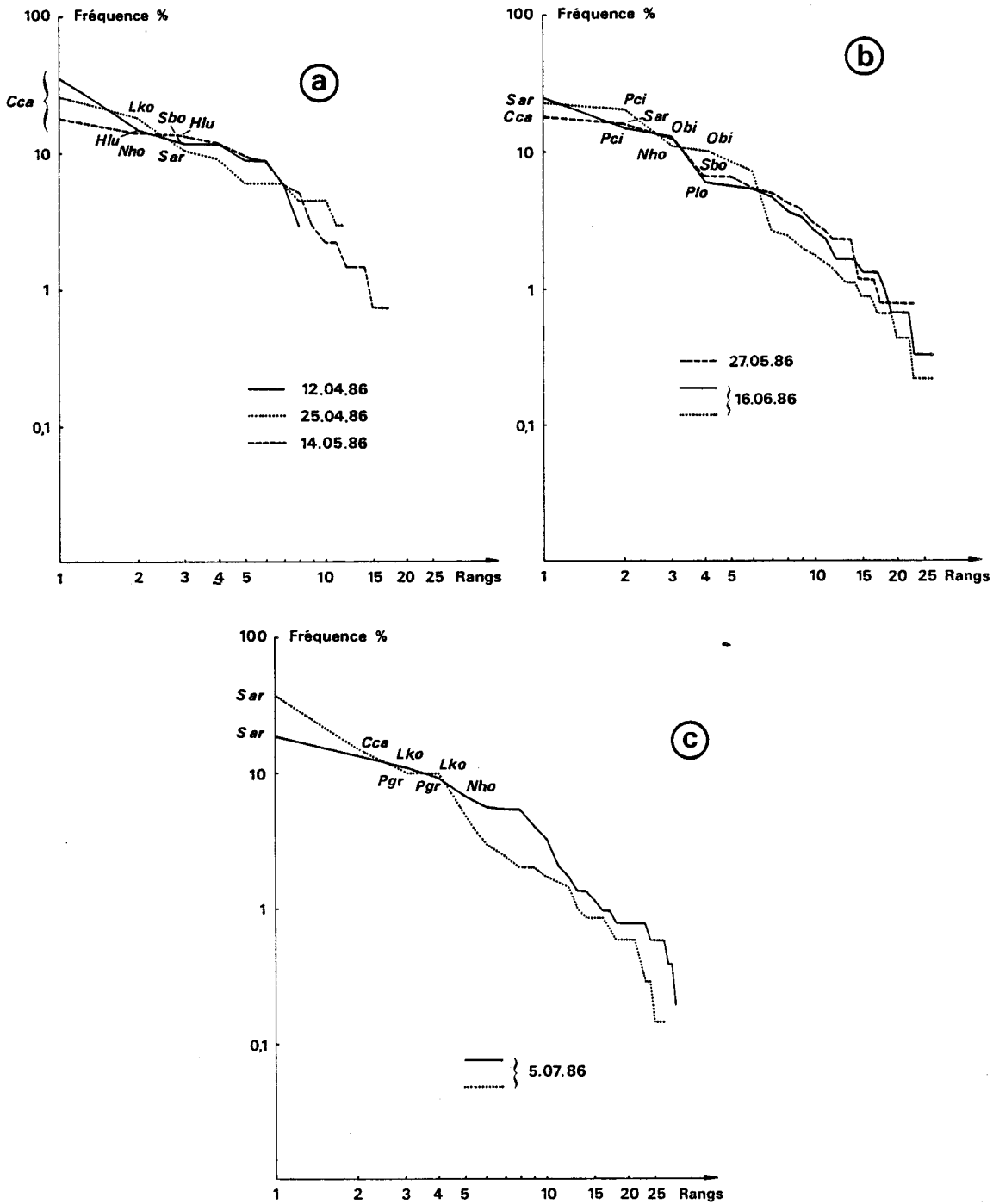


Fig. 130 Evolution des DRF des modules de la Série E : avril à juillet 86.

affecteraient toutes les séries, mais à des "âges", c'est-à-dire à des stades d'évolution, distincts. On pourrait alors mettre clairement en évidence l'influence du stade d'évolution d'un écosystème sur le devenir des recrutements : élimination, où incorporation, où basculement vers une composition faunistique très différente.

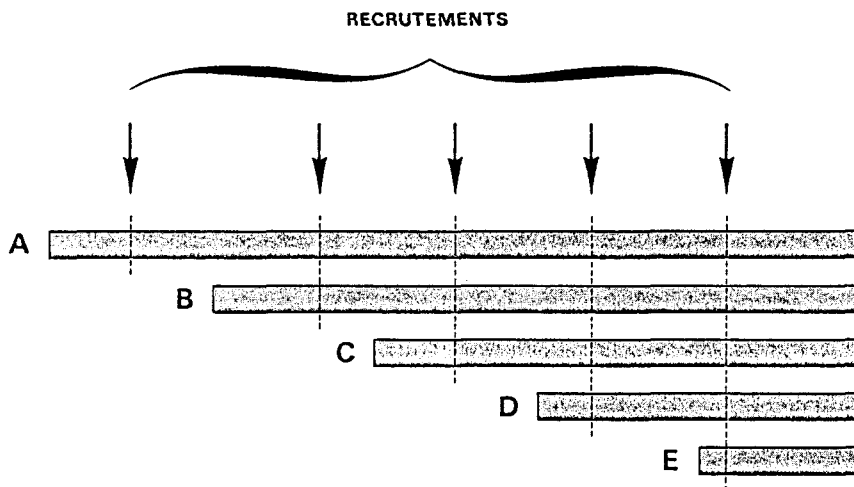


Figure 131 : Plan d'immersion de 5 séries à différentes dates et leur suivi toutes jusqu'à une même date afin de constater l'effet de différents recrutements

6.3. Analyses en Composantes Principales (ACP) : cinétique des métaux lourds dans les sédiments

a) Une première ACP a été pratiquée sur le tableau de données concernant le milieu naturel (MNIP) et les 5 séries expérimentales (A à E) décrits par 11 variables (Cu, Zn, Pb, Cd, Mn, Fe, % MO, S^o/∞∞, T^oC, O₂ et % pélites). Dans cette ACP, les 5 séries sont placées en objets supplémentaires, le % de pélites est en variable supplémentaire.

Les 3 premiers axes extraient 75,2% de l'inertie totale du nuage (respectivement 40,9%, 24,6% et 9,7%).

Dans le plan factoriel 1 x 2 des points variables (figure 132), les points-métaux sont très proches du cercle de corrélation de rayon 1, et également de l'axe 1. Le premier axe principal correspond donc à un gradient de pollution métallique, le maximum de pollution se situant ici

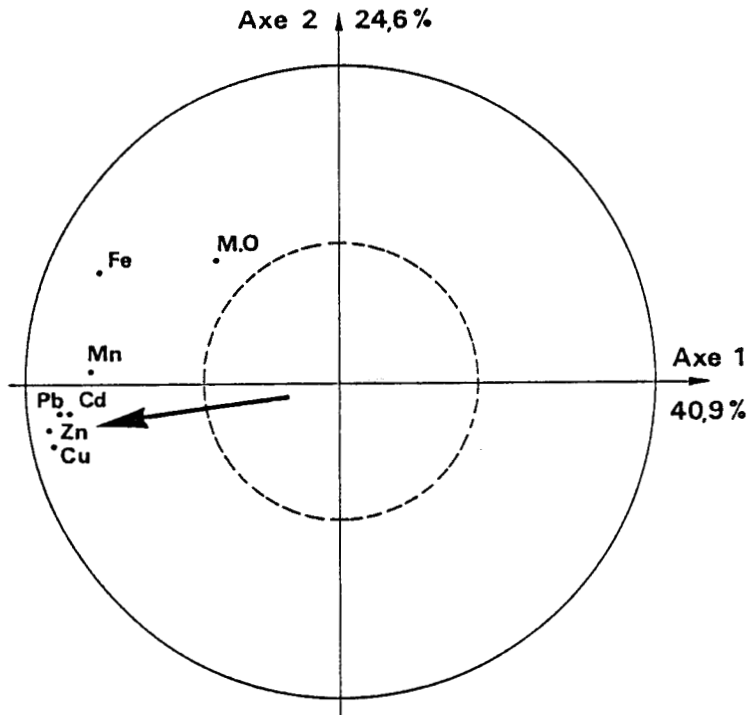


Fig. 132 Cercle de corrélation des points-variables du milieu naturel (MNIP).

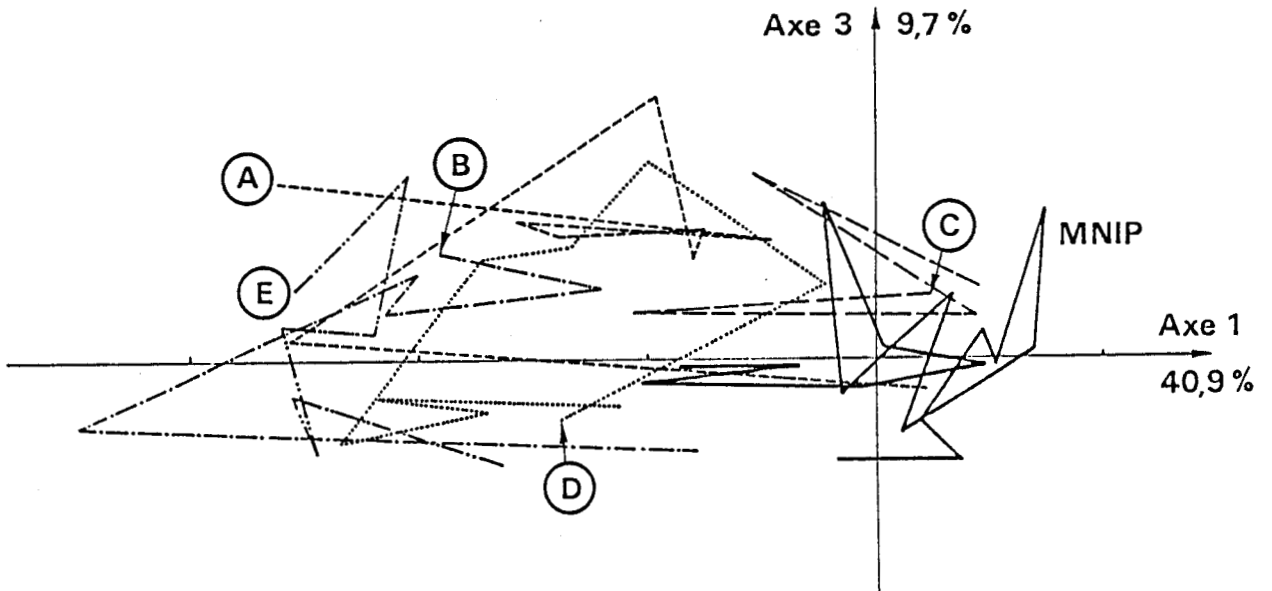


Fig. 133 ACP dans le plan factoriel 1,3 : l'axe 1 oppose les sédiments du milieu naturel à ceux des séries expérimentales.

du côté négatif de l'axe. On note la forte corrélation entre Pb, Cd, Zn et Cu. Or, on sait que ces 4 métaux présentent un comportement similaire vis-à-vis du degré d'oxydation du milieu (Eh) : quand le Eh devient moins négatif, ce qui correspond à une oxydation des sédiments, les 4 métaux sont relargués dans le milieu environnant ; inversement, quand le Eh devient très négatif, ceux-ci restent piégés dans le sédiment (WALDICHUK, 1985). Le Fe et le Mn qui, dans ces mêmes conditions, ont des comportements inverses vis-à-vis du Eh, se séparent légèrement sur l'axe 2. Ils sont cependant associés sur l'axe 1, où ils contribuent aussi au gradient métallique.

Le cercle de contribution équilibrée est le cercle de rayon :

$\sqrt{2/n^{\circ}}$ de variables actives. Les variables situées à l'intérieur de ce cercle ne sont pas significatives.

Dans le plan 1 x 3 de projection des points-échantillons (Fig. 133), l'axe 1 oppose les sédiments du milieu naturel (MNIP - côté positif) moins pollués, à ceux, beaucoup plus pollués (anoxiques et azoïques) des séries expérimentales (côté négatif = côté métaux).

L'abondance du Fe, qui atteint des teneurs de l'ordre de 3000 à 10,000 $\mu\text{g/g}$ de poids sec, peut masquer en partie des phénomènes. Il a donc été procédé, pour l'ACP du milieu expérimental (d), à une "normalisation" des données pour la teneur en Fe.

b) Une seconde ACP porte sur le tableau de données comportant les métaux non normalisés par le Fer, avec en éléments actifs les échantillons du milieu naturel (MNIP + MNEP) et les échantillons des séries A, B, C et D. D'autre part, 7 variables interviennent activement (Cu, Zn, Cd, Pb, Mn, Fe, % MO) tandis que le % de pélites est placé en variable supplémentaire.

Les 3 premiers axes de l'ACP extraient 86,7% de l'inertie totale du nuage, respectivement 63,4%, 14,4% et 8,9%.

La projection des variables sur le plan 1 x 2 (Fig. 134) permet d'identifier l'axe 1 à un gradient d'abondance générale des métaux. La matière organique (M.O.) est assez bien corrélée au plomb ($r = 0,64$). Le Mn et le Fe sont, très corrélés ($r = 0,73$) et ont donc un comportement similaire dans l'ensemble des échantillons. Les projections des points-échantillons sur le plan 1 x 2 (Fig. 135) montre l'opposition,

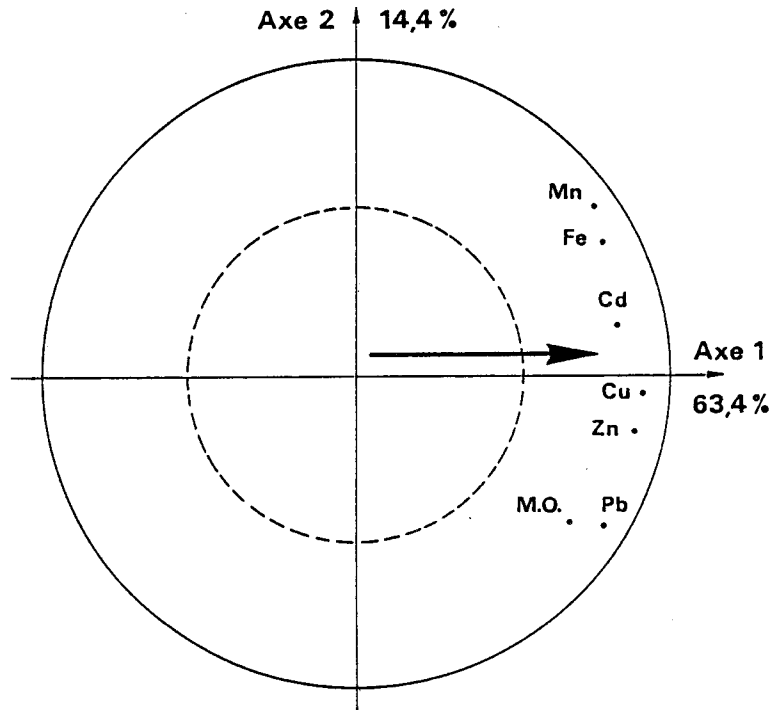


Fig. 134 Cercle de corrélation montrant la projection des variables milieu naturel et séries A, B, C, D sur le plan factoriel 1, 2.

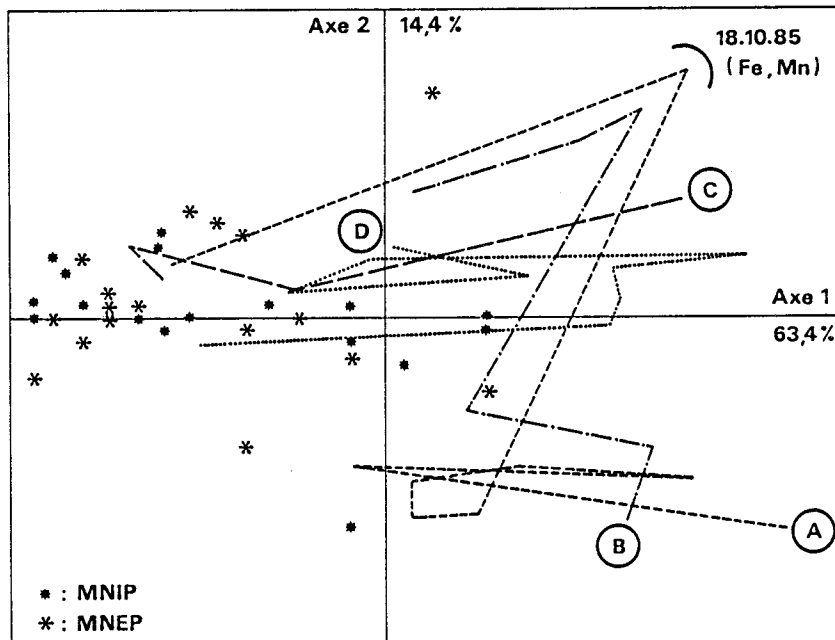


Fig. 135 Projection des points-échantillons montrant l'opposition entre les échantillons-modules (côté positif) et les échantillons milieu naturel (côté négatif).

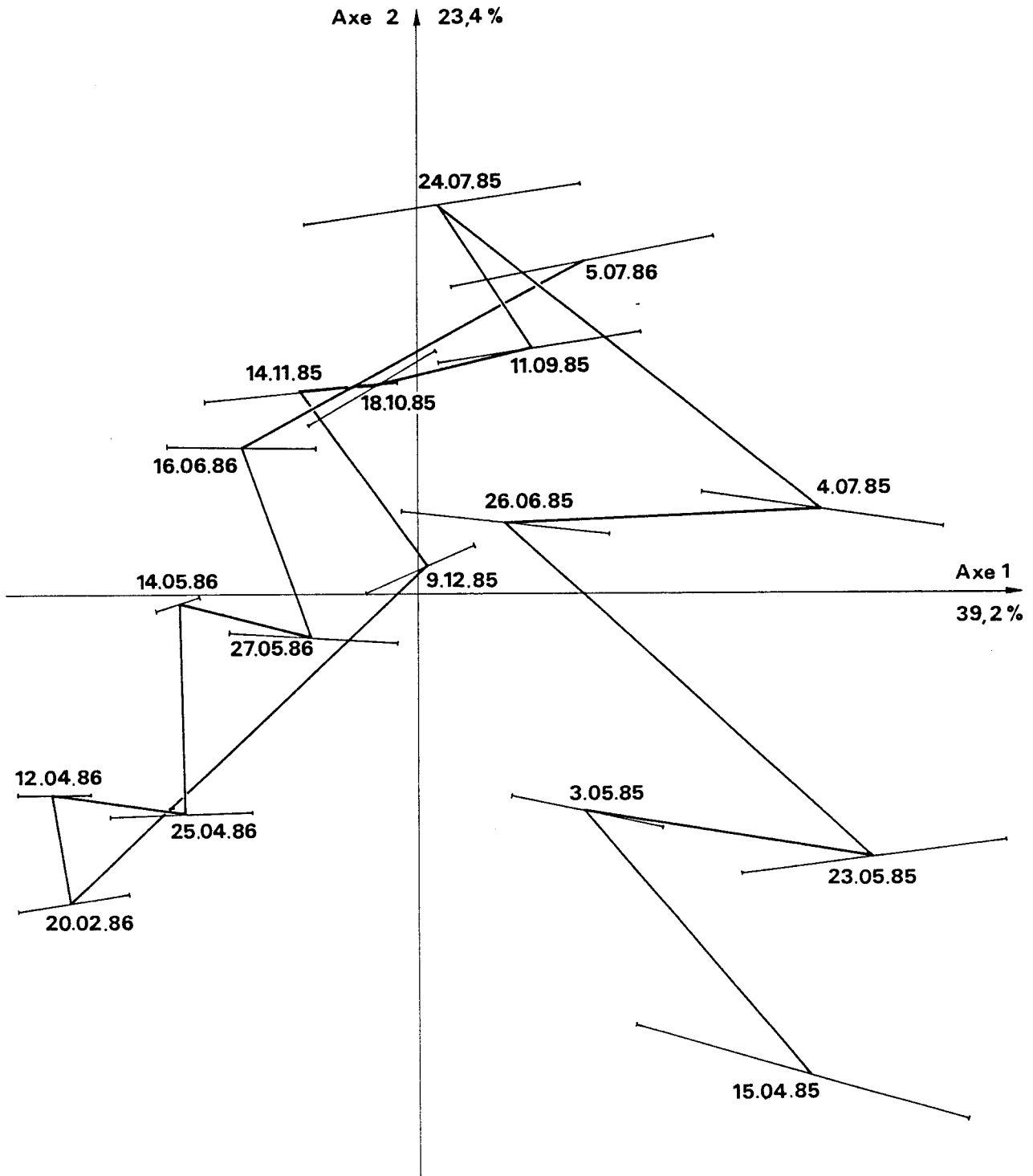


Fig. 136 ACP dans le plan factoriel 1, 2 montrant l'évolution du milieu naturel d'avril 1985 à juillet 1986. Les barycentres ont été calculés pour chaque date de sortie.

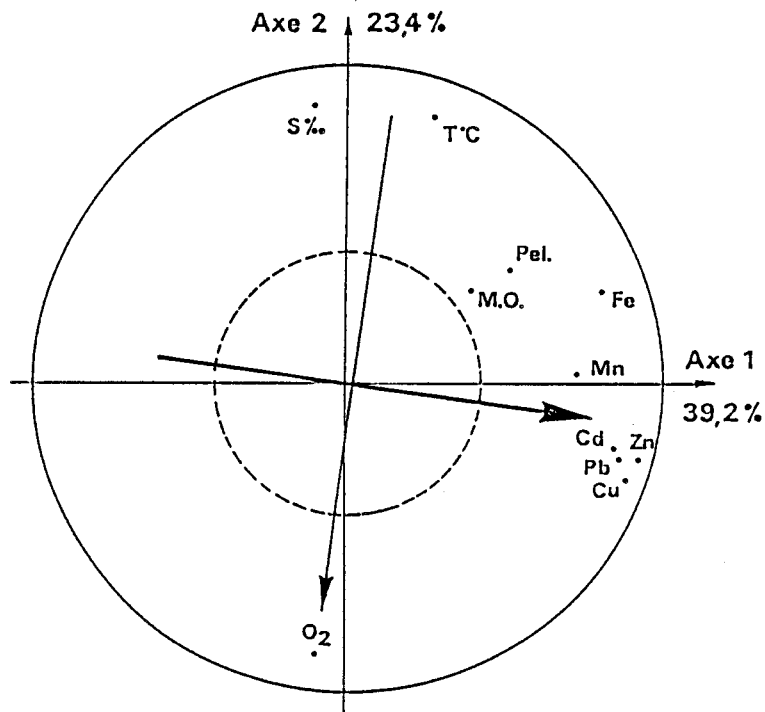


Fig. 137 Cercle de corrélation: la projection des variables du milieu naturel indique que l'axe 1 correspond à un gradient de pollution métallique.

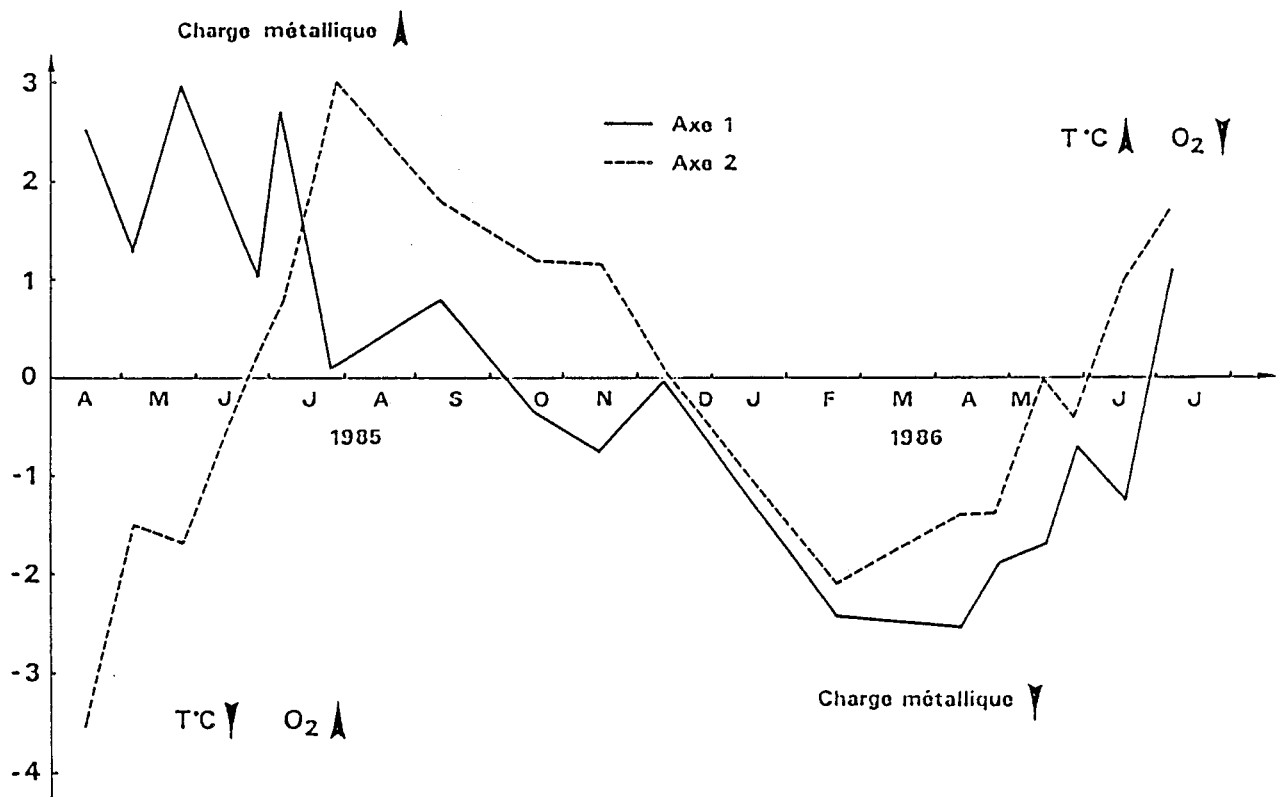


Fig. 138 Evolution chronologique des coordonnées sur l'axe 1 (facteur de pollution métallique) et sur l'axe 2 (température et oxygénation du milieu).

parallèlement à l'axe 1, entre les échantillons-modules placés du côté positif (donc du côté des fortes charges métalliques), et les échantillons du milieu naturel placés du côté négatif.

L'axe 2 met en évidence des évolutions dans chaque série de modules, sans pour cela montrer d'oppositions ou tendances saisonnières. Les sédiments des modules ont donc des évolutions qui leur sont propres, vraisemblablement en fonction des conditions de milieu lors de la période d'immersion. On constate que les derniers modules relevés évoluent, sur l'axe 1, vers des teneurs de milieu naturel. En particulier, on constate que la série C, immergée en début de l'automne, a des conditions environnementales très favorables à un relargage rapide des métaux.

Les barycentres des séries A et B correspondant au 18 octobre 1985 s'individualisent dans leur trajectoire, très probablement à cause d'une augmentation importante en Fe et Mn à cette époque (voir la localisation de ces deux métaux dans le cercle de corrélation et les figures 77 et 78).

c) Dans l'ACP réalisée sur les échantillons du milieu naturel environnant les modules, soit 34 échantillons x 12 variables (Pb, Cu, Cd, Zn, Fe, Mn, % pélites, % M.O., S°/∞, T°C, NTU, O₂), les 3 premiers axes représentent 72,2% de l'inertie totale, respectivement 39,2%, 23,4% et 9,6%.

Le plan 1 x 2 de projection des points-échantillons (Fig. 136) montre l'évolution du milieu naturel d'avril 85 à juillet 86. La projection des variables sur le plan 1 x 2 (Fig. 137) indique que l'axe 1 correspond à un gradient de pollution métallique. Les 4 métaux Cd, Pb, Zn et Cu sont fortement corrélés, tandis que Fe et Mn le sont un peu moins. Sur l'axe 2, il y a opposition entre la variable O₂ d'une part, les variables T°C et S°/∞ d'autre part. Cette opposition (triviale) est indépendante (car orthogonale) du gradient de pollution métallique. Cependant, la relative indépendance de Mn et de Fe peut s'expliquer sur cet axe 2 : le Mn se situe relativement plus que le Fe du côté O₂. A même charge métallique, un sédiment oxygéné tend donc à relarguer moins de Mn.

Si l'on considère le plan 1 x 2 des points-échantillons, on peut distinguer 3 grandes phases, observables également sur la figure 138 qui rend compte de l'évolution chronologique des coordonnées sur l'axe 1 (donc du facteur de pollution métallique) et sur l'axe 2 (température et

oxygénation) :

- d'avril 85 à juillet 85, on assiste à une dépollution (le long de l'axe 1) accompagnée d'une diminution progressive de l'oxygénation (matérialisée le long de l'axe 2) ;

- de juillet 85 à février 86, la réoxygénation du sédiment est synchrone d'une dépollution plus marquée, qui persistera jusqu'en avril 86 ;

- de mai 86 à juillet 86, il y a retour estival à un sédiment peu oxygéné, et réaugmentation de la charge métallique.

D'avril 85 à avril 86, on a donc évolué vers un sédiment moins pollué, avec une dépollution forte qui est en liaison avec le cycle de la température et de l'oxygène. Lors du printemps-été 86, on n'assiste pas à une faible dépollution comme en 85 mais à une réaugmentation de charge. Ceci peut s'expliquer de deux manières : l'existence d'une différence de climat inter-annuelle agissant sur l'oxygène disponible ou/et une différence des rejets industriels de métaux d'une année à l'autre.

Un modèle de pollution-dépollution serait à tester :

1) existence d'une dépollution hivernale forte, du fait de l'augmentation de l'oxygène et des températures faibles,

2) existence d'une dépollution estivale faible, du fait de l'anoxie relative, voire même d'une repollution si l'oxygène est très rare, et s'il n'y a plus compensation des apports métalliques nouveaux de l'industrie.

d) Une ACP a été effectuée sur les données (normalisées par le Fe) du milieu expérimental : 74 échantillons-modules x 12 variables. Les 3 premiers axes représentent 68,9% de l'inertie totale, respectivement 30,1%, 23,6% et 15,2%.

L'axe 1 concerne toujours le gradient métallique et plus particulièrement Cu, Pb, Mn et Zn, le Cd étant assez peu corrélé ($r = 0,34$, figure 139). L'axe 2 représente encore l'augmentation d'oxygène opposé à celle de la température et de la salinité.

Le plan 1 x 2 des points-échantillons est d'interprétation difficile, tant les premiers dosages de chaque série (pollution initiale du sédiment) sont différents du point de vue de la charge métallique (Fig. 140). De plus, ces sédiments sont introduits dans le milieu à des

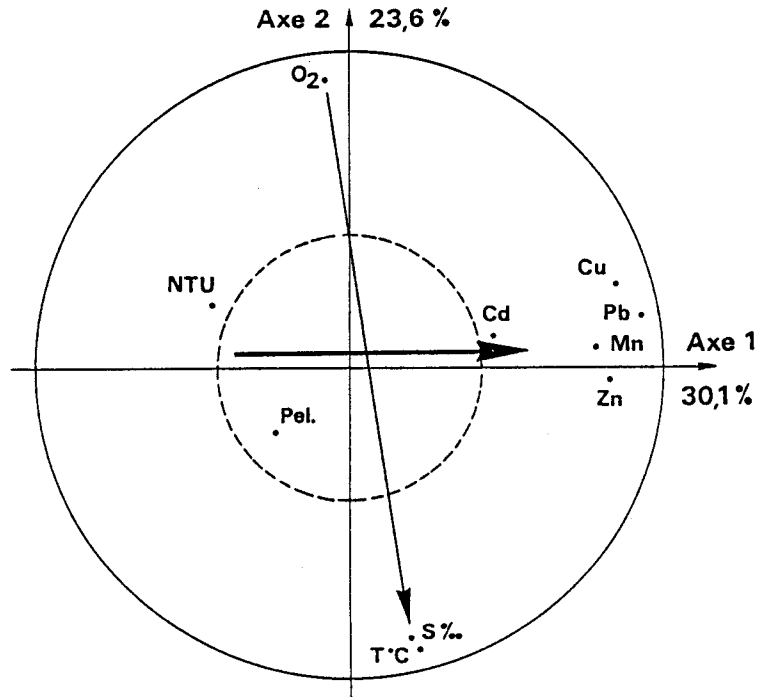


Fig. 139 Cercle de corrélation sur le plan 1, 2 : projection des variables du milieu expérimental (les métaux normalisés par le Fe).

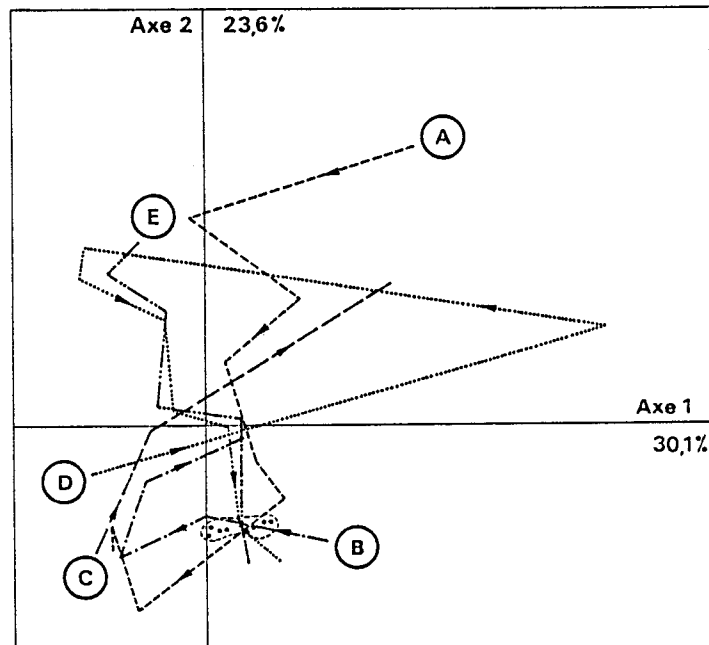


Fig. 140 Teneurs initiales des polluants métalliques dans les sédiments des séries expérimentales et localisation des modules relevés simultanément en juin 1986.

périodes différentes ; donc dans des conditions variables de température et d'oxygénation. Il s'ensuit une répartition des 5 points-modules initiaux (A à E) dans tout le plan 1 x 2. Cette hétérogénéité n'existe pas pour les 10 modules relevés simultanément en juin 86 : ces 10 points sont resserrés le long de l'axe 2 (pas de variabilité climatique), et un peu étalés le long de l'axe 1 (variabilité aléatoire de la concentration métallique).

La figure 141 permet de mieux comprendre l'apparente incohérence des évolutions des 5 séries expérimentales. Elle représente l'évolution chronologique des coordonnées des points-modules suivant l'axe 1 (facteur de pollution métallique). On constate que lors des périodes de recouvrement de deux séries, les évolutions se font dans le même sens. Si on prend l'exemple des séries A et B, on voit que malgré une installation plus précoce de la série A, la chute de pollution se fait à la même époque, à savoir de juillet à octobre.

Comme l'interprétation de l'axe 1 n'a pas varié d'une ACP à l'autre (gradient de pollution métallique), on peut comparer ces profils de séries à celui obtenu pour le milieu naturel, et les superposer : figure 142. L'évolution de chaque série est en concordance (à l'échelle près) avec l'évolution concomitante du milieu naturel, ce qui indique que les phases de dépollution ou de repollution sont dictées par le climat général et les nouveaux apports de polluants.

CONCLUSION

Les résultats obtenus par les ACP apportent des renseignements complémentaires : les variations de conditions climatiques et hydrologiques semblent régir le milieu sédimentaire indépendamment de la date et de la durée d'immersion. La dépollution locale d'un sédiment ne pourra se mesurer qu'en connaissant dans le même temps l'intensité et la nature des apports métalliques nouveaux. Il faudra donc mesurer les taux de sédimentation de particules provenant de la masse d'eau sus-jacente, et effectuer des dosages afin de connaître la teneur en divers polluants métalliques. s.

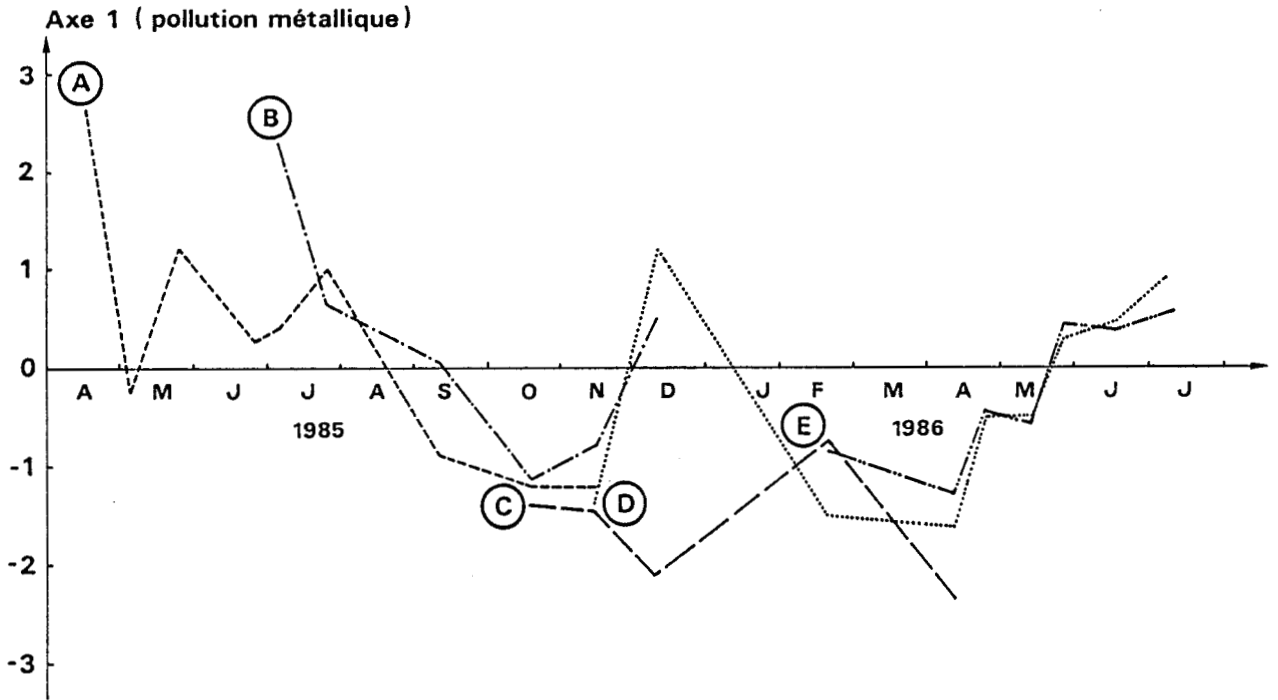


Fig. 141 Evolution chronologique des points-modules selon l'axe 1 : facteur de pollution métallique.

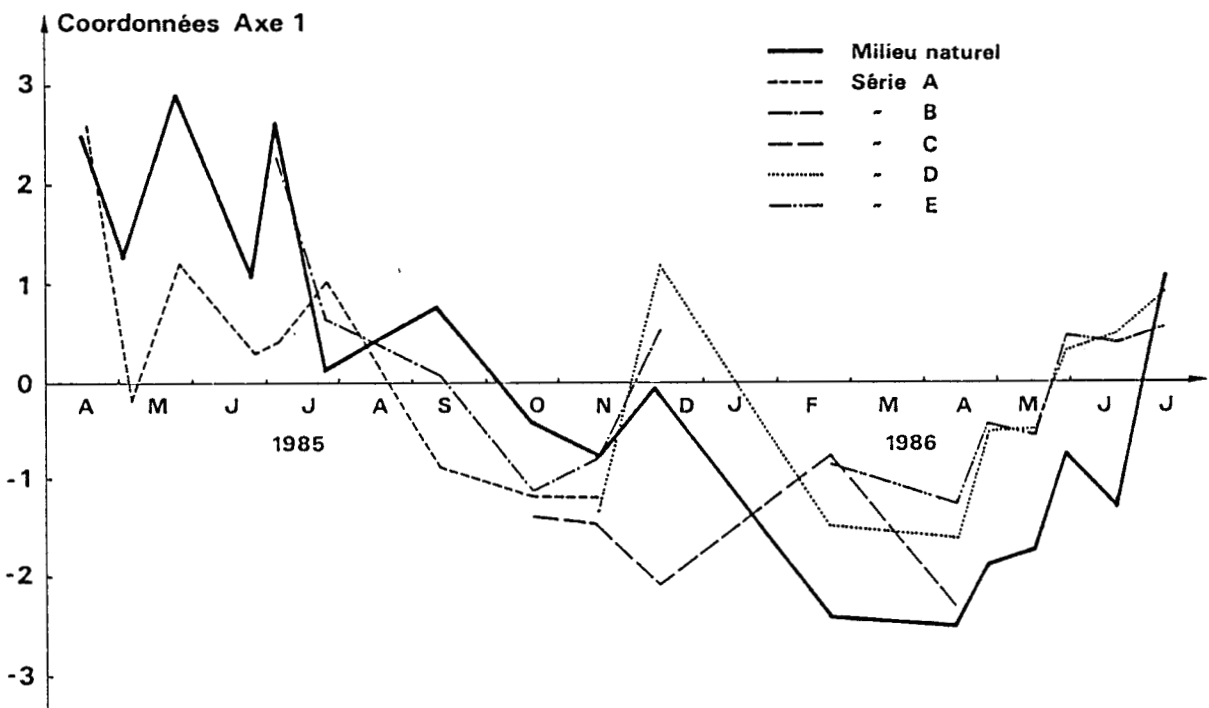


Fig. 142 Superposition des profils des séries expérimentales et du milieu naturel: l'évolution de chaque série est en concordance avec celle constaté dans le sédiment naturel.

Tableau 61 : Matrice de corrélations des variables du milieu naturel
(34 échantillons x 12 variables)

| | | | | | | | | | | | | |
|-------------------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|------|------|
| Cu | 1.00 | | | | | | | | | | | |
| Zn | 0.85 | 1.00 | | | | | | | | | | |
| Cd | 0.68 | 0.82 | 1.00 | | | | | | | | | |
| Mn | 0.60 | 0.48 | 0.48 | 1.00 | | | | | | | | |
| Pb | 0.84 | 0.84 | 0.75 | 0.37 | 1.00 | | | | | | | |
| Fe | 0.56 | 0.59 | 0.52 | 0.65 | 0.51 | 1.00 | | | | | | |
| % Pel | 0.20 | 0.35 | 0.29 | 0.55 | 0.16 | 0.56 | 1.00 | | | | | |
| % M.O. | 0.19 | 0.26 | 0.17 | 0.07 | 0.32 | 0.46 | 0.19 | 1.00 | | | | |
| S ^o /∞ | -0.31 | -0.22 | -0.21 | -0.06 | -0.25 | 0.18 | 0.29 | 0.05 | 1.00 | | | |
| T ^o | 0.00 | 0.05 | 0.13 | 0.14 | 0.13 | 0.32 | 0.32 | 0.33 | 0.72 | 1.00 | | |
| NTU | -0.23 | -0.32 | -0.32 | -0.28 | -0.29 | -0.07 | -0.10 | 0.01 | 0.03 | -0.06 | 1.00 | |
| O ₂ | 0.10 | 0.12 | 0.03 | 0.03 | 0.04 | -0.32 | -0.14 | -0.28 | -0.63 | -0.78 | 0.07 | 1.00 |

Tableau 62 : Matrice de corrélations des variables du milieu expérimental,
les métaux ayant été normalisés par le Fe
(74 échantillons x 11 variables)

| | | | | | | | | | | | |
|-------------------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|------|------|
| Cu | 1.00 | | | | | | | | | | |
| Zn | 0.58 | 1.00 | | | | | | | | | |
| Cd | 0.38 | 0.17 | 1.00 | | | | | | | | |
| Mn | 0.57 | 0.59 | 0.26 | 1.00 | | | | | | | |
| Pb | 0.85 | 0.71 | 0.34 | 0.58 | 1.00 | | | | | | |
| % Pel | -0.09 | -0.07 | -0.06 | -0.34 | 0.16 | 1.00 | | | | | |
| % M.O. | 0.19 | 0.11 | -0.08 | -0.28 | 0.23 | 0.50 | 1.00 | | | | |
| S ^o /∞ | -0.10 | 0.16 | 0.10 | 0.11 | -0.01 | 0.04 | -0.13 | 1.00 | | | |
| T ^o | -0.05 | 0.20 | -0.05 | 0.09 | 0.09 | 0.07 | 0.08 | 0.76 | 1.00 | | |
| NTU | -0.19 | -0.31 | -0.14 | -0.19 | -0.34 | -0.02 | 0.04 | -0.19 | -0.14 | 1.00 | |
| O ₂ | 0.17 | -0.04 | 0.05 | 0.01 | 0.08 | -0.14 | -0.01 | -0.70 | -0.78 | 0.23 | 1.00 |

7. Récapitulation des principaux évènements observés lors du processus de recolonisation.

Cette étude *in situ* effectuée entre le 15 avril 1985 et le 5 juillet 1986, nous a permis de recueillir, dans les 67 modules expérimentaux analysés, un total de 16935 individus répartis en 149 espèces dont 51 espèces de Polychètes, 49 de Crustacés et 17 de Mollusques. Alors que le milieu naturel (MNIP) a réuni 16290 individus répartis en 167 espèces dont 46 espèces de Polychètes, 43 de Crustacés et 23 de Mollusques.

Le groupe dominant est celui des Polychètes dans les deux milieux (environ 40% des espèces collectées). Parmi les familles les mieux représentées on a les Spionidae, Phyllodocidae, Capitellidae, Orbiinidae, Nephthyidae et Aphroditidae.

En général, les Polychètes opportunistes ont été les premiers à coloniser les modules (*Capitella capitata*, *Spio filicornis*, *Scoloplos armiger*, *Pygospio elegans*, *Cirratulus cirratus*, *Spiophanes bombyx*, etc), suivis de très près par des Crustacés tels que le Cumacé *Dyastilis bradyi*, les Amphipodes *Microtopopus maculatus*, *Caprella linearis*, *Gammarus zaddachi*, *Ampelisca brevicornis*, *Corophium sextonae* et des juvéniles de *Macropipus holsatus* (ce dernier dans la série C). Enfin, de même qu'en Méditerranée, les Mollusques ont été les derniers à coloniser les modules avec *Mysella bidentata*, *Abra alba* et *Tellina fabula* parmi les premiers colonisateurs.

Une nette dominance des stades jeunes (70% d'individus et exceptionnellement plus) a été observée dans le milieu expérimental en cours de recolonisation, à la différence du milieu naturel où, à époque comparable, les adultes dominent. Cela démontre l'importance de la colonisation de larves dans un milieu où il n'y a pas encore de compétition ni de populations prédatrices. Nous en concluons que dans la recolonisation des modules, les post-larves et juvéniles ont joué un rôle prépondérant.

En ce qui concerne la diversité spécifique, nous constatons que les peuplements expérimentaux tendent à atteindre les valeurs de diversité du milieu naturel environnant après seulement 2 à 3 mois d'immersion.

Pendant les premières semaines d'immersion nous avons observé, de même qu'en Méditerranée, un relargage partiel des polluants métalliques avec cependant quelques augmentations ultérieures probablement dues à des

apports provenant de la masse d'eau. Cette période correspond à une phase de latence, limitant la colonisation benthique à 2 ou 3 polychètes opportunistes.

Le processus de colonisation qui suit la phase de latence, va dépendre de la date d'immersion, qui conditionne directement les colonisateurs potentiels disponibles pour constituer la communauté pionnière. Le développement et l'acquisition d'une plus grande complexité sont plus rapides dans la série immergée en automne (18/10/85 : série C) ; la série la plus lente est celle immergée en hiver (20/02/86 : série E).

La recolonisation semble s'opérer essentiellement à partir d'espèces présentes dans le milieu d'accueil et dont l'abondance est conditionnée par les facteurs du milieu (saison, température, hydrodynamisme, etc.). Elle semble s'effectuer plus ou moins rapidement selon les teneurs initiales de polluants dans les sédiments des modules.

Au fur et à mesure que la succession écologique avance, les opportunistes ne disparaissent pas totalement mais restent, formant partie du peuplement expérimental.

Parmi les espèces les mieux représentées dans le milieu expérimental on a les Polychètes *Scoloplos armiger*, *Spio filicornis*, *Polydora ciliata*, *Capitella capitata*, *Harmothoë lunulata*, *Nephtys hombergii*, *Lanice conchilega*, *Pectinaria koreni*, *Phyllodoce groenlandica* ; les Crustacés *Microtopopus maculatus*, *Gammarus zaddachi*, *Corophium sextonae*, *Atylus swammerdami*, *Eualus occultus* ; les Mollusques *Abra alba*, *Mysella bidentata*, *Macoma balthica*, *Mya truncata*, *Onchidoris bilamellata*.

Le peuplement des modules expérimentaux présente une évolution marquée des diagrammes rangs-fréquences (DRF), à l'opposé du milieu naturel (MNIP) où l'allure des DRF reste très constante. Au tout début des séquences de colonisation, les peuplements sont pauvres et ne donnent pas lieu à des DRF réguliers. Les courbes sont grossièrement alignées sur une pente analytique de - 1 environ. Après 6 à 8 semaines d'immersion, on constate que les DRF ont une allure de "S" correspondant aux stades 1 et 1'. Plus tard, la diversité augmente et des relations de compétition s'instaurent, on observe alors le stade 2. Enfin, la diversité diminue un peu et la courbe devient rectiligne ; on observe alors un stade 3 (séries D et E). On constate qu'à chaque phase caractéristique de la recolonisation correspond une allure particulière du DRF (Fig. 126 à

130). On remarque donc une évolution assez rapide vers un peuplement mûr, ayant des caractéristiques quantitatives proches du peuplement naturel ; cependant la composition qualitative finale est distincte.

Dans un état déjà relativement avancé de la recolonisation, un recrutement ne fournit pas un nouveau stade 1, mais fait apparaître quelquefois un "palier" dans la courbe. Ce résultat expérimental semble être important pour la compréhension des successions écologiques concernées.

Dans les deux milieux étudiés (naturel et expérimental) les dépositores de surface et sub-surface constituent le groupe trophique dominant, suivis par les carnivores.

L'analyse factorielle des correspondances (AFC) du milieu expérimental montre l'évolution des 5 séries comme 5 trajectoires différentes dans l'espace factoriel, retraçant les différents scénarios de recolonisation.

Les AFC faites avec les séries expérimentales en actif, prises séparément complètent l'AFC faite sur l'ensemble des modules. Les 5 scénarios mis en évidence par l'analyse globale, sont ici caractérisés séparément. On constate, qu'ils peuvent être tous décrits en termes de recrutements successifs. On retrouve aux mêmes dates les quatre recrutements principaux α , β , γ , δ définis à partir de l'analyse globale. Néanmoins il s'en ajoutent d'autres, secondaires, propres à chaque série mais qui n'avaient pas été détectés, dans l'analyse globale. En conclusion, les 5 scénarios peuvent être récapitulés par des successions de recrutements principaux et secondaires. Les recrutements principaux β , γ et δ arrivent à s'imposer dans des phases tardives de la succession écologique, ce qui n'est pas toujours le cas pour d'autres recrutements, surtout secondaires (Tableau 57).

En conclusion, on a constaté l'existence d'autant de scénarios de recolonisation que de dates de pose de modules. Les différents scénarios joignent un peuplement opportuniste, caractéristique de la saison, à un peuplement final très semblable à celui du milieu naturel environnant (communauté à *Abra alba*). D'autre part, il semble que lorsqu'un peuplement est en place et a acquis une maturité suffisante, il contrôle très sévèrement les recrutements ultérieurs. Ainsi, les larves arrivant aux modules ne peuvent toutes s'y fixer durablement ; en revanche, le nombre de larves fixées, va être essentiel dans la colonisation des

modules.

Enfin, les analyses en composantes principales (ACP) ont montré que le premier axe correspond toujours à un gradient global de pollution métallique. En superposant les courbes du milieu expérimental et du milieu naturel (Fig. 142), on a constaté que l'évolution de chaque série est en concordance avec celle du milieu naturel, ce qui semble indiquer que les conditions hydrologiques et climatiques régissent le milieu sédimentaire indépendamment de la date et de la durée d'immersion.

CONCLUSION :

COMPARAISON DE L'EXPERIENCE
EN MEDITERRANEE
ET EN MER DU NORD

CONCLUSION

Comparaison de l'expérience en Méditerranée et en Mer du Nord :
Récapitulation des améliorations apportées de la première expérience à la
seconde ; ressemblances et différences entre les deux séries de
résultats.

Ce travail a tenté d'apporter une pierre à l'édifice écologique de l'écosystème marin littoral et sa capacité de restauration après une perturbation. Si celle-ci est très intense, elle peut aboutir à la défaunation totale, laissant ainsi des zones vides, libres pour le processus de recolonisation.

Notre travail a permis de mieux comprendre le processus de restauration du benthos après une telle agression en nous permettant de cerner les différentes phases de la recolonisation.

Dans nos expériences, les modules contenant du sédiment dépeuplé ont permis de simuler un désastre local et de suivre le processus de restauration de la faune benthique. Les microbiotopes vierges que sont les modules ont attiré un flux d'organismes qui a été suivi, à Toulon et à Dunkerque, en utilisant des méthodologies adaptées aux conditions hydrodynamiques, différentes dans les deux mers (Tableau 63).

Une mer est microtidale et l'autre macrotidale. En Méditerranée la marée est de faible amplitude et ne comporte qu'une seule onde par jour ; les tempêtes peu nombreuses, les températures plus élevées ainsi que la plus grande diversité différent grandement des conditions existant en Mer du Nord : la présence de marées (3 à 6 m) avec deux ondes par jour ; des tempêtes nombreuses surtout en période hivernale. Au cours des hivers rigoureux, il peut se former une "mini banquise" dans la zone côtière. Il apparaît aussi une grande productivité, une diversité moindre, une grande quantité de matière en suspension et une saisonnalité plus marquée ainsi que des températures plus basses et des plus forts courants. On a donc modifié la méthodologie méditerranéenne pour l'appliquer en Mer du Nord, car les mers sont différentes.

En outre, les deux expériences ont différé sur les points suivants :

a) Les modules utilisés à Dunkerque sont plus grands qu'en

TABLEAU 63 : RECAPITULATION DES DIFFERENTS POINTS METHODOLOGIQUES.

| MEDITERRANEE (TOULON) | MER DU NORD (DUNKERQUE) |
|---|--|
| 1981 - 1983 | 1984 - 1986 |
| Peuplement "SVMC" | Communauté à <i>Abra alba</i> |
| Mer microtidale (1 onde par jour) | Mer macrotidale (2 ondes par jour) |
| Températures plus élevées ($\approx 1^\circ$ à 10° C) | Températures plus basses ($\approx 10^\circ$ à 19°) |
| Faible hydrodynamisme | Fort hydrodynamisme |
| Turbidité élevée | Turbidité élevée |
| Sédiment envasé ($\approx 70\%$ de pélites) riche en matière organique | Sédiment envasé ($\approx 50\%$ de pélites) riche en matière organique |
| Moins de pollution industrielle | Plus de pollution industrielle |
| Sédiments expérimentaux défaunés naturellement par anoxie et pollution | Sédiments expérimentaux défaunés naturellement par anoxie et pollution |
| Immersion 1 seule série (printemps) : 24 modules ($5,5 \text{ dm}^3$, $0,07 \text{ m}^2$) | Immersion 5 séries à différentes dates de l'année : 67 modules (10 dm^3 , $0,10 \text{ m}^2$) |
| Modules posés directement sur le fond - 5 m | Modules placés à environ 50 cm du fond - 8 m |
| Echantillonnage de la communauté de référence benne Orange-Peel | Benne Smith-Mc Intyre |
| Maille de tamisage : 1 mm de diamètre | 0,5 mm de diamètre |
| Post-larves et juvéniles : non fait | Calcul du pourcentage de post-larves & juvéniles ($\approx 70\%$ d'individus) |
| Pas d'échantillonnage mensuel | Périodicité plus serrée des relevés (2 à 3 semaines) |
| Durée de l'étude : 12 mois | Durée de l'étude : 16 mois |
| Une station de référence (à côté des modules) | Deux stations de référence : MNIP et MNEP |
| Dosages dans l'eau interstitielle des sédiments Pb, Cu, Zn, Cd NH_4^+ , NO_2^- , OPO_4^{---} , PO_4^{---} Matière organique : non fait | Dans les sédiments <u>in toto</u> Pb, Cu, Zn, Cd, Fe, Mn Sels nutritifs : non faits Matière organique |
| Sédiment : rH, pH Hydrologie : non fait | Eh, pH Masse d'eau : Eh, pH, NTU, S°/oo , T°C , O_2 |

Méditerranée, donc un peu moins maniables en plongée mais fournissant une plus grande surface à coloniser : $\approx 0,07 \text{ m}^2$ à Toulon, $0,10 \text{ m}^2$ à Dunkerque. D'autre part, dans ce dernier site on a utilisé des couvercles construits sur mesure, rigides et fermant parfaitement les modules lors de la remontée en surface.

b) Une adaptation à l'hydrodynamisme a été réalisée : les modules sont posés directement sur le fond marin en Méditerranée alors qu'en Mer du Nord pour éviter l'enlèvement et vidange ou remplissage, ils sont placés à environ 50 à 60 cm du fond. Toutefois ceci pose un problème pour les comparaisons ultérieures.

c) Un bien plus grand nombre de modules (67) a été posé à Dunkerque qu'à Toulon (24 dont 12 uniquement pour les dosages chimiques), permettant :

1 - une périodicité plus serrée des relevés en Mer du Nord, afin de ne manquer, dans la mesure du possible, aucune phase importante de la recolonisation.

2 - l'étude de l'influence de la saison sur les scénarios de recolonisation : les poses des modules ont eu lieu à cinq dates différentes à Dunkerque (avril, juillet, octobre, novembre 1985, février 1986), contre une seule date à Toulon (mars 1982). Voir figure 143.

3 - l'étude de la variabilité aléatoire, aux fins de juger de la fiabilité des résultats : modules systématiquement relevés en deux exemplaires, et jusqu'à 10 exemplaires une fois.

d) Durée : douze mois de suivi mensuel en Méditerranée et seize mois de suivi mensuel et bimensuel en Mer du Nord.

e) Une station de référence (MNEP) a été ajoutée en Mer du Nord.

f) Un plus grand nombre de descripteurs du milieu a été décrit en Mer du Nord, tant dans les modules eux-mêmes que dans le milieu naturel avoisinant (ex. température, salinité, turbidité, pH, Eh de la masse d'eau ; M.O. et granulométrie de sédiments).

g) 6 métaux lourds (Pb, Cu, Cd, Fe, Mn, Zn) ont été dosés contre 4

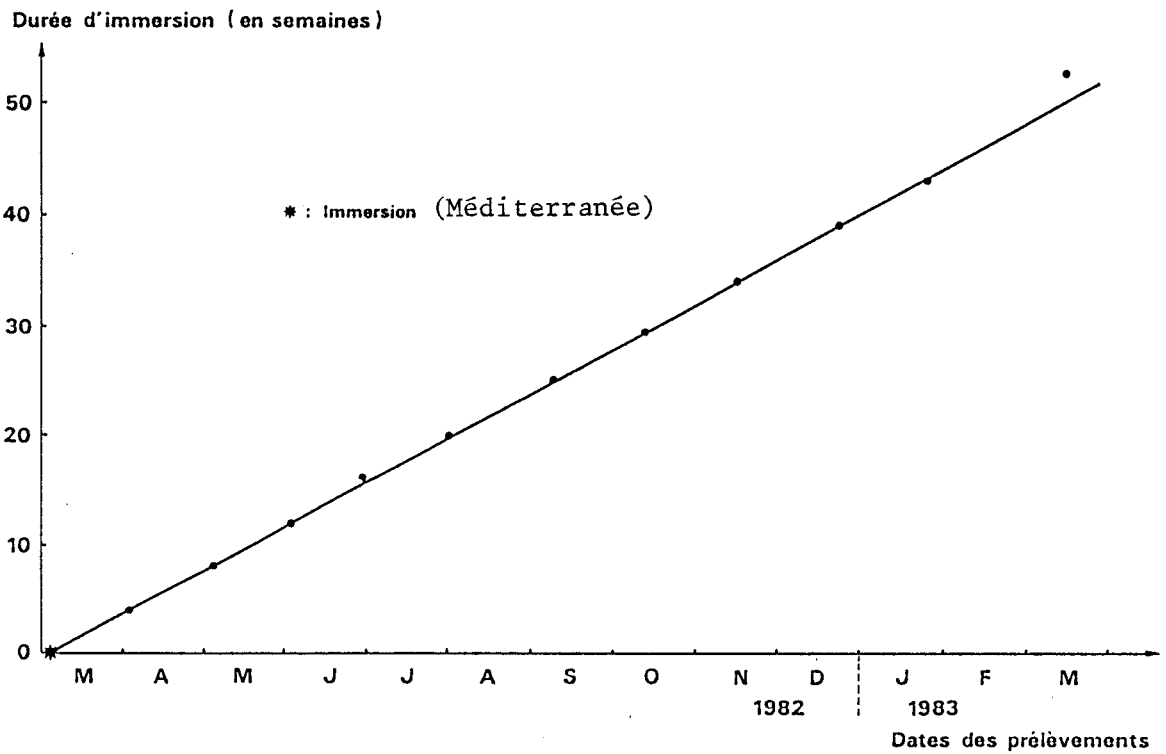
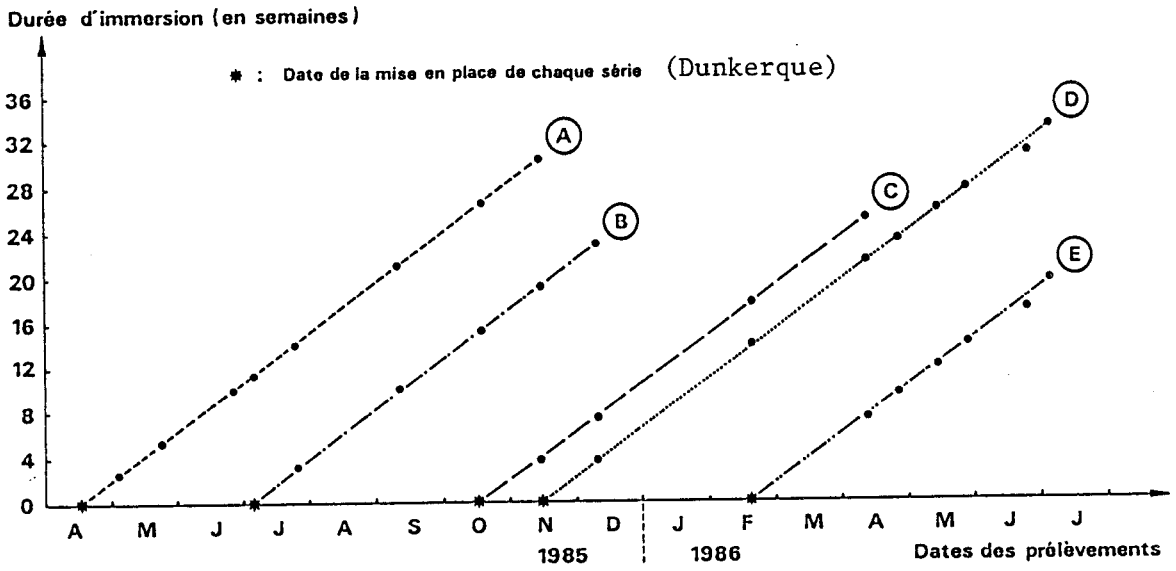


Fig. 143 Les poses des modules ont eu lieu à cinq dates différentes à Dunkerque, contre une seule date à Toulon.

en Méditerranée (Pb, Cu, Cd, Zn), seulement dans l'eau interstitielle en Méditerranée, et à la fois dans le sédiment *in toto* et quelques organismes (espèces les plus importantes de la communauté) en Mer du Nord.

h) Une maille plus fine (0,500 mm) a été utilisée pour le tamisage des sédiments en Mer du Nord, permettant de recueillir des stades postlarvaires et juvéniles.

i) Les biomasses ont été calculées uniquement dans l'expérience effectuée en Mer du Nord.

j) Des expériences complémentaires ont été réalisées en Mer du Nord :

1 - Une expérience "témoin" a consisté à comparer la recolonisation dans des modules remplis du sédiment défauné de l'avant-port et dans des modules remplis du sédiment prélevé à côté des structures expérimentales et préalablement défauné mécaniquement.

2 - Sur une série (D), un grillage de protection a été posé à la surface des modules afin d'évaluer l'impact des plus gros prédateurs.

La recolonisation d'un sédiment comporte une "période de latence" qui précède l'arrivée des premiers organismes et dépend de plusieurs facteurs dont le taux en divers polluants et la préparation préalable du sédiment par les bactéries et la microfaune. Certains auteurs affirment que le facteur le plus "actif" dans l'induction de la colonisation des larves de Polychètes et de Mollusques est la présence d'un film bactério-algal vivant et bien développé (SCHELTEMA, 1961 ; KISELEVA, 1967 ; MAKI & MITCHEL, 1985 ; MAKI et al., 1988).

La phase de préparation du substrat meuble semble variable selon les sites retenus pour les expériences. Ainsi McCALL (1977) constate que 10 jours après la mise en place de la vase défaunée, des densités fortes ($\approx 10,000$ inds/m²) peuplent déjà ce sédiment. Les espèces en cause sont essentiellement *Streblospio benedicti*, *Capitella capitata* et *Ampelisca abdita*. Au cours de l'expérience de GUERIN & MASSE (1976) le sédiment défauné est beaucoup moins vite recolonisé, la phase de latence est longue (de l'ordre de 2 mois). Nous avons observé que la phase de latence

est plus courte en Mer du Nord qu'en Méditerranée.

Ces différences peuvent s'expliquer par le fait que dans les zones polluées (Long Island Sound, Dunkerque) où la matière organique (M.O.) est abondante, ainsi que les bactéries, dès que le sédiment défauné est remis en place, la M.O. décante et s'adsorbe ainsi que les peuplements bactériens créant une couche bacterio-algal bien développée. La phase de préparation est donc très courte et les larves peuvent coloniser vite ce sédiment rendu attractif. Inversement dans les zones peu polluées (Baie du Lazaret, certaines zones de Marseille) et où l'hydrodynamisme est plus faible, la phase de latence sera plus longue puisque les taux de M.O. en suspension susceptible de décanter est probablement faible. De même, les densités de larves d'espèces opportunistes sont probablement moins importantes (GUERIN, 1981).

Dans les deux expériences on a constaté l'existence d'une phase de latence qui précède la recolonisation par les benthontes. Dans certains cas, elle correspond à une phase de dépollution où relargage partiel de certains polluants (ammonium, ortho-phosphates et polluants métalliques) ; en particulier les métaux semblent être d'abord libérés dans l'eau interstitielle et ensuite dans le milieu ambiant. Les conditions climatiques et hydrologiques semblent jouer un rôle essentiel dans la cinétique des polluants, permettant dans certains cas ces relargages.

Quand les teneurs en polluants diminuent et que le potentiel d'oxydo-réduction (Eh) devient moins négatif, on observe l'arrivée des premiers colonisateurs. La colonisation va dépendre essentiellement du mode de reproduction et de la mobilité des espèces, ainsi que de la granulométrie du substrat.

On constate le même schéma directeur : apparition d'une communauté pionnière constituée essentiellement d'un ensemble d'espèces opportunistes, à stratégie "r", tolérantes à l'anaérobiose et aux substances toxiques telles que H₂S. Elles dominent les étapes initiales de la succession. On remarque tant en Méditerranée qu'en Mer du Nord, que ces espèces sont dans la majorité des dépositives de surface et sub-surface, capables d'exploiter l'abondante M.O. (Tableau 64).

L'organisation du peuplement se réalise lentement au départ. Il s'amorce par une phase de dominance d'espèces opportunistes, qui effectuent une bioturbation importante qui va jouer un rôle primordial pour les phases suivantes de la succession : elle rend possible l'arrivée des nouvelles espèces.

TABLEAU 64: ESPECES OPPORTUNISTES (PREMIERS COLONISATEURS)
DANS LES DEUX SITES ETUDIES

| MEDITERRANEE | MER DU NORD |
|-----------------------|------------------------|
| Gammarus aequicauda | Capitella capitata |
| Caprella sp. | Scoloplos armiger |
| Microdeutopus bifidus | Spio filicornis |
| Phtisica marina | Pygospio elegans |
| Corophium runcicorne | Pectinaria koreni |
| Corophium sp. | Polydora ciliata |
| Polycirrus medusa | Cirratulus cirratus |
| Notomastus latericeus | Nereis longissima |
| Stylarioïdes eruca | Microtopopus maculatus |
| Capitella capitata | Caprella sp. |
| Abra alba | Gammarus zaddachi |
| Venerupis aurea | Phtisica marina |
| | Corophium sextonae |
| | Corophium sp. |
| | Dyastilis bradyi |
| | Abra alba |
| | Tellina fabula |

Suit le développement d'une communauté intermédiaire qui varie selon la saison d'immersion des modules expérimentaux (disponibilité en larves dans la masse d'eau). C'est une période de diversité maximum où des nombreuses espèces essaient de coloniser le milieu expérimental, les niches écologiques se remplissent. On observe l'arrivée d'autres groupes trophiques, surtout des carnivores qui peuvent utiliser l'abondante biomasse des opportunistes. On constate alors la mise en place d'un peuplement jeune et diversifié, en pleine évolution.

Enfin, on note l'installation d'une communauté finale, voisine de celle existante dans le milieu naturel environnant et à partir de laquelle les sédiments expérimentaux ont été colonisés.

Les deux études montrent que le processus de recolonisation s'opère essentiellement à partir d'un stock d'espèces présentes dans le milieu naturel environnant (peuplement "SVMC" en Méditerranée, communauté à *Abra alba* en Mer du Nord), et dont l'abondance est conditionnée par les facteurs du milieu ; il s'effectue plus ou moins rapidement selon la saison, la température et le taux initial de polluants (Tableaux 63 et 65). Par la suite les interactions biotiques durant les premières semaines de recolonisation vont déterminer la "direction" prise par la succession écologique.

Des Crustacés Amphipodes et des Annélides Polychètes ont été les

premiers à s'installer dans les modules. Les derniers ont pratiquement toujours été les Mollusques qui semblent avoir besoin d'une certaine complexité et organisation préalable du milieu. Cependant les bivalves ont colonisé un peu plus rapidement les modules en Mer du Nord, probablement grâce au fort hydrodynamisme de cette zone.

Les jeunes stades (post-larves et juvéniles, dénombrés seulement en Mer du Nord, semblent contribuer d'une manière très importante au processus de recolonisation dans les deux mers (environ 70% des individus à Dunkerque). En ce qui concerne l'origine de la faune, on distingue deux origines :

- 1) des larves méroplanctoniques,
- 2) des stades plus ou moins âgés qui colonisent les modules soit par dispersion active (ex. migrations), soit par dispersion passive, c'est-à-dire remise en suspension par l'hydrodynamisme (plus important à Dunkerque).

SANTOS & SIMON (1980) constatent que la colonisation dans une zone littorale de Floride est dominée par les recrutements larvaires, surtout en ce qui concerne les Polychètes et les Mollusques.

L'utilisation d'un tamis à plus petite maille (500 μ m) en Mer du Nord a accru considérablement le nombre de benthontes récoltés par capture de post-larves et juvéniles non échantillonnés avec un tamis à maille plus grande. Cette méthode est primordiale pour étudier les premiers stades de la colonisation (DAUVIN, 1984 ; BACHELET, 1984).

Les espèces ayant une phase planctotrophique relativement longue constituent la majorité d'organismes recensés dans les modules (par exemple *Spio filicornis*, *Lanice conchilega*, *Eumida sanguinea*, *Phyllodoce groenlandica*, *Harmothoë lunulata*, *Nephtys hombergii*, *Capitella capitata*, *Eteone longa*, *Spiophanes bombyx*, *Pholoë minuta*, *Abra alba*, etc.) Cette phase planctotrophique plus ou moins longue (quelques heures à environ 8 jours) leur permet de se disperser et trouver le substrat adéquat pour s'installer. Néanmoins des espèces holobenthiques (sans phase larvaire pélagique connue) ont quelquefois colonisé abondamment les modules, comme c'est le cas de *Scoloplos armiger*

BUTMAN (1986, 1987) et BUTMAN et al. (1988a) ont étudié la vitesse de natation de certaines larves de Polychètes des familles Capitellidae (*Capitella* sp. I) et Spionidae (HANNAN, 1984), elles sont de l'ordre de 1,5 à 3,5 mm/sec. alors que la vitesse de chute passive va de 0,7 à

1,1 mm/sec (KONSTANTINOVA, 1969 : mesure la vitesse de natation à 3,1 - 5,2 mm/sec pour *C. capitata*). Les auteurs concluent que la capacité des larves à choisir différents substrats par des déplacements horizontaux est limitée à des eaux très calmes car les vitesses des courants à l'interface eau-sédiment sont généralement supérieures à la vitesse de natation des larves. La natation verticale et un transport passif associé semblent être les facteurs qui interviennent dans la sélection du site d'installation ; les larves peuvent se laisser tomber, tester le substrat puis remonter et continuer à chercher jusqu'à rencontrer un substrat favorable. Certaines larves sont susceptibles de doubler leur durée de vie pélagique si les substrats explorés ne sont pas suffisamment attractifs, ce qui favorise la dispersion et l'échange de caractères génétiques (SCHELTEMA, 1966 ; GUERIN, 1981). En contrepartie, lorsque la phase pélagique se prolonge trop longtemps, les possibilités de discrimination diminuent notablement et les larves sont alors susceptibles de se métamorphoser à peu près n'importe où : Knight-Jones (1953) cite ainsi le cas des larves de *Spirorbis* qui se fixent sous l'interface eau-air.

L'immersion des modules à une certaine distance du fond semble nécessaire, au moins en hiver où dans des régions à fort hydrodynamisme (Mer du Nord), pour éviter le remplissage à partir du fond.

Séquences de recolonisation benthique

En Méditerranée les modules sont d'abord colonisés par des Amphipodes adultes et juvéniles (*Gammarus aequicauda*, *Microdeutopus bifidus*, *Corophium runcicorne*, etc). Un peuplement de Polychètes s'installe ensuite, débutant avec *Polycirrus medusa*, *Stylarioïdes eruca*, *Lumbrinereis latreilli*, *Syllis hyalina* et *Mercierella enigmatica*, puis se diversifie à partir du cinquième mois de l'expérience et devient le groupe dominant (59% des individus récoltés). Les Capitellidae, Cirratulidae, Lumbrineridae, Nereidae, Spionidae et Terebellidae sont parmi les familles les mieux représentées. Les Mollusques (surtout bivalves) ont été les derniers à coloniser les modules : on rencontre à partir de juin les lamellibranches *Abra alba* et *Corbula gibba*.

En Mer du Nord le phénomène de colonisation des modules semble plus

rapide qu'en Méditerranée et la phase de latence est plus courte. Les premiers organismes colonisateurs sont simultanément des Polychètes et des Amphipodes (surtout adultes). Pour la Série A immergée au printemps 1985 on récolte après seulement deux semaines en mer : *Capitella capitata*, *Spio filicornis*, *Pygospio elegans*, *Cirratulus cirratus* et le Cumacé *Dyatilis bradyi* ; pour la Série B immergée en début d'été on trouve après 20 jours d'immersion : *Capitella capitata*, *Pectinaria Koreni*, *Nereis longissima*, *Lanice conchilega* et l'Amphipode *Microtopus maculatus*. Par rapport à la première série, seulement l'opportuniste *C. capitata* se maintient et on trouve un autre cortège d'espèces pionnières. La Série C immergée en automne montre, après 25 jours d'immersion les colonisateurs suivants : *Capitella capitata*, *Scoloplos armiger*, *Nereis longissima*, *Magelona papillicornis*, *Nephtys hombergii* et l'Amphipode *Microtopus maculatus*. La série D immergée à une période plus avancée de l'automne, présente parmi les membres de la communauté pionnière : *Scoloplos armiger*, *Capitella capitata*, *Pygospio elegans*, *Cirratulus cirratus*, *Lanice conchilega*, l'Amphipode *Gammarus zaddachi* ainsi que quelques jeunes stades d'*Abra alba* et *Tellina fabula*. Enfin pour la Série E immergée en hiver 1985, on récolte après environ 50 jours d'immersion : *Capitella capitata*, *Cirratulus cirratus*, *Harmothoë lunulata*, *Nephtys hombergii* ainsi que les Amphipodes *Microtopus maculatus* et *Corophium sextonae*.

Récapitulant, les familles de Polychètes les mieux représentées à Dunkerque sont : Capitellidae, Orbiniidae, Spionidae, Phyllodocidae, Polynoidae, Terebellidae, Cirratulidae et Nepthidae.

Les espèces de Polychètes les plus abondantes sont *C. capitata*, suivi de près par *S. armiger*, *P. ciliata* et *S. filicornis*, des opportunistes reconnus pour leur capacité à occuper des niches vacantes et s'y reproduire rapidement. Les Mollusques sont encore une fois les derniers à coloniser les modules avec d'abord *A. alba*, *T. fabula* et *Macoma balthica*, ils apparaissent deux mois après le début de l'expérience. Le groupe dominant est celui des Annélides Polychètes.

Les différences entre le processus de recolonisation dans les deux sites concernent surtout les points suivants :

La phase de latence qui précède la recolonisation est beaucoup plus courte en Mer du Nord, de l'ordre de 2 à 5 semaines tandis qu'en

Méditerranée elle est de 8 à 12 semaines.

Il est probable que le processus de colonisation soit plus lent dans les zones oligotrophes (Marseille : GUERIN, 1981 ; Baie de Morlaix : DAUVIN, 1984) car il n'y pas suffisamment de matière organique qui favorise la phase de préparation des modules : phase de latence.

En Méditerranée, pendant cette phase on a observé que les concentrations en ammonium et ortho-phosphates tendent à diminuer jusqu'à s'équilibrer avec le milieu ambiant, les polluants métalliques diminuent aussi. En Mer du Nord, le relargage de métaux lourds est net dans certains cas : par exemple pour le cadmium, dans la série C, la concentration diminue progressivement jusqu'à atteindre seulement 1,5 ^{µg}ppm/g de sédiment à la fin de l'expérience ; le plomb dans la série B, qui passe de 80 ppm dans les premiers modules récoltés à 14-17 ppm dans les derniers modules. Pour le zinc on constate un relargage progressif dans les séries A, B et C (Voir Figs. 77 à 82, Tableau 39)

D'autre part, les espèces opportunistes ne sont pas exactement les mêmes dans les deux expériences, seulement *Capitella capitata*, *Abra alba*, *Pthisica marina*, *Corophium* sp. et *Caprella* sp. sont communes.

Les peuplements expérimentaux atteignent les valeurs de diversité du milieu naturel environnant plus rapidement en Mer du Nord qu'en Méditerranée, seulement 2,5 à 3 mois après l'immersion (alors qu'à Toulon il faut environ 9 à 10 mois). L'évolution est donc plus rapide en Mer du Nord vers un peuplement mûr ayant des caractéristiques proches du milieu naturel : communauté à *A. Alba*. Apparemment les peuplements habitués à subir des conditions de stress fréquentes sont capables de s'organiser et se reconstituer plus rapidement que les peuplements de zones plus stables. Par exemple BONSDORFF & OSTERMAN (1984) et WINIECKI & BURRELL (1984) constatent également une maturation et restauration rapides en Mer Baltique et le Golfe d'Alaska.

En Mer du Nord on a pu distinguer cinq différents scénarios de colonisation dépendants de la saison d'immersion. En outre, l'échantillonnage plus serré des relevés nous a permis de mieux cerner les premières phases de la recolonisation. Les recrutements printaniers semblent être fondamentaux pour la reconstitution et le renouvellement de la communauté à *A. Alba*. C'est essentiellement par les phases transitoires de la recolonisation que les scénarios diffèrent d'une saison à l'autre, en fin de compte toutes les séries expérimentales se

rapprochent de la communauté naturelle environnante.

Même si les modules ne sont pas de fidèles répliques du milieu naturel en place (développement d'espèces opportunistes, pouvoir attractif à l'égard de certaines espèces typiques de substrat dur, certain confinement etc), les expérimentations *in situ* s'avèrent intéressantes et complémentaires à d'autres études telles que l'évolution temporelle des peuplements en place, détermination de l'époque de fixations larvaires, dynamique des espèces principales d'une communauté, etc. Dans les conditions expérimentales appliquées, les modules ont permis de suivre, de manière satisfaisante, les étapes pionnières et de structuration de la colonisation d'un substrat.

Paradoxalement, le processus de restauration benthique s'avère être plus rapide en Mer du Nord (Dunkerque) alors que grâce à la température plus élevée et à la diversité plus grande de la Méditerranée on aurait plutôt attendu le phénomène inverse.

La succession écologique a conduit, dans les deux expériences, au rétablissement d'un peuplement similaire à celui du milieu naturel, adapté aux conditions du milieu (Tableaux 65, 66).

En résumé, la comparaison des deux études réalisées à Toulon et à Dunkerque montre une période de latence plus courte, une rapidité d'occupation des niches vacantes plus grande, ainsi que des densités plus fortes en début de colonisation à Dunkerque. La température semble jouer un rôle important dans les recrutements larvaires surtout en Mer du Nord où les conditions hivernales sont souvent rigoureuses. Cette rapidité de restauration en Mer du Nord pourrait être mise en relation avec les capacités de la faune de zones perturbées à coloniser promptement les zones défaunées. A Dunkerque ce sont des peuplements constamment soumis à différents types de stress (diverses pollutions, dragages, tempêtes, etc) et donc adaptés à ces conditions : toute suite après une perturbation, il y a recolonisation rapide par diverses espèces opportunistes abondantes dans la communauté à *A. alba*.

Enfin, tant à Toulon comme à Dunkerque, on a plutôt observé le modèle de facilitation (CONNELL & SLATYER, 1977 ; GALLAGHER et al., 1983), c'est-à-dire que les espèces pionnières modifient le milieu (par bioturbation), facilitant ainsi l'arrivée d'espèces suivantes lors de la succession écologique. Les premiers Polychètes tubicoles opportunistes

TABLEAU 65 : RECAPITULATION DES PRINCIPAUX RESULTATS.

| MEDITERRANEE (TOULON) | MER DU NORD (DUNKERQUE) | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
|--|--|-------------------|------------|------------------|-------------------|----------------|----------------------|----------------------|-----------------|--------------------|---------------------------|-----------------|-------------------|----------------------|-------------------|-------------------|-------------------|------|--|
| Phase de latence : \approx 8 à 12 semaines | Phase de latence plus courte : 2 à 5 semaines | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| Phase de relargage : d'abord libération dans l'eau interstitielle, ensuite dans le milieu ambiant. On observe d'abord une augmentation du Zn, Cu et Pb dans l'eau interstitielle, ensuite un relargage partiel dans le milieu. Relargage net pour l'ammonium et les orthophosphates | Relargage net pour le : Cd : série C Cu : " A et C Pb : " B Relargage progressif : Zn : série A, B, C Fe : " C, E Cd : " D, augmentation initiale et puis relargage | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| 12 Modules : 87 espèces et 1273 individus M. naturel : 110 " et 2842 " | 67 Modules : 149 espèces ; 16935 individus M. naturel (MNIP):167 " ; 16290 " | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| Au total 140 espèces : 57 espèces communes 30 " propres aux modules 53 " propres au milieu naturel | Au total : 193 espèces : 133 espèces communes 8 " propres aux modules 52 " propres au milieu naturel | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| Groupe dominant : Polychètes | Polychètes | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| Groupe trophique dominant : Dépositores suivis par les Carnivores | Dépositores, suivis par les Carnivores | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| Espèces dominantes du milieu expérimental : | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| <table border="0"> <thead> <tr> <th>Polychètes</th> <th>Crustacés</th> <th>Mollusques</th> </tr> </thead> <tbody> <tr> <td><i>P. medusa</i></td> <td><i>M. bifidus</i></td> <td><i>A. alba</i></td> </tr> <tr> <td><i>N. latericeus</i></td> <td><i>G. aequicauda</i></td> <td><i>V. aurea</i></td> </tr> <tr> <td><i>C. capitata</i></td> <td><i>U. cf. graciliceps</i></td> <td><i>C. gibba</i></td> </tr> <tr> <td><i>Tharyx</i> sp.</td> <td><i>C. runcicorne</i></td> <td><i>C. exiguum</i></td> </tr> <tr> <td><i>N. caudata</i></td> <td><i>M. palmata</i></td> <td>etc.</td> </tr> </tbody> </table> | Polychètes | Crustacés | Mollusques | <i>P. medusa</i> | <i>M. bifidus</i> | <i>A. alba</i> | <i>N. latericeus</i> | <i>G. aequicauda</i> | <i>V. aurea</i> | <i>C. capitata</i> | <i>U. cf. graciliceps</i> | <i>C. gibba</i> | <i>Tharyx</i> sp. | <i>C. runcicorne</i> | <i>C. exiguum</i> | <i>N. caudata</i> | <i>M. palmata</i> | etc. | <p>A : <i>C. capitata</i>, <i>P. ciliata</i>, <i>P. groenlandica</i>, <i>P. longicornis</i>, <i>S. armiger</i> B : <i>C. capitata</i>, <i>S. armiger</i>, <i>N. longissima</i>, <i>H. lunulata</i>, <i>N. hombergii</i> C : <i>C. capitata</i>, <i>S. armiger</i>, <i>S. filicornis</i>, <i>P. groenlandica</i>, <i>C. cirratus</i>, <i>M. bidentata</i> D : <i>S. armiger</i>, <i>C. capitata</i>, <i>H. lunulata</i>, <i>S. filicornis</i>, <i>P. ciliata</i>, <i>N. hombergii</i>, <i>O. billamelata</i>, <i>L. conchilega</i>, <i>M. truncata</i> E : <i>S. armiger</i>, <i>C. capitata</i>, <i>P. groenlandica</i>, <i>P. koreni</i>, <i>P. ciliata</i>, etc.</p> |
| Polychètes | Crustacés | Mollusques | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| <i>P. medusa</i> | <i>M. bifidus</i> | <i>A. alba</i> | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| <i>N. latericeus</i> | <i>G. aequicauda</i> | <i>V. aurea</i> | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| <i>C. capitata</i> | <i>U. cf. graciliceps</i> | <i>C. gibba</i> | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| <i>Tharyx</i> sp. | <i>C. runcicorne</i> | <i>C. exiguum</i> | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| <i>N. caudata</i> | <i>M. palmata</i> | etc. | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| Recolonisation à partir d'espèces présentes dans le milieu naturel environnant : Peuplement "SVMC" | Communauté à <i>A. alba</i> | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| Premiers colonisateurs : les crustacés <i>G. aequicauda</i> , <i>M. bifidus</i> , <i>C. runcicorne</i> suivent les polychètes avec <i>P. medusa</i> , <i>S. eruca</i> , <i>L. latreilli</i> , <i>S. hyalina</i> , <i>M. enigmatica</i> . Les derniers à coloniser sont les mollusques <i>A. alba</i> , <i>C. gibba</i> , <i>V. aurea</i> . | les polychètes <i>C. capitata</i> , <i>P. ciliata</i> , <i>S. armiger</i> , <i>P. elegans</i> , <i>S. filicornis</i> , <i>S. bombyx</i> , etc. et les crustacés <i>D. bradyi</i> , <i>M. maculatus</i> , <i>C. sextonae</i> , <i>A. brevicornis</i> etc. Enfin, les mollusques <i>A. alba</i> , <i>M. bidentata</i> , <i>T. fabula</i> , etc. | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| Familles de polychètes bien représentées : Capitellidae, Cirratulidae, Nereidae, Terebellidae, Lumbrineridae, Spionidae | Capitellidae, Orbiinidae, Spionidae, Terebellidae, Phyllodocidae, Polynoidae, Cirratulidae, Nephthidae | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| Post-larves et juvéniles : ? | Environ 70% d'individus colonisant les modules sont des post-larves et des juvéniles | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| Schéma directeur : | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| 1) phase de latence 2) communauté pionnière 3) communauté intermédiaire 4) communauté finale (voisine de celle du milieu naturel : peuplement "SVMC") | 1) phase de latence 2) communauté pionnière 3) communauté intermédiaire 4) communauté finale (voisine de celle du milieu naturel : communauté à <i>A. alba</i>) | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| Modules : 9 à 10 mois pour atteindre les valeurs de diversité du milieu naturel 6 mois pour atteindre les valeurs d'abondance du milieu naturel | Selon les séries : 2,5 à 3 mois Selon les séries : 10 à 22 semaines (ex Série A immergée en avril : 10 semaines et D immergée en novembre : 22 semaines) | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| DRF Les DRF du milieu naturel présentent une structure assez homogène. Les modules montrent une évolution très marquée des DRF, pour les trois derniers modules relevés on observe des stades 2 et 3, voisins des DRF observés dans le milieu naturel | Le milieu naturel présente une structure assez constante et homogène. les différentes séries montrent une évolution marquée des DRF, les derniers modules relevés présentent des stades 2 et quelquefois 3 (séries D et E), proches de ceux observés dans le milieu naturel | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| 1 scénario de colonisation | Les AFC nous ont permis de caractériser 5 scénarios de colonisation, se traduisant par 5 trajectoires différentes dans les plans factoriels. Ils peuvent être tous décrits en termes de recrutements successifs. On retrouve quatre recrutements principaux : α , β , γ , δ et d'autres secondaires, propres à chaque série | | | | | | | | | | | | | | | | | | |

TABLEAU 66 : COMPARAISON DES VARIATIONS DES PARAMETRES FAUNISTIQUES PENDANT LA SUCCESSION ECOLOGIQUE D'APRES ODUM (1969), WOLFF ET AL. (1977), ARNTZ & RUMOHR (1982) ET LA PRESENTE ETUDE.

| | ODUM, 1969 (hypothétique) | WOLFF et al., 1977 (4.5 ans) | ARNTZ & RUMOHR, 1982 (3 ans) | Cette étude (1 et 1,3 ans) |
|-----------------------|---------------------------------------|--|--|--|
| Richesse spécifique | ↑ | ↑ | ↑ | ↑ |
| Abondance | ↑ | ↑ | ↑ | ↑ |
| Biomasse | ↑ | ↑ | ↑ | ↑ |
| Production | ↑, après stabilisation | ↑, après stabilisation | ↑ | ↑ |
| P/B | ↓ | ↓ | ↓ | ↓ |
| Chaînes trophiques | Changement d'herbivores à dépositives | Changement lent : les herbivores restent dominants bien que les dépositives et carnivores augmentent | Les dépositives et carnivores augmentent mais les herbivores restent dominants | Les carnivores augmentent bien que les dépositives restent dominants |
| Diversité | ↑ | ↑, mais présente des variations | ↑, jusqu'à la deuxième année, après se stabilise mais varie selon les saisons | ↑, après stabilisation |
| Régularité | ↑ | ↓ | ↑, jusqu'à la deuxième année, après stabilisation | ↑, après stabilisation |
| Cycles de vie | Allongement | Raccourcissement | Allongement | Allongement |
| Taille des organismes | ↑ | Pas de changement ou diminution | ↑ | Légère augmentation |

↓ : Diminution - ↑ : Augmentation

(ex. *Polydora ciliata*, *Spio filicornis*, *Lanice conchilega*, etc) favorisent l'installation d'autres espèces (ZAJAC & WHITLATCH, 1985). caractéristiques d'étapes plus avancées de la succession (Fig. 144).



Fig. 144 Colonisation des parois internes des modules par Lanice conchilega.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- ADIWIGALA, E.M., 1983. Contribution à l'étude des successions écologiques : évolution structurale et métabolique d'un phytoplancton lacustre (Lac Pavin, France). Thèse Dr. Ingénieur, Univ. de Clermont II, 208 p.
- ALLDREDGE, A.L. et KING, J.M., 1980. Effects of moonlight on the vertical migration patterns of demersal zooplankton. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 44, 133-156.
- ALLER, R.C., 1980a. Relationships of tube-dwelling benthos with sediment and overlying water chemistry. p. 285-308, *in* Tenore and Coull, editors. *Marine benthic dynamics*.
- ALLER, R.C., 1980b. Diagenetic processes near the sediment-water interface of Long-Island Sound. 1. Decomposition and nutrient element geochemistry (S.N.P.). *Adv. Geophys.* 22 : 237-250.
- AMIARD, J.C., 1978. Aspects sanitaires et écologiques des pollutions radioactives dues aux installations nucléaires littorales. *Oceanis*, Vol. 4 (3) : 196-212.
- AMIARD, J.C., AMIARD-TRIQUET, C. et METAYER, C., 1982. Distribution de quelques métaux (Cd, Pb, Cu, Zn) chez les organismes vivants de l'estuaire de la Loire et des zones côtières adjacentes. *Bull. Soc. Sc. nat. Ouest de la France*, tome 4 (4) : 153-168.
- AMIARD-TRIQUET, C., METAYER, C. et AMIARD, J.C., 1984. Technical recommendations for studying the biogeochemical cycle of trace metals. *Revue int. Oceanogr. med.*, 53-54 : 27-34.
- AMIARD, J.C., AMIARD-TRIQUET, C., BERTHET, B. et METAYER, C., 1987. Comparative study of the patterns of bioaccumulation of essential (Cu, Zn) and non-essential (Cd, Pb) trace metals in various estuarine and coastal organisms. *J. exp. Mar. Biol. Ecol.*, Vol. 106 : 73-89.
- AMOUROUX, J.M., GREMARE, A. et AMOUROUX, J., 1989. Modeling of consumption and assimilation in *Abra alba* (Mollusca, Bivalvia). *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, Vol., 51 : 87-97.
- ANGER, K., 1975. On the influence of sewage pollution on inshore benthic communities in the South of Kiel Bay. Part 2. Quantitative studies on community structure. *Helgol. Wiss. Meeresunters.*, Vol. 27 : 408-438.
- ANGER, K., 1978. Development of a subtidal epifaunal community at the island of Helgoland, *Helgol. Wiss. Meeresunters.*, 31 : 457-470.
- ANKAR, S., 1977. The soft bottom ecosystem of the Northern Baltic Proper with special reference to the macrofauna. *Contr. Asko Lab. Univ. Stockholm*, 19 : 1-62.
- ARFI, R., 1978. Plankton et pollution : effets d'un rejet urbain (grand émissaire de Marseille - traitement des données). Thèse 3ème Cycle, Univ. Aix-Marseille II : 119 p.

ARNOUX, A., 1976. Etude physicochimique des sédiments du golfe de FOS (état 1976). Rapport S.P.P.P.I., Marseille.

ARNOUX, A., 1978. Etude physicochimique des sédiments du golfe de FOS (état 1978). Rapport S.P.P.P.I., Marseille.

ARNOUX, A., AIRAUDO, C., MONOD, J.L. et BOUCHARD, P., 1976. Etude physicochimique et bactériologique des sédiments superficiels de l'étang de Berre. Rapport de la S.P.P.P.I., Marseille : 25 p.

ARNOUX, A. et STORA, G., 1979. Distribution de quelques altéragènes présents dans l'étang de Berre : leur influence sur la répartition de la macrofaune benthique. Rapp. Comm. int. mer. Médit., 25/26, 3 : 149-150.

ARNOUX, A., MONOD, J.L., BOUCHARD, P. et AIRAUDO, C., 1980. Evolution et bilan de la pollution des sédiments de l'étang de Berre. V^o J. Etud. Poll. : 433-446, Cagliari. CIESM.

ARNTZ, W.E., 1981. Zonation and dynamics of macrobenthos in an area stressed by oxygen deficiency. Stress effects on Natural Ecosystems. Ed. by G.W. Bomet and R. Rosenberg. p. 215-225.

ARNTZ, W.E. et BRUNSWIG, D., 1976. Studies on structure and dynamics of macrobenthos in the western Baltic carried out by the joint research program "Interaction sea-sea bottom". In Proceed. 10th Eur. Symp. Mar. Biol. 2 : 17-42.

ARNTZ, W.E., BRUNSWIG, D. et SARNTHEIN, M., 1976. Zonierung von Mollusken und Schill im Rinnensystem der Kieler Bucht (westliche Ostsee). Senckenbergiana marit., Vol. 8 : 189-269.

ARNTZ, W.E. et RUMOHR, H., 1978. The Benthosgarten : Field experiments on benthic colonization on the western Baltic. II Subsequent successional stages. Kieler Meeresforsch. Sonderh. 4 : 97 p. Kiel, Germany.

ARNTZ, W.E. et RUMOHR, H., 1982. An experimental study of macrobenthic colonisation and succession and the importance of seasonal variation in temperate latitudes. J. Exp. Mar. Biol. Ecol., Vol. 64 (1) : p. 17-45.

ASTIER, J. et TAILLIEZ, P., 1976. Impact des effluents du Grand Collecteur du Cap Sicié (égouts de Toulon, La Seyne, Six Fours) sur la vie des fonds marins. Rapport Ecomair-Toulon.

AUBERT, M., BITTEL, R., LAUMOND, F., BASELLI, M., GAUTHIER, M., DONNIER, B. et ROMEO, M., 1975. Utilisation d'une chaîne trophodynamique de type benthique pour l'étude de transferts des polluants métalliques. Rev. Intern. Oceanogr. Med. 39-40 : 117-151.

AUBERT, J. et BREITTMAYER, J., 1975. The Mediterranean. in A. Gameson (ed), Discharge of Sewage from Sea Outfalls, Pergamon Press, Oxford, England, PP. 9-15.

AUCLAIR-DESSEMON, D., 1973. Etude de la pollution des fonds marins dans le secteur de Cortiou (Marseille). Thèse Doctorat Fac. Pharmacie. Univ. d'Aix-Marseille II : 97 p.

AWAD, H., 1979. Détermination des taux d'accumulation des hydrocarbures par les moules dans des conditions de pollution chronique. Science et Pêche, Bull. Inst. Pêches marit., 291 : 9-15.

BACHELET, G. 1984. Le recrutement des populations annéliennes sur substrat meuble : aspects méthodologiques. Oceanis, Vol. 10 (7) : 735-746.

BACHELET, G. et CORNET, M., 1981. Données sur le cycle biologique d'*Abra alba* (Mollusque lamellibranche) dans la zone sud-gascogne. Ann. Inst. Oceanogr., 57, 2, 111-123.

BAGGE, P., 1969. Effects of pollution on estuarine ecosystems. II. The succession of the bottom fauna communities in polluted estuarine habitats in the Baltic-Skagerak region. Ibid. 228 : 119-130.

BARNETT, B.E., 1971. Proc. R. Soc. Lond., B 177 : 353-364.

BARNETT, P.R., 1972. Effects of warm water effluents from power stations on marine life. Proc. R. Soc. London, B. 180 : 497-509.

BELL, S.S. et COULL, B.C., 1978. Field evidence that shrimp predation regulates meiofauna. Oecologia. Vol. 35 : 141-148.

BELL, S.S. et COULL, B.C., 1980. Experimental evidence for a model of juvenile macrofauna-meiofauna interactions : 179-192. In : Mar. Benthic Dynamics. K.R. TENORE, B.C. COULL (Eds). Univ. South Carolina Press, Columbia. U.S.A.

BELL, S.S. et DEVLIN, D.J., 1983. Short-term macrofauna recolonization of sediment and epibenthic habitat in Tampa Bay, Florida (U.S.A.). Bull. Mar. Sci., 33, 1, 102-108.

BELLAN, G., 1967a. Pollution et Peuplements Benthiques sur substrat meuble dans la région de Marseille. Le secteur de Cortiou. 1ère partie. Rev. Intern. Oceanogr. Méd. Tome VI-VII : p. 53-87.

BELLAN, G., 1967b. Pollution et Peuplements Benthiques sur substrat meuble dans la région de Marseille. L'ensemble portuaire marseillais. 2ème partie. Rev. Intern. Oceanogr. Méd. Tome VIII : p. 51-95.

BELLAN, G., 1972. Effects of an artificial stream on marine communities. Mar. Poll. Bull., 3 (5) : 74-77.

BELLAN, G., 1980. Annélides Polychètes des substrats solides de trois milieux pollués sur les côtes de Provence (France) : Cortiou, golfe de Fos, Vieux Port de Marseille. Tethys, 9 : 267 p.

BELLAN, G., 1985. Effects of pollution and man-made modifications on marine benthic communities in the Mediterranean : a review p. 163-194, in : Moraitou-Apostolopoulou M., Kiortsis V. ed., Mediterranean marine Ecosystems. London, 407 p.

BELLAN, G. et BELLAN-SANTINI, D., 1970. Influence de la pollution sur les peuplements marins de la région de Marseille. Conf. techn. FAO Polut. Mers. effets Ressources biol. et Pêche : 9 p.

BELLAN, G. et PERES, J.M., 1974. La pollution des Mers. Collection Que sais-je ? Presse Universitaire de France. 127 p.

BELLAN, G. et STORA, G., 1976. Effets et conséquences d'un apport artificiel d'eaux douces sur les peuplements benthiques d'un étang marin. IIes Journées Etud. Pollutions, Split, CIESM : 147.

BELLAN, G., BELLAN-SANTINI, D. et PICARD, J., 1980. Mise en évidence de modèles écobiologiques dans des zones soumises à perturbations par matières organiques. Oceanol. Acta, 3 (3) : 383-390.

BELLAN, G., CARUELLE, F., FORET-MONTARDO, P., KAIM MALKA, R. et LEUNG TACK, K., 1969. Tethys, 1 : 367-374.

BELLAN, G., REISH, D.J. et FORET, J.P., 1971. Action toxique d'un détergent sur le cycle de développement de la Polychète *Capitella capitata* (Fabercius), C.R. Acad. Sc., Paris, 272 : 2476-2479.

BELLAN, G., FORET, J.P., FORET-MONTARDO, P. et KAIM-MALKA, R., 1972. Action *in vitro* de détergents sur quelques espèces marines. Mar. Poll. and Sea life 1-4.

BELLAN, G., KAIM-MALKA, R. et PICARD, J., 1975. Evolution récente de différentes auréoles de pollution marine de substrats meubles liées au grand collecteur de Marseille-Cortiou. Bull. Soc. Ecol. (6) 2 : 57-66.

BELLAN, G., DESROSIERS, G. et WILLSIE, A., 1988. Use of an annelid pollution index for monitoring a moderately polluted littoral zone. Mar. Pollut. Bull., 19 : 662-665.

BELLAN-SANTINI, D., 1970. Salissures biologiques de substrats vierges artificiels immergés en eau pure, durant 26 mois dans la région de Marseille (Méditerranée Nord-Occidentale). 1. Etude qualitative. Tethys 2 (2) : 335-356.

BELLAN-SANTINI, D., et DESROSIERS, G., 1977. Action du rejet thermique de l'usine de Martigues-Ponteau sur les peuplements de substrats durs à dominance de zoobenthos dans la partie supérieure de l'étage infralittoral; Tethys, 8 : 83.

BELANGER, C. et CARDINAL, A., 1977. Stades initiaux de colonisation de substrats durs dans la Baie-des-chaleurs, Québec. Mar. Biol., 44 : 27-38.

BELGVAD, H., 1914. Food and conditions of nourishment among the communities of invertebrate animals found on or in the sea bottom in Danish waters. Rep. Dan. Biol. Sin. 22 : 41-78.

BELSHER, T., CERCEAU, C., FEUNTEUN, C. et LE GUEN, S., 1977. Etude de similitude entre relevés situés dans une zone polluée (région de Marseille, France), Rapp. Comm. int. Mer Médit., 24 : 199.

BELSHER, T. et BOUDORESQUE, C.F., 1976. L'impact de la pollution sur la fraction algale des peuplements benthiques de Méditerranée. *in* : Atti Trav. rod. inter. Difesa et produttinita del Mare. Livorno.

BENON, P. et al., 1976. Golfe de Fos. Impact de la pollution sur un écosystème méditerranéen côtier. Bull. Obs. Mer., Var (France) 1 (Suppl.), 1-2.

BENON, P., BLANC, F., BOURGADE, B., DAVID, P., KANTIN, R., LEVEAU, M., ROMANO, J.C. et SAUTRIOT, D., 1978. Distribution of some heavy metals in the Gulf of Fos. Mar. Pollut. Bull., 9 : 71-75.

BENZECRI, J.P. et al., 1973. L'analyse des données. Tome II : L'analyse des correspondances. Ed. Dunod. Paris. 619 p.

BOESCH, D.F., 1973. Classification and community structure of macrobenthos in the Hampton Roads area, Virginia, Mar. Biol., Vol. 21 : 226-244.

BERGERON, P. et BOURGET, E., 1984. Effet du froid et des glaces sur les peuplements intertidaux des régions nordiques, particulièrement dans l'estuaire du Saint Laurent. Océanis, Vol. 10 (3) : 279-304.

BEUKEMA, J., 1987. Influence of the predatory polychaete *Nephtys hombergi* on the abundance of other polychaetes. Mar. Ecol. Prog. Ser., Vol. 40 : 95-101.

BHAUD, M. et al., 1981. Recrutement du substrat en larves d'Invertébrés. Rôle de l'hydrodynamisme. Océanis. Vol. 7. Fasc. 1 : p. 97-113.

BHAUD, M., 1982. Relations entre stratégies de reproduction et aire de répartition chez les Annélides Polychètes. Océanologica Acta. Vol. 5 (4) : p. 465-472.

BISHOP, P.L., 1983. Marine pollution and its control. Mc Graw Hill Series. 357 p.

BITAR, G., 1980. Etude de l'impact de la pollution par un émissaire urbain (collecteur Cortiou) sur les peuplements infralittoraux de substrats durs de la côte sud de Marseille. Thèse Spécial. Univ. Aix-Marseille II, 137 p.

BLOMQVIS, S., 1982. Ekologiska bedömningsgrunder för muddring och muddertripning. Statens Naturvårdsverk PM 1613. 113 p.

BLOMQVIS, S., 1984. Changes in fish community structure and migration activity in a brackish bay isolated by land upheaval and revented dredging. Ophelia, Suppl., Vol. 3 : 11-21.

BLANC, F., COSTE, C., MINAS, H.J. et SZEKIELDA, K., 1967. Distribution des principaux facteurs hydrobiologiques dans un milieu de forte production organique (Etang de Berre), Mar. Biol. 1 (1) : 43-55.

BLANC, F. et al., 1976. Choix des métriques qualitatives en analyse d'inertie. Implications en écologie marine benthique. Internat. J. on life in Oceans and Coastal Waters. Vol. 35 (1) : p. 49-68.

BLANC, J.J. et JEUDY DE GRISSAC, A., 1978. Recherches de géologie sédimentaire sur les herbiers à Posidonies du littoral de la Provence. Rapport CNEOX 76/4043 et 77/4077, 180 p.

BLUMER, M. et SASS, S., 1972. The West Flamouth oil spill. Data available in Novembre 1971. II. Chemistry Woods Hole Oceanographic Institution. Tech. Rept. WHOI, 72-19, 60 p.

BONSDORFF, E., 1980. Macrozoobenthic recolonization of a dredged brackish water bay in SW Finland. *Ophelia*, Suppl., Vol. 1 : 145-155.

BONSDORFF, E., 1983. Recovery potential of macrozoobenthos from dredging in shallow brackish areas. *Oceanol. Acta*. n° spécial, 17e EMBS Brest, 27-32.

BONSDORFF, E., KARLSSON, O. et LEPPAKOSKI, E., 1984. Ecological changes in the brackish water environment of the Finnish west coast caused by engineering works. *Ophelia*, suppl. 3 : 33-44.

BONSDORFF, E. et OSTERMAN, C.S., 1985. The establishment, successions and dynamics of a zoobenthic community - an experimental study. Proc. 19th Europ. mar. Biol. Symp. 1984. Cambridge University Press.

BOSSELMAN, A., 1988. Settlement and succession of benthic animals. A subtidal experiment in the German Bight. *Kieler Meeresforsch.*, Sonderh. 6 : 375-388.

BOUCHARD P., 1981. Etude de l'état de pollution des sédiments de l'étang de Berre. 1ère partie : la pollution organique. Thèse Doctarat Univ. Pharmacie, Marseille : 184 p.

BOUDORESQUE, C.F., AUGIER, H., BELSHER, T., COPPEJANS, E. et PERRET., M., 1975. Végétation marine de l'île de Port Cros (Parc National). La régression du récif barrière de Posidonies. *Trav. sci. Parc nation. Port cros, Fr.*, 3 : 89-120.

BOUGARD, M., DEWARUMEZ, N., MENU, D., RICHARD, A., et SOUPLLET, A., 1978. Etude hydrobiologique du site de Dunkerque. R.N.O. I.B.M.R.W. 106 p.

BONNEFILLE, R., LEPETIT, J.P., GRAFF, M. et LEROY, J., 1971. Nouvel avant-port de Dunkerque. Mesures en nature. EDF. Etudes et Recherches, Rapport n° 3 : 35 p.

BOURCIER, M., 1976. Ecologie benthique d'une baie méditerranéenne largement ouverte et des régions voisines en fonction des influences naturelles et humaines. Thèse Dr. Es-Sciences Naturelles. Univ. d'Aix-Marseille. Soutenue 10/12/76, 161 p.

BOURCIER, M., NODOT, C. JEUDI DE G., A. et TINE, J., 1979. Répartition des Biocénoses Benthiques en fonction des substrats sédimentaires de la Rade de Toulon (France). *Tethys* 9 (2) : p. 103-112.

BOURCIER, M., 1980. Evolution récente des peuplements macrobenthiques entre la Ciotat et les Iles des Embiez. *Tethys*, 9 (3) : 197-206.

BOURCIER, M., 1982. Evolution au cours des 15 dernières années des biocénoses benthiques et de leurs faciès dans une baie méditerranéenne soumise à l'action lointaine de deux émissaires urbains. *Tethys*. Vol. 10 (4) : p. 303-314.

BOYSEN-JENSEN, P., 1919. Valuation of Limfjord. I. Studies on the fish food in the limfjord 1909-1917, its quantity, variation and animal production. *Rep. Danish. Biol. Stat.*, 26, 1-44.

BONIN, G. et VEDRENNE, G., 1980. Reflexions sur les indicateurs biologiques et leurs techniques de mise en évidence dans les écosystèmes forestiers provençaux. Journées d'étude de l'Association des Ingénieurs Ecologues, Grenoble, 13-14 nov.

BREITTMAYER J.P., 1979. Etude expérimentale des transferts de mercure dans un biotope marin benthique. *Doct.d'Université. Univ. de Nice*, 60 p.

BRINKHURST, R.O., 1982. British and other marine and estuarine oligochaetes. *Linnean Soc. of London. Cambridge University Press.*, 123 p.

BRANCATO, M. et WOOLLACOTT, R., 1982. Effect of microbial films on settlement of bryozoan larvae (*Bugula simplex*, *B. stolonifera* and *B. turrita*). *Mar. Biol.* 71 : 51-56.

BROWN, B.E., 1983. Metal-containing "granules". Potential Biological indicators of pollution ? *Mar. Pollut. Bull.* Vol. 14 (10) : 369-372.

BRUNSWIG, D., ARNTZ, W.E. et RUMOHR, H., 1976. A tentative field experiment on population dynamics of macrobenthos in the Western Baltic. *Kieler Meeresforsch.*, suppl. 3, 49-59.

BRYAN, G.W., 1976. Some aspects of heavy metal tolerance, in aquatic organisms. In : *Effects of pollutants on aquatic organisms*. Ed. by P.M. Lockwood. *Cambridge University Press. London*, 2 : 7-34.

BUERS, C., MILLS, L. et STEWARD, L., 1978. A comparison of methods of determining organic carbon in marine sediments with suggestions for a standard method. *Hydrobiologia*, 58 (1) : 43-47.

BUTMAN, C.A., 1986. Larval settlement of soft-sediment invertebrates : some predictions based on an analysis of near-bottom velocity profiles. In J. Nihoul (ed.) : *Marine Interfaces Ecohydrodynamics*, p. 487-513. *Elsevier Oceanogr. Ser.*, 42, Amsterdam.

BUTMAN, C.A., 1987. Larval settlement of soft-sediment invertebrates : the spacial scales of pattern explained by habitat selection and the emerging role of hydrodynamical processes. *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.* 25 : 113-165.

BUTMAN, C.A., GRASSLE, J.P. et BUSKEY, E., 1988a. Horizontal swimming and gravitational sinking of *Capitella* sp. I (*Annelida : Polychaeta*) larvae : implications for settlement. *Ophelia*, 29 (1) : 43-57.

BUTMAN, C.A., GRASSLE, J.P. et WEBB, C.M., 1988b. Substrate choices made by marine larvae settling in a flume flow. *Nature*, Vol. 333 : 771-773.

BYERS, S.C., MILLS, E. et STEWART, P., 1978. A comparison of methods of determining organic carbon in marine sediments with suggestions for a standard method. *Hydrobiologia*, Vol. 58 (1) : 43-47.

CABIOCH, L., 1968. Contribution à la connaissance des peuplements benthiques de la Manche occidentale. *Cah. Biol. Mar.*, 9, 5, 493-720.

CABIOCH, L. et GLACON, R., 1975. Distribution des peuplements benthiques en Manche orientale de la baie de la Somme au Pas de Calais. *C.r. hebd. Séances Acad. Sci.*, 280, D, 491-494.

CABIOCH, L. et GENTIL F., 1975. Distribution des peuplements benthiques dans la partie orientale de la baie de Seine. *C.R. Acad. Sc. Paris* 280 : 571-574.

CABIOCH, L., GENTIL, F., GLACON, R. et RETIERE, C., 1977. Le macrobenthos des fonds meubles de la Manche : distribution générale et écologie : 115-128. In. *Proc. 11th Europ. Mar. Biol., Symp.*, KEEGAN B.F., O'CEIDIGH, P. et BOADEN, P.J.S. (Eds), Pergamon Press, Oxford.

CABIOCH, L., DAUVIN, J.C., MORA-BERMEDEZ, J. et RODRIGUEZ-BABIO, C., 1980. Effets de la marée noire de l'Amoco Cadiz" sur le benthos sublittoral du nord de la Bretagne. *Helg. Wiss. Meeresunters*, 33, 33-54.

CABIOCH, L., DAUVIN, J.C., GENTIL, F., RETIERE, C., AGOUMI et NIVAL, 1984. Modélisation de la phase méroplanctonique et du recrutement dans le cycle de vie des organismes benthiques. Réunion "Déterminisme du Recrutement" ISTPM, Nantes 2-4 juillet. Contribution n° 42. Calvest 1976.

CALVERT, J., 1976. In : *Discharge of sewage from sea outfalls*. Pergamon Press, Oxford, England. 173-179.

CASTRIC, A., 1977. Recrutement et succession du benthos rocheux sublittoral. In : *Biology of benthic organisms*. Keegen, O'Ceidigh, Boaden ed. London. Pergamon Press. 147-154.

CASTRIC-FEY, A., 1984. Revue des méthodes actuelles d'étude des substrats durs infralittoraux. *Oceanis*. Vol. 10 (3) : 207-235.

CATSIKIS, A., 1980. Contribution à l'étude de la contamination de peuplements benthiques de l'étang de Berre par les métaux. Thèse 3ème Cycle. Univ. d'Aix-Marseille II. 181 p.

CHAMLEY, H., 1976. Minéralogie des sédiments superficiels de l'étang de Berre. Rapport S.P.P.P.I. Marseille : 19 p.

CHESNEY, E.J., 1984. Succession in soft-bottom environments : are pioneering species really outcompeted ? 19th EMBS. Plymouth, U.K., 16-21, september 277-286.

CHIA, F. et RICE, M.E., editors. 1978. Settlement and metamorphosis of marine invertebrate larvae. Elsevier, New York, 290 p.

C.I.P.L.I.N.O.R., 1979. Bilan des apports telluriques sur trois années de mesure sur le littoral du Nord. 1976, 1977, 1978. Port Autonome de Dunkerque, 27 p.

COLE, R. et KELLY, E., 1978. Zoobenthos in thermal discharge to western Lake Erie. J. Wat. Pollut. Control. Federat. 50 (11) : 2509-2521.

COMMITO, J. et BONCAVAGE, E., 1989. Suspension-feeders and coexisting infauna : an enhancement counter example. J. Exp. Mar. Biol. Ecol., Vol. 125 : 33-42.

CONNELL, J.H., 1961. The influence of interspecific competition and other factors on the distribution of the barnacle *Chthamalus stellatus*. Ecology, 42 : 710-723.

CONNEL, J.H., et SLATYER, R.O., 1977. Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization. Am. Nat., Vol. 111 : 1119-1144.

COUGHAN J., 1969. Symposium on marine biology, p. 14-26. Leatherhead : Central Electricity Research Laboratory.

COULL, B. et BELL, S., 1979. Perspectives of marine meiofauna ecology. In : Ecological processes in coastal and marine systems. R. Lovingson ed., Plenum Publishing Corporation. 189-216.

CORDIER, B. 1965. L'analyse des correspondances. Thèse Doct. Etat. Univ. de Rennes, 100 p.

CORNER, E.D., 1975. The fate of fossil fuel hydrocarbons in marine animals. Proceed. Royal Soc. London, Ser. B, 189 : 391-413.

CRIPPEN, R. et REISH, D., 1979. An ecological study of the Polychaetous annelids associated with fouline material in Los Angeles harbor with special reference to pollution Bull. So. Calif. Acad. Sci., 68 (3) : 170-187.

CRISP D.J., 1955. The behaviour of barnacle cyprids in relation to water movement over a surface. J. Erup. Biol. 32 : 569-590.

CUOMO, C.M., 1985. Sulfide as a larval settlement cue for *Capitella* sp. I. Biogeochem., Vol. 1 : 169-182. s

CURTIS, M.A., 1977. Life-cycles and population dynamics of marine benthic polychaetes from the Diskö Bay area of West Greenland. *Ophelia* 16 : 9-58.

DAUER, D., 1984. The use of polychaete feeding guilds as biological variables. *Mar. Poll., Bull.*, Vol. 15 (8) : 301-305.

DAUER, D.M. et SIMON, J.L., 1976. Habitat expansion among Polychaetous Annelids repopulating a defaunated marine habitat. *Mar. Biol.* 37 : 169-177.

DAUVIN, J.C., 1983. Sur deux espèces d'Amphipodes nouvelles pour la faune marine de Roscoff.

DAUVIN, J.C., 1984a. Dynamique d'écosystèmes macrobenthiques des fonds sédimentaires de la baie de Morlaix et leur perturbation par leur hydrocarbures de l'Amoco Cadiz. Thèse Etat Univ. Paris VI., 468 p.

DAUVIN, J.C., 1984b. Revue des principales techniques utilisées pour l'étude expérimentale de l'établissement de peuplement macrobenthique subtidal de sédiment meuble. *Oceanis*, 10 (3) : 237-258.

DAGET, J., 1976. Les modèles mathématiques en écologie. Masson, Ed. Paris, 172 p.

DAHL, F., DAHL, M. et PEUS, F., 1971. Teil 58. Annelida, Borstenwürmer, Polychaeta. Veb. Gustav Fisher Verlag Jena. Germany. 594 p.

DARO, M. et POLK, P., 1973. The autoecology of *Polydora ciliata* along the Belgian coast. *Neth. J. Sea Res.*, 6 (1-2) : 130-140.

DAY, J.H., 1967. Polychaeta of Southern Africa. Part 2. *Brit. Mus. London* : 878 p.

DAY, J.H. et WILSON, D.P., 1934. On the relation of the substratum to the metamorphosis of *Scolecopolis fuliginosa* (Claparède). *J. mar. biol. Ass. U.K.*, 19 : 655-662.

DAYTON, P. et OLIVIER, J., 1980. An evaluation of experimental analyses of population and community patterns in benthic marine environments in : Tenore and Coull eds. *Marine benthic dynamics*. Univ. of South Carolina Press, Columbia U.S.A., p. 93-120.

DEAN, D. et HASKIN, H., 1964. Benthic repopulation of the Ravitan river estuary following pollution abatement. *Limnol. oceanogr.*, 9 : 551-563.

DEAN, T.A. et HURD, L.E., 1980. Development in an estuarine fouling community : the influence of early colonists on later arrivals. *Oecologia*, 46 : 295-301.

DEANS, E., ANDERSON, J.G. et MEADOWS, P.S., 1977. *Nature*, Vol., 270, n° 5638 : 595-596.

DELMAS, D., 1980. Minéralisation de la matière organique et échanges ioniques à l'interface eau-sédiment de l'étang de Berre, Méditerranée. *Oceanol. Acta*, 3 (3) : 347-356.

DELVAL, C., 1984. Réactions du flet vis à vis des pollutions par les métaux (Cu, Cd et Pb) sur le littoral de la Mer du Nord : détoxification, métallothionéines. Thèse 3ème cycle. Univ. de Lille, 173 p.

DELVAL, C. et DESMARCHELIER, M., 1982. Biologie du flet (*Platichthys flesus* L.). Etude des chalutages effectués sur le littoral Nord/Pas-de-Calais. D.E.A. Université de Lille, 121 p.

DEMPSEY, M.J., 1981. Marine bacterial fouling : a scanning electron microscope study. *Mar. Biol.* 61 : 305-315.

DESBRUYERES, D., BERVAS, J. et KHRIPOUNOFF, A., 1980. Un cas de colonisation rapide d'un sédiment profond. *Oceanol. Acta* 3 (3) : 285-291.

DESROSIERS, G. et BELLAN-SANTINI, D., 1984. Organisation trophique de la faune annélide de substrats rocheux selon un gradient de pollution. *Oceanis* 10 (7) : 799-812.

DESROSIERS, G., BRETHERS, J.C. et LONG, B.F., 1984. L'effet d'un glissement de terrain sur une communauté benthique médiolittorale du nord du golfe du Saint-Laurent. *Oceanol. Acta*, Vol. 7 (2) : 251-258.

DESROSIERS, G., BELLAN-SANTINI, D. et BRETHERS, J.C., 1985. Données préliminaires sur l'organisation trophique de la faune des crustacés de substrats rocheux sur un gradient de pollution industrielle, Golfe de Fos (France). *Rapp. Comm. int. Mer. Médit.*, 29 (5) : 241-243.

DESROSIERS, G., BELLAN-SANTINI, D. et BRETHERS, J.C., 1986. Organisation trophique de quatre peuplements de substrats rocheux selon un gradient de pollution industrielle (Golfe de Fos). *Mar. Biol.*, 91 : 107-120.

DESSAINT, F., 1987. Etude par Analyses statistiques multivariées de l'influence de la charge métallique des sédiments sur le peuplement benthique marin. Doc. 3ème cycle. Univ. de Lille, 130 p.

DEWARUMEZ, J.M., 1976. Etude du macrobenthos subtidal de la région de Gravelines (Nord). D.E.A. Université de Lille I, 164 p.

DEWARUMEZ, J.M., 1979. Etude biologique d'*Abra alba* Wood (Mollusque Lamellibranche) du littoral de la mer du Nord. Thèse 3ème Cycle, Univ. de Lille, 139 p.

DEWARUMEZ, J.M., 1982. Le domaine benthique. *In* : Etude écologique du site de Gravelines E.D.F., CNEXO/S.M.Wimereux, rapport.

DEWARUMEZ, J.M., 1983. Evolution de populations de mollusques intertidaux en relation avec des modifications sédimentologiques sur le littoral de la Mer du Nord. *Haliotis* 13 : 3-12.

DEWARUMEZ, J.M., SMIGIELSKI, F. et RICHARD, A., 1976. *Abra alba* (Mollusque lamelibranche) sa localisation en zone littorale de la Mer du Nord. *Haliotis*, 7 : 13-19.

DEWARUMEZ, J.M., QUISTHOUDT, C. et RICHARD, A., 1986. Suivi pluriannuel du peuplement à *Abra alba* dans la partie méridionale de la Mer du Nord. *Hydrobiologia*, 142 : 187-197.

DE WITT, T.H. et LEVINGTON, J.S., 1985. Disturbance emigration and refugia : how the mud snail *Ilyanassa obsoleta* (Say) affects the habitat distribution of an epifaunal amphipod *Microdeutopus grillotalpa* (Costa). *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* Vol. 92 : 97-113.

DIAZ-CASTANEDA, V., 1982. L'influence des méthodes du dépeuplement du sédiment dans les processus de recolonisation du benthos. D.E.A. Océanologie. Univ. d'Aix-Marseille II, 42 p.

DIAZ-CASTANEDA, V. 1984. Etude de la colonisation benthique de sédiments mis en enceintes expérimentales dans la baie du Lazaret (Toulon, France). *Doct. 3ème Cycle, Univ. d'Aix-Marseille II*, 231 p.

DIAZ-CASTANEDA, V., 1987. Quelques données préliminaires sur la colonisation benthique de substrats meubles pollués en Mer du Nord (Port de Dunkerque). *J. Rech. Oceanogr.*, Vol. 12 (1) : 21-25.

DIAZ-CASTANEDA, V., 1988. Recolonisation benthique d'un sédiment dans des enceintes expérimentales replacées dans le milieu naturel (étage infralittoral d'une baie méditerranéenne, Toulon). *Cah. Biol. Mar.*, Vol. 28 : 551-566.

DIAZ-CASTANEDA, V. Preliminary results on colonization, recovery and succession in a polluted area on the southern North Sea (Dunkerque's harbour, France). *Proceedings of the 22nd EMBS. August 1987, Barcelone.* Sous presse.

DIAZ-CASTANEDA, V. Association of two complementary mathematical technics : Factorial analysis of correspondance and rank-frequency diagrams in the study of the organization and structure of benthic mediteranean populations. *Cah. Biol. Mar.* En soumission.

DIAZ-CASTANEDA, V. Experimental re-establishment of a soft-bottom community following defaunation by pollution. Utilization of multivariate technics to characterize different benthic recruitments. *Hydrobiologia.* En soumission.

DIAZ-CASTANEDA, V., et SAFRAN, P., 1986. Contribution des Mollusques à la recolonisation d'un sédiment pollué, mis en enceintes expérimentales en Méditerranée. *Haliotis*, 15 : 335-344.

DIAZ-CASTANEDA, V. et SAFRAN, P., 1988. Dynamique de la colonisation par les annélides polychètes de sédiments défaunés par la pollution dans des enceintes expérimentales en Rade de Toulon (France). *Océanol. Acta*, Vol. 11 (3) : 285-297.

DYGERT P.H., 1981. Patterns of community metabolism in the development of a marine fouling community. *Oikos*, 36 (1) : 93-98.

DORSETT, D.A., 1961. The reproduction and maintenance of *Polydora ciliata* (Johnst) at Whitstable. J. Mar. biol. Ass. U.K. Vol. 41 : 383-396.

DRACH, P., 1968. Observations topographiques et biologiques effectuées dans une fosse de la mer Ionienne au sud ouest de l'île Sapienza. Ann. Inst. océanogr., 46 (1) : 35-40.

DRURY, W. et NISBET, I., 1973. Succession. J. Arnold Arboetum. Vol. 54 : 331-368.

DUURSMA, E. et MARCHANT, M., 1974. Aspects of organic marine pollution. Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev. 12 : 315-431.

EAGLE, R.A., 1973. Benthic studies in the South East of Liverpool Bay. Est Coast. Mar. Sc., 1 : 285-299.

EAGLE, R.A., 1975. Natural fluctuations in a soft bottom benthic community. J. mar. biol. Ass. U.K., 55 : 865-878.

ECKMAN, J.E., 1979. Small-scale patterns and processes in a soft-substratum, intertidal community. J. Mar. Res. 37 : 437-457.

ECKMAN, J.E., 1983. Hydrodynamic processes affecting benthic recruitment. Limnol. Oceanogr., Vol. 28 : 241-257.

EISMA, D., 1966. The distribution of benthic marine molluscs of the main Dutch coast. Neth. J. Sea Res. 3 (1) : 107-163.

EISLER, R. et HENNEKEY, R.J., 1977. Acute toxicities of Cd, Cr, Hg, Ni and Zn to estuarine macrofauna. Arch. Environm. Contam. 6 : 315-323.

ELKAIM, B., 1981. Effets de la "marée noire" de l'Amoco Cadiz sur le peuplement sublittoral de l'estuaire de la Penzé. In : Amoco Cadiz. Conséquences d'une pollution accidentelle par les hydrocarbures. CNEXO, Paris : 527-537.

EMDADI, M., 1979. Impact des récents travaux d'aménagements sur le macrobenthos des sables fins de la Baie du Prado. Thèse Doct. spéc. Ocean. biol. Univ. d'Aix-Marseille II. 94 p.

ERNST, W. et GOERKE, H., 1969. Vëroff. Inst. Meeresforsch. Bremerh., 11 : 313-326.

EUGENE, C., 1979. Epifaune des herbiers de Posidonies du littoral provençal dans les secteurs pollués et non pollués. Rapp. Comm. int. mer. Médit., 25/26 (4) : 213-214.

EWING, M. et DAVIS, R.A., 1967. Lebenspuren photographed on the ocean floor in deep-sea photography. Ed. by J.B. Hersey. The John Hopkins, Univ. press, Baltimore, p. 259-294.

FAIRWEATHER, P., 1985. Differential predation on alternative prey, and the survival of rocks intertidal organisms in New South Wales. J. Exp. Mar. Biol. Ecol., Vol. 89 : 135-156.



FAUCHALD, K., et JUMARS, P., 1979. The Diet of Worms : a study of Polychaete feeding guilds. Ocean. Mar. Biol. Ann. Rev. M. Barnes, Ed. 17 : 193-284.

FAUVEL, P., 1923. Polychètes errantes. Faune de France. Ed. Le Chevalier. Paris, 488 p.

FAUVEL, P., 1927. Polychètes sédentaires. Faune de France. Ed. Le Chevalier. Paris, 494 p.

FAY, F.H., 1982. Ecology and biology of the Pacific walrus *Odobenus rosmarus*. U.S. Fish. Wildl. Serv. N. Am. Fauna, Vol., 74, 279 p.

FEBVRE, J., 1968. Etude bionomique des substrats meubles de l'étang de Berre. Rec. Trav. St. mar. Endoume, 44 : 297-355.

FENCHEL, T. et RIEDL, R., 1970. The sulphide system : a new biotic community underneath the oxidised layer of marine sand bottoms. Mar. Biol. 7 : 255-268.

FIALA-MEDIONI, A., 1981. Synthèse sur la nutrition d'invertébrés benthiques filtreurs. Rôle écologique. Oceanis 7 (7) : 787-802.

FIELD, B., 1982. Structural analysis of fouling community development in the Damariscotta River estuary, Maine. J. Exp. Mar. Biol. Ecol., 57 (1) : 25-33.

FONTAINE, M., 1960. Remarques sur les difficultés des recherches éco-physiologiques appliquées à la solution de certains problèmes posés par l'étude écologique des milieux lagunaires. Rapport P.V. CIESM, XV (3) : 163-169.

FONTAINE, M., 1976. Introduction à l'étude des pollutions marines. La pollution des eaux marines. Gauthier-Villars ed. : 1-10.

FONTAINE, M., HALLOPEAU, C. et FONTAINE, Y., 1964. L'action biologique des rejets de résidus radioactifs en milieu marin. Colloque de Radioécologie marine, 22é-25 avril 1964, Cherbourg. Univ. Caen, 13 p.

FORD E., 1923. Animal communities of the level sea-bottom in the waters adjacent to Plymouth. J. Mar. Biol. Assoc. U.K., 13 : 164-224.

FOLSON T. et HODGE, V.F., 1974. Early surveillance around nuclear installations, 5-9 nov. 1973, Warsaw. IAEA, Vienna, 1 : 289-299.

FORET-MONTARDO, P., 1970. Etude de l'action de produits de base entrant dans la composition de détergents vis à vis de quelques vertébrés benthiques marins. Tethys, 2 (3) : 567-614.

FORET, J.P., 1974. Etude des effets à long terme de quelques détergents sur la séquence du développement de deux espèces de Polychètes sédentaires : *Scolelepis fuliginosa* et *Capitella capitata*. Thèse Univ. Marseille-Luminy, 125 p.

FORSTNER, U. et WITTMANN, G.T., 1979. Metal pollution in the Aquatic Environment. Springer-Verlag. 486 p.

FORSTNER, U., 1977. Metal concentration in recent lacustrine sediments. Arch. Hydrobiol. 80 : 172-191.

FOSTER-SMITH, R.L., 1975. The effect of concentration of suspension on the filtration rate and pseudofaecal production for *Mytilus edulis* L., *Cerastoderma edule* (L.) and *Venerupis pullastra* (Montagu). J. Exp. Mar. Biol. Ecol., 17 : 1-22.

FOYN, E., 1965. Disposal of waste in the marine environment and the pollution of the sea. Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev., 3 : 95-114.

FRIBERG, L., PISCATOR M. NORDBERG G.F., et KJELLSTROM, T. Cadmium in the environment. Cleveland : CRC.

FRONTIER, S. 1977. Réflexions pour une théorie des Ecosystèmes. Bull. Ecol. t. 8 (4) : 445-464.

FRONTIER, S., 1980. Abrégé de méthode statistique. Applications à la biologie, la médecine et l'écologie. Masson, Paris. 242 p.

FRONTIER, S., 1983. Editor, Stratégies d'Echantillonnage en Ecologie. Masson, Paris, 578 p.

FRONTIER, S., 1985. Diversity and the structure in aquatic ecosystems. Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev., 23 : 253-312.

GALLAGHER, E.D., JUMARS, P.A. et TRUEBLOOD, D., 1983. Facilitations of soft-bottom benthic succession by tube builders. Ecology, Vol. 64 : 1200-1216.

GASTON, G.R., 1987. Benthic polychaeta of the Middle Atlantic Bight : feeding and distribution. Mar. Ecol. Prog. Ser., Vol. 36 : 251-262.

GENTIL, F., 1976. Distribution des peuplements benthiques en Baie de Seine. Thèse Université de Paris, 70 p.

GEORGE, J.D. et HARTMANN-SCHRODER, G., 1985. Polychaetes : British Amphinomida, Spintherida and Eunicida. Linnean Soc. of London. Academic Press, 221 p.

GIBBS, P.E., 1977. British sipunculans Linnean Soc. of London. Academic Press, 35 p.

GIBBS, P.E., 1968. Observations on the population of *Scoloplos armiger* at Whitstable. J. Mar. Biol. Ass. U.K., Vol. 48 : 225-254.

GIBSON, R., 1982. British Nemertean. Linnean Soc. of London. Cambridge University Press, 212 p.

GILBERT, M., 1977. The behavior and functional morphology of deposit-feeding in *Macoma balthica* (Linné, 1758), in New England. J. mollusc. Stud. 43 : 18-27.

GLEMAREC, M., 1969. Les peuplements benthiques du plateau continental Nord-Gascogne. Thèse Doc. Etat Univ. de Paris, 167 p.

GLEMAREC, M., 1973. The benthic communities of the European North Atlantic continental shelf. *Oceanogr. mar. Biol. Ann. Rev.*, 11 : 263-289.

GLEMAREC, M., 1979. Les fluctuations temporelles des peuplements benthiques liées aux fluctuations climatiques. *Ocean. Acta*, 2 (3) : 365-371.

GLEMAREC, M., 1986. Ecological impact of an oil spill : utilization of biological indicators. *Wat. Sci. Tech.* Vol. 18 : 203-211.

GOWER, J.C., 1971. A general coefficient of similarity and some of its properties. *Biometrics* 27 : 857-871.

GRAHAM, A., 1976. British prosobranch and other operculate Gastropod Molluscs. Linnean Soc. of London. Academic Press. 112 p.

GRANT, J., 1981. Sediment transport and disturbance on an intertidal sandflat : infaunal distribution and recolonization. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 6 : 249-255.

GRANT, W., BOYER, L et SANFORD, L.P., 1982. The effects of bioturbation on the initiation of motion of intertidal sands. *J. mar. Res.*, 40 : 659-677.

GRASSLE, J.F., 1977. Slow recolonisation of deep-sea sediment. *Nature*, vol., 265 : 618-619.

GRASSLE, J.F. et SANDERS, H.L., 1973. Life histories and the role of disturbance. *Deep Sea Res.* 20 : 643-659.

GRASSLE J.F. et GRASSLE, J.P., 1974. Opportunistic life-histories and genetic systems in marine benthic polychaetes. *J. mar. Res.*, 32 (2) : 253-284.

GRASSLE, J.F. et MORSE-PORTEOUS, L., 1987. Macrofaunal colonization of disturbed deep-sea environments and the structure of deep-sea benthic communities. *Deep-sea Res.*, 34 : 1911-1950.

GRAY, J.S., 1966. The attractive factor of intertidal sands to protodrilus symbiotics. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.*, 46 : 627-645.

GRAY, J.S., 1974. Animal-sediment relationships. *Ocean Mar. Biol. Ann. Rev.* H. Barnes Ed., Vol. 12 : 223-262.

GRAY, J.S., 1979. Pollution-induced changes in populations. *Philosophical Trans. Royal Soc. London, Series B*, 286 : 545-561.

GRAY, J.S., 1981a. The ecology of marine sediments. An introduction to the structure and function of benthic communities. Cambridge University Press. Cambridge. 185 p.

GRAY, J.S., 1981b. Detecting pollution induced changes in communities using the log-normal distribution of individuals among species. *Mar. Poll. Bull.*, 12 : 173-176.

GRAY, J.S., et PEARSON, T.H., 1982. Objective selection of sensitive species indicative of pollution-induced change in benthic communities. I. Comparative methodology. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* Vol. 9 (2).

GRAY, J.S., et CHRISTIE, H., 1984. Predictive long-term changes in marine benthic communities. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, Vol. 13 : 87-94.

GROSBERG, R.K., 1981. Competitive ability influences habitat choice in marine invertebrates. *Nature*, Vol. 290 : 700-702.

GUDMUNDSSON, H., 1985. Life history patterns of polychaete species of the family spionidae. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.*, 65 : 93-111.

GUEGUENIAT, P., 1977. Etude de la radioactivité gamma artificielle des sédiments de la Manche. UOF, Estuaires et Deltas, 14-15 nov. 1977. Plouzané.

GUEGUENIAT, P. et LUCAS, Y., 1969. Observations sur la contamination *in situ* de quelques espèces marines. Note CEA - N - 1185, 22 p.

GUERIN, J.P., 1981. Etude expérimentale de la colonisation des substrats inorganiques. *Oceanis*, 7 (1) : 1-22.

GUERIN, J.P. et MASSE, H., 1978. Etude expérimentale sur le recrutement des espèces de la macrofaune benthique des substrats meubles. *Tethys* 8 (2) : 151-168.

GUILLE, A., 1970. Bionomie benthique du plateau continental de la côte catalane française. II. Les communautés de la Macrofaune. *Vie et Milieu*, 21B : 137-280.

GUILLE, A., 1971. Bionomie benthique du plateau continental de la côte catalane française. IV. Densités, biomasses et variations saisonnières de la macrofaune. *Vie et Milieu*, 22, 1B : 93-158.

HANNAN, C.A., 1981. Polychaete larval settlement : correspondance of patterns in suspended jar collectors and in the adjacent natural habitat in Monterey Bay, California. *Limnol. Oceanogr.* 26 (1) : 159-171.

HANNAN, C.A., 1984. Planktonic larvae may act like passive particles in turbulent near-bottom flows. *Limnol. oceanogr.*, 29 : 1108-1116.

HANNERZ, L., 1956. Larval development of the polychaete families spionidae Sars, Disiionidae Mmesnil and Poecilochaetidae n. fam. in the Oullmar Fjord (Sweden). *Zool. Bidr. Uppsala*, Band, 31 (1) : 1-204.

HADFIELD, M.G., 1974. Settlement requirements of molluscan larvae : new data on chemical and genetic roles. *Aquaculture* 39 : 283-298.

HADFIELD, M.G., 1984. Settlement requirements of molluscan larvae : new data on chemical and genetic roles. *Aquaculture*, Vol. 39 : 283-298.

HADFIELD, M.G., 1986. Settlement and recruitment of marine invertebrates : perspective and some proposals. Bull. Mar. Sci., 39 (2) : 418-425.

HARDY, A.C. et BAINBRIDGE, R., 1951. Effect of pressure on the behaviour of decapod larvae (Crustacea). Nature. Vol. 167 : 354-355.

HARPER, D., MCKINNEY, L. et CASE, R., 1981. The occurrence of hypoxic bottom water off the upper Texas coast and its effects on the benthic biota. Contrib. in Mar. Sciences, Vol. 24 : 53-79.

HARVEY, R., 1981. Computer handling of fouling data. In : Marine fouling of off-shore structures. Vol. 1 and 2. Publ. Soc. for underwater technology of the U.K.

HARVEY, M. et VINCENT, B., 1989. Spatial and temporal variations of the reproduction cycle and energy allocation of the bivalve *Macoma balthica* (L.) on a tidal flat. J. Exp. Mar. Biol. Ecol., Vol. 129 (3) : 199-218.

HAYWARD, P.J. et RYLAND, J., 1979. British Ascophoran Bryozoans Linnean Soc. of London. Academic Press.

HOLTHE, T., 1986. Polychaeta Terebellomorpha. Norwegian University Press, 192 p.

HOLDICH, D.M. et JONES, J.A., 1983. Tanaids Linnean Soc. of London. Cambridge University Press. 98 p.

HOLLAND, A.F., MOUNTFORD, N.K., HIEGEL, M., KAUMEYER, K., et MILHURSKY, J.A., 1980. Influence of predation on infaunal abundance in upper Chesapeake Bay, U.S.A., Mar. Biol., 57 : 221-235.

HONG, J.S., 1980. Etude faunistique d'un fond de concrétionnement de type coralligène soumis à un gradient de pollution en Méditerranée nord-occidentale (golfe de Fos). Thèse 3ème cycle, Univ. d'Aix-Marseille II.

HOTELLING, H., 1933. Analysis of a complex of statistical variables into principal components. J. educ. Psychol., 24 : 417-441 ; 498-520.

HILY, C., 1983. Macrozoobenthic recolonisation after dredging in a sandy mud area of the bay of Brest enriched by organic matter. 17ème E.M.B.S., Brest. Oceanol. Acta, Vol., special : 113-120.

HILY, C., 1984. Variabilité de la macrofaune benthique dans les milieux hyper-trophiques de la Rade de Brest. Thèse Doct. Etat. Univ. de Bretagne Occidentale, Brest, 700 p.

HILY, C. et LE BRIS, H., 1984. Dynamics of an *Abra alba* population (bivalve scrobiculariidae) in the Bay of Brest. Est. Coast Shelf Sci.

HIRATA, T., 1986. Succession of sessile organisms on experimental plates immersed in Nabeta Bay Izu Peninsula. I. Algal succession. Mar. Ecol. Prog. Ser. Vol. 34' : 51-61.

HIRATA, T., 1987. Succession of sessile organisms on experimental plates immersed in Nabeta Bay, Izu Peninsula, Japan. II. Succession of invertebrates. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* Vol. 38 : 25-35.

HOLMES, N., 1973. Water transport in the Ascidians *Styela clava* and *Ascidella aspersa*. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 11 : 1-13.

HORN, H.S., 1971. The adaptative geometry of trees. Princeton University Press, Princeton, New Jersey, USA.

HORN, H.S., 1974. The ecology of secondary succession. *Annual Riview of Ecology and Systematics*, 5 : 25-37.

HUGHES, G.M., 1975. Coughing in the rainbow trout (*Salmo gairdneri*) and the influence of pollutants. *Revue Suisse de Zoologie*, 82 : 47-64.

HUGHES, R.G., 1988. Dispersal by benthic invertebrates : the behaviour of the amphipod *Corophium volutator*. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 40 : 565-579.

HUVE, H., 1960. Sur l'envahissement récent d'une portion de l'Etang de Berre (étang de Vaine) par une espèce du genre *Spermothammion*. *Rapp. Comm. int. mer. Médit.*, 15 (2) : 141-145.

HUVE, H., KIERNER, A., et RIOUALL, R., 1973. Modifications de la flore et des populations ichthyologiques des étangs de Berre et de Vaine en fonction des conditions hydrologiques créées par le déversement de la Durance. *Bull. Mus. Hist. nat. Marseille*, 33 : 123-134.

HYLLEBERG, J. et HENRIKSEN, K., 1980. The centrale role of bioturbation in sediment mineralisation and element re-cycling. *Ophelia*, suppl. 1 : 1-16.

IBANEZ, F., 1971. Effet des transformations des données dans l'analyse factorielle en écologie planctonique. *Cah. oceanogr.* 26 : 545-561.

INGLE, R.W., 1983. Shallow-water crabs. Linnean Soc of London. Cambridge University Press, 206 p.

JABLONSKI, D., 1986. Larval ecology and macroevolution in marine invertebrates. *Bull. Mar. Sci.*, 39 (2) : 565-587.

JACKET, N. et RAFFAELLI, D., 1989. The ecological importance of the sand goby *Pomatoschistus minutus* (Pallas). *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 128 : 147-156.

JACKSON, J.B., 1977. Habitat area, colonization and development of epibenthic community structure *in* : B. Keegan, P.O. Leidigh and P.J. Boaden (eds). *Proc. 11th Eur. Mar. Biol. Symp.* Pergamon, p. 349-358.

JEUDY de GRISSAC, 1975. Sédimentologie dynamique de Rades d'Hyères et Giens, problèmes d'aménagement. Thèse Dr. Spécialité Géologie. Univ. Aix-Marseille II. 87 p.

JONES, G. et S., CANDY, 1981. Effects of dredging on the

macrobenthic infauna of Botany bay. Aust. J. mar. Freshwat. Res. 32 : 379-399.

JONES, N.S., 1950. Marine bottom community Biol. Rev., 25 (3) : 283-313.

JONES, M.B., 1975. Synergistic effects of salinity, temperature and heavy metals on mortality and osmoregulation in marine and estuarine Isopods (Crustacea). Mar. Biol. 30 : 125-131.

JONES, N.S., 1976. British Cumaceans. Linnean Soc. of London. Academic Press, 94 p.

JUMARS, P.A., 1975. Methods for measurement of community structure in deep-sea macrobenthos. Mar. Biol. 30 : 245-252.

JUMARS, P.A., NOWELL, A.R. et SELF, R.L., 1981. A simple model of flow-sediment-organisation interaction. Mar. Geol. 42 : 155-172.

KALKE, R.D., T., DUKE et FLINT, R., 1982. Weathered Ixtoc I oil effects on estuarine benthos. Est. Coast. & Shelf Sci., 15 : 75-84.

KALMAZ, E. 1978. Adding chlorine in aquatic environments. J. of Environm. Sci. 21 (3) : 30-32.

KAHN, B., 1971. Radionuclides in the environment at nuclear power stations. In : 3rd Nat. Symp. Radioecology, 10-12 May 1971, Oak Ridge. D. Nelson & USAEC eds., 1 : 30-36.

KAIM-MALKA, R., 1972a. Action des détergents sur deux espèces de Crustacés. Rapp. int. mer Médit., 21 (5) : 255-258.

KAIM-MALKA, R., 1972b. Action *in vitro* des détergents non ioniques sur l'Isopode *Sphaeroma serratum* (Fabricius). Tethys, 4 (3) : 587-596.

KAIM-MALKA, R., 1972c. Action *in vitro* des détergents non ioniques sur l'Isopode valvigère *Idotea balthica basteri* Audouin 1827. Tethys, 4 (1) 51-62.

KAIM-MALKA, R., 1973. Action *in vitro* de quelques détergents cationiques sur trois espèces de Crustacés. Tethys, 5 (1) : 125-128.

KAIM-MALKA, R., 1980. Action d'altérages sur des fonctions biologiques et écologiques d'un maillon d'écosystème. Thèse Doc. Etat Univ. d'Aix-Marseille II. 165 p.

KARLSSON, O., 1983. Effects of dredging operations on the aquatic ecosystem and fisheries of the Finnish coastal waters. Roads and Waterways Administration, Report n° 753321, 115 p.

KERAMBRUN, P., 1970. Remplacement de *Sphaeroma serratum* par *S. hookeri* dans l'Etang de Berre par suite de sa dessalure. Mar. Biol., 6 (2) : 128-134.

KHALANSKI, M., GOSSE, P. et GRAS, R., 1982. Impacts des équipements techniques et hydrauliques de production d'électricité sur les écosystèmes aquatiques. XVIIe Journées de l'Hydraulique. Nantes 14-16 sept.

KHALANSKI, M., 1988. Rejets thermiques dans le milieu côtier : Aperçu sur l'expérience acquise sur le site de Gravelines. Oceanis, Vol. 14 (5) : 579-593.

KHOURY, C., 1982. Etude de l'éthologie alimentaire de principales espèces de poissons de l'herbier de Posidonies du Parc National de Port Cros. DEA Univ. Aix-Marseille II, 44 p.

KINGSTON, F. et RACHOR, E., 1982. North sea bottom communities. ICES, Biological Oceanography Committee, CM 1982, L : 41, 16 p.

KINNE, O., 1963. The effects of temperature and salinity on marine and brackish water animals. Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev. I : 301-340.

KIENNER, A., 1969. Premières données relatives à l'évolution hydrobiologique de l'étang de Berre avec la mise en service du nouveau canal de la Durance. Rapp. Comm. int. mer. Médit., 19 : 50-56.

KING P.E., 1974. British sea spiders. Arthropoda : Pycnogonida. Linnean Soc. of London. Academic Press. 67 p.

KIM, K.T., 1981. Le phytoplancton de l'Etang de Berre : composition spécifique, bionomie et production relations avec les facteurs hydrologiques. Thèse Doc. Etat Univ. d'Aix-Marseille II, 243 p.

KIORBOE, T. et MOHLENBERG, F., 1981. Dispersion of suspended material from an operating sand suction dredge in the Oresund (Denmark). Vatten 37 : 303-309.

KIORBOE, T., MOHLENBERG, F. et NOHR, O., 1981. Effect of suspended bottom material on growth and energetics in *Mytilus edulis*. Mar. Biol. 61 : 283-288.

KIRA, T. et SHIDEI, T., 1967. Primary production and turnover of organic matter in different forest ecosystems on the western Pacific. Japanese J. Ecol., 17 : 70-87.

KIRCHMAN, D., GRAHAM, S., REISH, D. et MITCHELL, R., 1982a. Lectins may mediate in the settlement and metamorphosis of *Janua brasiliensis* (Polychaeta : Spirorbidae). J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 3 : 131-142.

KIRCHMAN, D., GRAHAM, S., REISH, D. et MITCHELL, R., 1982b. Bacteria induce settlement and metamorphosis of *Janua (Dexiospira) brasiliensis* Grube (Polychaete : Spirorbidae). J. Exp. Mar. Biol. Ecol., 56 : 153-163.

KISELEVA, G.A., 1967. Settlement of *Polydora ciliata* (Johnston) larvae on different substrates. Akad. nauk. UKR. SSR, 85-90.

KITCHING, J.A., EBLING, F., GAMBLE, J., HOAVE, R., MC LEOD, A. et NORTON, T.A., 1976. The ecology of Lough Ine XIX. Seasonal changes in the western trough. J. Anim. Ecol., Vol. 45 : 731-758.

- KNEIB, R.T., 1985. Predation and disturbance by grass shrimp *Palaemonetes pugio* Holthuis, in soft-substratum benthic invertebrate assemblages. J. Exp. Mar. Biol. Vol., 93 : 91-102.
- KNEIB, R.T. et STIVEN, A.E., 1982. Benthic invertebrate responses to size and density manipulations of the common mummichog, *Fundulus heteroclitus*, in an intertidal salt marsh. Ecology, Vol. 63 : 1518-1532.
- KNIGHT-JONES, E.W. et MORGAN, E., 1966. Responses of marine animals to changes in hydrostatic pressure. Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev., 4 : 267-299.
- KOCH, P., 1960. Proc. 1st. Inter. Conf. on Waste Disposal in the Marine Environment, Berkley, July 22-25, 1959 : 122-163.
- LACAZE, J.C., 1976. Expériences de pollution en écosystèmes marins contrôlés. Applications aux produits pétroliers. Océanis, 2 : 1-115.
- LACAZE, J.C., 1978. Etude expérimentale de l'influence des produits pétroliers sur la production primaire de l'environnement marin. Thèse Doct. Etat, Paris.
- LACAZE, J.C., 1980. La pollution pétrolière en milieu marin. Masson, Paris, 118 p.
- LADJAL, A., 1977. Contribution à l'étude de l'influence de la salinité sur la toxicité de quelques détergents vis-à-vis des deux Polychètes marins, indicatrices de pollution. Thèse Doct. Univ. d'Aix-Marseille II, 741 p.
- LAGARDE, J., 1983. Initiation à l'analyse des données. Bordas, Paris, 157 p.
- LANCE, G. et WILLIAMS, W.T., 1967. A general theory of classificatory sorting strategies. J. Hierarchical systems. Computer J., 9 : 373-380.
- LASSERRE, P., 1976. Metabolic activities of benthic microfauna and meiofauna in : The benthic boundary layer, ed. Mc Cave. Plenum Press. New York. 95-142.
- LEBART, L., MORINEAU, A. et FENELON, J.P., 1982. Traitement des données statistiques. Méthodes et programmes. Dunod. Ed. Bordas. Paris, 510 p.
- LE MAO, P., 1986. Feeding relationships between the benthic infauna and the dominant benthic fish of the Rance Estuary (France). J. Mar. Biol. Ass. U.K., Vol. 66 (2) : 391-402.
- LEDOYER, M., 1962. Etude de la faune vagile des herbiers superficiels et de quelques biotopes d'algues littorales. Rec. Trav. St. mar. Endoume, 39 (25) : 117-235.
- LEDOYER, M., 1966. Ecologie de la faune vagile des biotopes méditerranéens accessibles en scaphandre autonome. 3. Données analytiques sur les biotopes de substrat meuble. Rec. Trav. St. mar. endoume, 41 (57) : 165-186.

LEDOYER, M., 1968. Ecologie de la faune vagile des biotopes méditerranéens. 4. Synthèse de l'étude écologique. Rec. Trav. St. mar. Endoume, 44 (60) : 126-295.

LEPPAKOSKI, E., 1969. Transitory return of the benthic fauna of the Bornholm basin, after extermination by oxygen insufficiency. Cah. Biol. mar. 10 : 163-172.

LEPPAKOSKI, E., 1975. Macrofauna fauna as indicator of oceanization in the Southern Baltic. Merentutkimuslait. Julk. Havsforskningsinst. Skr. 239 : 280-288.

LEPPAKOSKI, E., et LINDSTROM, L., 1978. Recovery of benthic macrofauna from chronic pollution in the sea area of a refinery plant, south west Finland. Proceed. Symp. on Recovery Potential of oiled marine environments, Halifax, Oct. 1977.

LEPRETRE, A. et LEPRETRE, C., 1984. ECONUM. Ensemble de programmes interactifs d'analyse multidimensionnelle, U.S.T. Lille-Flandres-Artois, 83 p.

LEVIN, L.A., 1984. Life history and dispersal patterns in a dense infaunal polychaete assemblage : community structure and response to disturbance. Ecology, 65 : 1185-1200.

LEVIN, L.A. ET SMITH, C.R., 1984. Response of background fauna to disturbance and enrichment in the deep sea : a sediment tray experiment. Deep-sea Res., Vol. 31 : 1277-1285.

LIE, U. et EVANS, R.A., 1973. Long-term variability in the structure of subtidal benthic communities in Puget Sound, Washington, USA. Mar. Biol. 21 : 122-126.

LINCOLN, R.J., 1979. British Marine Amphipoda : Gammaridea. British Museum (Natural History). London, 657 p.

LOPEZ-JAMAR, E. et MEJUTO, J., 1988. Infaunal benthic recolonization after dredging operations in La Coruna Bay, NW Spain. Cah. Biol. Mar. 29 : 37-49.

LUCKENBACK, M.W., 1986. Sediment stability around animal tubes : the roles of hydrodynamic processes and biotic activity. Limnol. Oceanogr., 31 (4) : 779-787.

L'HOPITAULT, J.C., 1980. Hydrobios I : Microbiologie des eaux, micropolluants des sédiments. Cartes et commentaires. Institut Pasteur de Lille, Monographie, 70 p.

L'HOPITAULT, J.C. 1982. Mollusques 82. Pollution chimique des moules et des coques du littoral nord de la France. Institut Pasteur de Lille, Monographie. 93 p.

L'HOPITAULT, J.C. et DELATTRE, J.M., 1983. Hydrobios II : Pollution des sédiments du littoral nord de la France. Institut Pasteur de Lille, Monographie, 85 p.

LEGENDRE, L. et LEGENDRE, P., 1979. Ecologie numérique. Tome I. Le traitement multiple des données écologiques. Tome II. La structure des données écologiques. Masson, Paris, 197 p. et 254 p.

LEGENDRE, L. et LEGENDRE, P., 1984. Ecologie numérique. 1. Le traitement multiple des données écologiques. 2. La structure des données écologiques. Masson, Paris et Presses de l'Université de Laval, 260 p. et 335 p.

MANUEL, R.L., 1981. British Anthozoa. Linnean Soc. of London. Academic Press. 241 p.

Mac ARTHUR, R., 1955. Fluctuations of animal populations, and a measure of stability. *Ecol.*, 36 : 533-536.

Mac ARTHUR, R. et WILSON, E., 1967. The theory of island biogeography. Princeton University Press, Princeton N.J.

Mac CALL, P., 1975. Community patterns and adaptative stratégies of the infaunal benthos of Long Island Sound. *J. Mar. Res.* 35 : 221-266.

Mac CALL, P., 1977. Community patterns and adaptative stratégies of the infaunal benthos of Long Island Sound. *J. mar. Res.*, 35 : 221-266.

Mac CALL, P., 1978. Spatial-temporal distributions of Long Island Sound infauna : the role of bottom disturbance in a nearshore habitat. *In* : Wiley, M. (ed.). Estuarine interactions. Academic Press. New York, p. 191-219.

Mac LEESE, D.W., 1974. Toxicity cooper at two temperature and three salinities to the american lobster (*Homarus americanus*). *J. Fish. Res. Bd. Can.*, 31 : 1949-1952.

Mac NULTY, J.K., 1970. Effects of abatement of domestic sewage pollution on the benthos of Byscaine bay, Florida. *Stud. trop. Oceanogr. Miami*, Vvol. 9 : 1-107.

MAGGI, P., 1967. Contribution à l'étude des peuplements des horizons superficiels de l'étage infralittoral du Port de St-Mandrier (Var). *DES.SN. Marseille*, 59 p.

MAGGI, P., 1973. Le problème de la disparition des herbiers à Posidonies dans le golfe de Giens (Var). *Sc. Pêches, Bull. Inst. Pêches mari.*, 221 : 7.

MAILLARD-QUISTHOUDT, C., 1988. Environnement physique et chimique, productivité primaire phytoplanctonique et bactérienne dans le Détroit du Pas-de-Calais. Thèse Doctorat Université de Lille, 207 p.

MAIR, J., MATHESON, I. et APPELBEE, J.F., 1987. Offshore macrobenthic recovery in the Murchison Field following the termination of drill-cuttings discharges. *Mar. Bull.*, Vol. 18 (12) : 628-634. Mc Nulty, 1970.

MAKI, J.S. et MITCHELL, R., 1985. Involment of lectins in the settlement and metamorphosis of marine invertebrate larvae. Bull. Mar. Sci., Vol. 37 (2) : 675-683.

MAKI, J.S., RITTSCHOF, D., COSTLOW, J. et MITCHELL, R., 1988. Inhibition of attachment of larval barnacles, *Balanus amphritite*, by bacterial surface films. Mar. Biol. 97 : 199-206.

MARCUS, N.H., 1984. Recruitment fo copepod nauplii into the plankton : Importance of diapause eggs and benthic processes. Mar. Ecol. Prog. Ser., 15 : 47-54.

MARCUS, N.H. et SMITH-GENGENBACH, J., 1986. Recruitment of individuals into the plankton : the importance of bioturbation. Limnol. Oceanogr., 31 (1) : 206-210.

MARGALEF, R., 1967. Some concepts relative to the organization of plankton. Oceanogr. Mar. Biol., 5 : 257-289.

MARGALEF, R., 1982. Ecologia. Ed. Omega. S.A. Barcelona, Espana, 951 p.

MARGALEF, R., 1983. Limnologia. Ed. Omega S.A., Barcelona, Espana, 1010 p.

MATHESSON, I., KINGSTON, P. et GIBSON, M., 1986. Statfjord field environmental study. In : Proc. Conf. Oil-based drilling fluids. Cleaning and Environmental effects of oil. Statfjord Unit., Trondheim, Norway, p. 3-16.

MASSE, H., 1971. Etude quantitative de la macrofaune de peuplements des sables fins infralittoraux de l'étang de Berre. Vie et Milieu, 22 : 329-346.

MATTSON, J. et NOTINI, M., 1985. Experimental recolonization by macrozoobenthos in a bay polluted by municipal sewage, oil and heavy metals compared to an unpolluted baltic bay. Ophelia, 24 (2) : 111-124.

MAURER, D., WATLING, L., LEATHEM, W. et KINNER, P., 1979. Seasonal changes in feeding types of estuaries benthic invertebrates from Delaware Bay. J. Exp. Mar. Bbiol. Ecol., 36 : 125-155.

MAUVIEL, A. et SIBUET, M., 1985. Répartition des traces animales et importance de la bioturbation. In : Peuplement profond du Golfe de Gascogne. IFREMER. L. Laubier et C. Monniot eds. chapitre B.

MAYR, E., 1963. Animal species and evolution. Harward Univ. Press., Cambridge, Massachussetts.

MEADOWS, P.S., 1964a. Experiments on substrate selection by *Corophium volutator* (Pallas) : depth selection and population density, J. Exp. Biol., 41 : 677-687.

MEADOWS, P.S., 1964b. Substrate selection by *Corophium* species : the particle size of substrate. J. Anim. Ecol., 33 : 387-394.

MEADOWS, P.S. et WILLIAMS, G., 1963. Settlement of *Spirorbis borealis* larvae on surfaces bearing microorganisms. *Nature*, Lond. 198 : 610-611.

MEADOWS, P.S. et CAMPBELL, J., 1972. Habitat selection by aquatic invertebrates; *Adv. Mar. Biol.* 10 : 271-282.

MEADOWS, P.S. et TUFALL, A., 1986. Bioturbation, microbial activity and sediment properties in an estuarine ecosystem. *Proc. R. Soc. Edinb.* 90B : 129-142.

MARTENS, S.J. et PRUDHON, F. 1976. Pollution du littoral Calais-Gravelines-Dunkerque. Estimation des apports telluriques au milieu marin. *Ircha-Secadu*, 51 p.

MICHEL, C.S. et ROBIN, Y., 1972. *C.r. Séanc. Soc. Biol.*, 166 : 853-857.

MILLAR, R.H., 1970. *British Ascidiens*. Linnean Soc. of London. Academic Press, 88 p.

MINAS, H.J., 1961. Etude comparée de quelques facteurs physico-chimiques des eaux portuaires et des eaux du golfe de Marseille. *Rec. Trav. St. mar. Endoume*, 34 : 5-58.

MINAS, M., 1964. Etude de la répartition de quelques facteurs géochimiques dans les sédiments de l'étang de Berre. *Rec. Trav. St. mar. Endoume*, 32 : 5-57.

MINAS, M., 1968. Quelques données hydrobiologiques sur l'étang de Berre. durant la période post-estivale. *Rec. Trav. St. mar. Endoume*, 60 (44) : 5-12.

MINAS, M., 1970. Résultats d'observations hydrologiques sur l'étang de Berre. Modification du régime hydrologique par suite du déversement des eaux de la Durance. *Cah. Océogr.*, 22 (1) : 73-88.

MINAS, M., 1973. Sur la synthèse et la dégradation de la matière organique dans l'écosystème de l'étang de Berre. *Dynamique et bilans*. Thèse Doct. Etat, Univ. Aix-Marseille II. 340 p.

MINAS, M., 1974. Distribution circulation et évolution des éléments nutritifs en particulier du phosphore minéral dans l'étang de Berre. *Inst. Rev. ges. Hydrobiol.*, 59 (4) : 509-542.

MINAS, M., 1975. Evolution saisonnière de plusieurs paramètres indicateurs de la biomasse dans les eaux de l'étang de Berre et leurs relations. *Tethys*, 7 (2) : 115-129.

MINAS, M., 1976. Relations entre la production photosynthétique et la pénétration de la lumière dans les eaux de l'étang de Berre. *Tethys*, 7 (2-3) : 131-136.

MILEIKOVSKY, S.A., 1971. Types of larval development in marine bottom invertebrates, their distribution and ecological significance. *Mar. Biol.* 10 : 193-213.

MILEIKOVSKY, S.A., 1973. Speed of active movement of pelagic larvae of marine bottom invertebrates and their ability to regulate their vertical position. *Mar.; Biol.* 23 : 11-17.

MILLS, E., 1967. The biology of an ampeliscid crustacean sibling species pair. *J. Fish. Res. Bd. Can.* 24 : 305-355.

MITCHELL, R., 1978. Mechanisms of biofilm formation in seawater. *In* : R.H. Gray (ed.) p. 45-50. *Proc. Ocean Thermal Energy Conversion (OTEC). Biofouling and Corrosion Symp.* Oct. 1977. Seattle, Washington.

MICHAEL, E. et KIEL, B., 1975. *Comp. Biochem. Physiol.*, 50B : 29-33.

MOLINIER, R. et PICARD, J., 1953. Recherches analytiques sur les peuplements littoraux Méditerranéens se développant sur substrat solide. *Recueil des Travaux de la Station Marine d'Endoume*, 9 (4) : 1-18.

MORSE, N.C. et MORSE, D.E., 1984. Recruitment and metamorphosis of *Haliotis* larvae induced by molecules uniquely available at the surface of the crustocean red algae. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 75 : 191-215.

MORTENSEN, T., 1921. Studies of the development and larval forms of Echinoderms, København. 266 p.

MORTON, J.W., 1977. Ecological effects of dredging and dredge spoil disposal : a literature review. *Tech. Pap. U.S. Fish Wildl. Serv.* 94 : 1-33.

MOVERLEY, J.H., SAENGER, P. et CURTIS, M., 1986. Patterns of polychaete recolonization in Queensland subtropical estuaries following severe flooding. *Hydrobiologia*, 134 : 227-235.

MULLER, Y., 1983. Etude des peuplements benthiques de l'Avant-port ouest de Dunkerque. *Univ. des Sci. et Tech. de Lille. D.E.A.*, 81 p.

MICHEL, C., 1966. Mâchoires et glandes annexes de *Glycera convoluta*. Keferstein, Annélide Polychète Glyceridae. *Cah. Biol. Mar.*, 7 (4) : 367-373.

NAYLOR, E., 1965a. Biological effects of a heated effluent in docks at Swansea. *Proc. zool. Soc. Lond.* 144 : 253-268.

NAYLOR, E., 1965b. Effects of heated effluents upon marine and estuarine organisms. *Adv. mar. Biol.* 3 : 63-104.

NAYLOR, E., 1972. *British marine Isopods*. Linnean Soc. of London. Academic Press. 86 p.

NELSON, T.C., 1924. *Biol. Bull. mar. biol. lab., Woods Hole*, 46 : 143-151.

NELSON, W.G., 1979. Observations on the settlement patterns of *Janua (Dexiospira) brasiliensis (Polychaeta : Serpulidae)*. *Estuaries*, 2 : 213-217.

NELSON, W.G., 1981. Experimental studies of decapod and fish predation on sea grass macrobenthos. *Mar. Biol. Prog. Ser.*, Vol. 5 : 141-149.

NELSON, D.A., CALABRESE, A. et MAC INNES, J.R., 1977. Mercury stress on juvenile bay scallops *Argopecten irradians* under various salinity-temperatures regimes. *Mar. Biol.*, 43 : 293-297.

NERINI, M.K., et OLIVIER, J.S., 1983. Gray whales and the structure of the Bering Sea benthos. *Oecologia*, Vol. 59 : 224-225.

NODOT, C., ASTIER, J.M. TAILLEZ, P. et TINE, J., 1978. Etude d'impact des aménagements littoraux du Mourillon sur l'herbier de *Posidonia oceanica* de la rade des Vignettes (Var). *Ann. Soc. Sci. nat. Archéol. Toulon*, 30 : 118-133.

NOEL, L.F., BOGUSZ, J.C., BARA, J.C., LAURENT, M., LAVARDE, R., STOCKMAN, G. et MATHIAN, R., 1980. La pollution industrielle dans le bassin Nord Artois Picardie. *Cah. Techniques n° 1 - Agence de l'Eau Artois Picardie*.

NOTT, P.L., 1980. Reproduction in *Abra alba* (Wood) and *Abra tenuis* (Montagu) (Tellinacea ; Scrobiculariidae). *J. Mar. Biol. Ass. U.K.*, 60 : 465-479.

NYHOLM, K.G., 1950. Contribution to the life history of the Ampharetid, *Melinna cristata*. *Zool. Bidr. Upps.* 29 : 79-91.

OBREBKI, S., 1979. Larval colonizing strategies in marine benthic invertebrates. *Mar. Ecol.; Prog. Ser.* 1 (4) : p. 293-300.

OCHIAI, A., 1957. Zoogeographical studies on the soleoid fishes found in Japan and its neighbouring regions. *Bull. Jap. Soc. scient. Fish.*, 22 : 526-530.

O'CONNOR, B., 1972. The benthic macrofauna of Moriches bay, New York. *Biol. Bull. mar. biol. lab. Woods Hole* 142 : 84-103.

ODUM, E.P., 1969. The strategy of ecosystem development. *Science*, 164 : 262-270.

ODUM, H.T., 1970. An emerging view of the ecological system at El Verds. *In* : H.T. Odum and R. Pigeon (eds), *A tropical rains forest*. p. 191-218.

OFFICIER, C., SMAYDA, T. et MANN, R., 1982. Benthic filter feeding : a natural eutrophication control. *Mar Ecol. Prog. Ser.* Vol. 9 : 203-210.

OLIVER, J.S., 1979. Processes affecting the organization of soft-bottom communities in Monterey bay, California and Mc Murdo Sound, Antarctica. Ph. D. Thesis Univ. of California, San Diego, 300 p.

OLIVER, J.S., OAKDEN, J. et SLATTERY, P.N., 1982. Phoxocephalid amphipod crustaceans as predators on larvae and juveniles in marine soft-bottom communities. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* Vol. 7 : 179-184.

OLIVER, J.S., SLATTERY, P., SILBERSTEIN M., et O'CONNOR, E., 1984. Gray whale feeding on dense ampeliscid amphipod communities in British Columbia. *Can. J. Zool.*, Vol. 62 : 41-49.

OLIVER, J.S. et SLATTERY, P., 1985. Destruction and opportunity on the sea floor : effects of gray whole feeding. *Ecology*, 66 : 1965-1975.

OLIVE, P., 1984. Environmental control of reproduction in Polychaeta. *Fortschritte der Zoologie*, Band 29. Gustav Fischer Verlag, p. 17-38.

OSMAN, R.W., 1977. The establishment and development of a marine epifaunal community. *Ecol. Monogr.*, 47 : 37-63.

OLSON, J.S., 1958. Rates of succession and soil changes on southern Lake Michigan sand dunes. *Bot. Gaz.* 119 : 125-170.

PAINE, R.T., 1966. Food web complexity and species diversity. *Am. Nat.*, Vol. 100 : 65-75.

PAINE, R.T., 1974. Intertidal community structure. *Oecologia*. 15 : 93-120.

PAINE, R.T., 1980. Food webs : linkage, interaction strength and community infrastructure. *J. of Animal Ecology*, 49 : 667-685.

PAINE, R.T. et LEVIN, S., 1981. Intertidal landscapes : disturbance and the dynamics of pattern. *Ecol. Monogr.* 51 : 145-178.

PANNELL, J.P., JOHNSON, A. et RAYMONT, J., 1962. *Proc. Instn. civ. Engrs*, 23 : 35-62.

PAPADAKIS, J.S., 1976. Benthic colonization processes, a review and a proposed new model. *Am. Soc. of Limnol. and Ocean. Special Ssymposia*, Vol. 2 : 377-382.

PARSON, P.A., 1983. *The evolutionary biology of colonizing species*. Cambridge University Press. 262 p.

PAWLIK, J.R., 1986. Chemical induction of larval settlement and metamorphosis in the reef-building tube worm *Phragmatopoma californica* (Polychaeta : Sabellariidae). *Mar. Biol.*, Vol. 91 : 59-68.

PEARSON, T.H., 1971. Studies on the ecology of the macrobenthic fauna of lochs Linnhe and Eil Scotland. II. Analysis of the macrobenthic fauna by comparison of feeding groups. *Vie et Milieu*, suppl. 22 : 53-91.

PEARSON, T.H., 1975. The benthic ecology of Loch Linnhe and Eil, a sea-loch system on the west coast of Scotland. IV Changes in the benthic fauna attributable to organic enrichment. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 20 : 1-41.

PEARSON, T. H. et ROSENBERG, R., 1978. Macrobenthic succession in relation to organic enrichment and pollution of the marine environment. *Oceanogr. mar. Biol. Ann. Rev.* 16 : 229-311.

PEARSON, T.H. et STANLEY, S.O., 1979. Comparative measurement of the Redox potential of Marine sediments as a rapid means of assessing the effect of organic pollution. *Mar. Biol.* 53 : p. 371-379.

PEARSON, T.H., GRAY, J.S. et JOHANNESSEN, P.J., 1983. Objective selection of species indicative of pollution-induced change in benthic communities. 2. Data Analyses. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* Vvol. 12 : p. 237-255.

PECKARSKY, B.L., 1986. Colonization of natural substrates by stream benthos. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, Vol. 43 (3) : 700-709.

PERES, J.M., 1967a. The mediterranean benthos. *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.*, 5 : 499-533.

PERES, J.M., 1967b. Les biocénoses benthiques dans le système phytal. *Rec. Trav. St. mar. Endoume*, 42 (58) : 3-113.

PERES, J.M., 1971. Océanographie biologique et biologie marine. J. La vie benthique. P.U.F., Paris. 540 p.

PERES, J.M., 1980. Etude intégrée de l'impact des effluents urbains sur les écosystèmes côtiers marins. Rapport Ministère de l'Environnement. 216 p.

PERES, J.M. et PICARD, J., 1964. Nouveau Manuel de Bionomie de la Mer Méditerranée. Extrait du Recueil des Travaux de la Station Marine d'Endoume. Bulletin n° 31, fasc. n° 47, 137 p.

PERES, J.M. et BELLAN, G., 1972. Aperçu de l'influence des pollutions sur les peuplements benthiques. *Mar. Poll. Sea life, Fish. News, (Books) Ltd* : 375-386.

PERES, J.M., LABORDE, P., ROMANO, J.C. et SOUZA-LIMA, Y., 1986. Eau rouge à *Noctiluca* sur la côte de Provence. *Ann. Ins. Oceano.*, Vol. 62 (1), 85-116.

PENTELOW, F.T., 1961. *J. Inst. publ. heth. Engs.*, 60, 232 (Water Poll. Abs., 1962, 35 : 1005).

PETERSEN, J., 1913. Valuation of the sea. II. The animal communities of the sea-bottom and their importance for marine zoogeography. *Rep. danish biol.*, 21 : 1-110.

PETERSEN, J., 1915. On the animal communities of the sea bottom in the Skagerrak the Christiania Fjord and the Danish waters. *Rep. Dan. Stn.*, 23 : 3-28.

PETERSEN, J., 1918. The sea bottom and its production of fish food. A survey in connection with valuation of the Danish waters from 1883 to 1917. *Rep. Dan. biol. stn.*, 25 : 1-82.

PETERSEN, G.H., 1977. The density, biomass and origin of the bivalves of the central North Sea. *Meddr. Danm. Fish-og Havunders.* 7 : 221-273.

PETERSON, G.H., 1979. Predation compétitive exclusion and diversity in the soft-sediment communities of estuaries and lagoons. *In* : Ecological processes in coastal marine systems. ed. by Livingston, R., Plenum Press, New York, p. 233-264.

PETERSEN, C.H., 1980. Approaches to the study of competition in benthic communities in soft sediments. *In* : Kennedy, (ed.). Estuarine perspectives. Academic Press, New York, p. 291-301.

PHELPS, H.L. et al., 1985. Factors affecting trace metal accumulation by estuarine oysters *Crassostrea virginica*. Mar. Ecol. Prog. Ser., 22 : 187-188.

PICARD, J., 1965. Recherches qualitatives sur les biocénoses marines de substrats meubles dragables de la région marseillaise. Rec. Trav. St. mar. Endoume, 52 (36) : 160 p.

PICARD, J., 1976. Accélération récente de l'extension, au niveau des fonds marins et du benthos, de la zone d'épandage du collecteur de Marseille-Cortiou. III. J. Etud. Poll. CIESM. split. p. 199-205.

PICARD, J., 1979. Impacts sur le benthos marin de quelques grands types de nuisances liées à l'évolution des complexes urbains et industriels de la Provence occidentale. Océanis 4 (3) : 214-251.

PIELOU, E., 1966. The measurement of diversity in different types of biological collections. J. theoret. Biol., 13 : 131-144.

PIMM, S.L., 1982. Food Webs. Population and community biology. M. Usher et M. Rosenzweig eds. Chapman and Hall. New York, 219 p.

PINTA, M. et GHIDALIA, W., 1978. Fixation des métaux lourds Fer, Zinc, Cuivre, Plomb par certaines protéines seriques des animaux marins. *In* : Les Journées du Comité Scientifique Paris. Février 1978. Contamination des Chaînes Biologiques. Collection Recherche Environnement. N° 14, p. 245-251.

PLANTE, R., 1979. Traitement des données fournies par l'échantillonnage du macrobenthos des substrats meubles. Rapp. Comm. int. Mer. Médit. 25/26, 4 : 253-261.

PLATT, H.M. et WARWICK, R., 1983. Free-living marine Nematodes. Linnean Soc. of London. Cambridge University Press, 307 p.

PLEIJEL, F., 1983. On feeding of *Pholoë minuta* (Fabricius, 1780). Polychaeta : Sigalonidae. Sarsia, 68 : 21-23.

POINER, I. et KENNEDY, R., 1984. Complex patterns of change in the macrobenthos of a large sandbank following dredging. I. Community analysis. Mar. Biol., 78 : 335-352.

POLIKARPOV, G. et IVANOV, G., 1962. The harmful effect of ^{90}Sr - ^{90}Y in the early development of the red mullet, the green wrasse, the horse mackerel and the anchovy. Dokl. Akad. Nauk. SSSR, 144 (1) : 219-222.

PRATT, S.D. et O'CONNOR, T., 1973. Burial of dredge spoil in Long Island Sound Marine Science Exp. Station, Graduate School of Oceanography. Univ. Rhode Island. 37 p.

PRYGIEL, J., 1983. Benthos de la Bassure de Baas : étude comparative de la communauté à *Ophelia borealis*. D.E.A. U.S.T.Lille, 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 de 3ème Cycle. Université de Lille, 128 p.

PRYGIEL, J., DAVOULT, D., DEWARUMEZ, J.M., GLACON, R. et RICHARD, A., 1988. Description et richesse des peuplements benthiques de la partie française de la Mer du Nord. C.R. Acad. Sci. Paris, T. 306, série III : 5-10.

RAINBOW, P.S., 1985. Accumulation of Zn, Cu and Cd by crabs and barnacles. Estuar. coast. Shelf Sci., 21 : 669-686.

RASMUSSEN, E., 1973. Systematics and ecology of the Isefjord marine fauna. *Ophelia*, Vol. 11 : 1-495.

REICHARDT, W., 1988. Impact of bioturbation by *Arenicola marina* on microbiological parameters in intertidal sediments. Mar. Ecol. Prog. Ser., Vol., 44 : 149-158.

REIDENAUER, J.A. et THIESLE, D., 1981. Response of a soft-bottom harpacticoid community to stingray (*Dasyatis sabina*) disturbance. Mar. Biol., 65 : 261-267.

REISE, K., 1978. Experiments on epibenthic predation in the Wadden Sea. Helgol. Wiss. Meeresunters., Vol. 32 : 453-465.

REISE, K., 1979. Moderate predation on meiofauna by the macrobenthos of the Wadden Sea. Helgoländer. Wiss. Meeresunters., 32 : 453-465.

REISE, K., 1985. Tidal flat ecology Springer-Verlag, Heidelberg, 191 p.

REISH, D.J., 1959. A discussion of the importance of the screen size in washing quantitative marine bottom samples. Ecology, 40 (2) : 307-309.

REISH, D.J., 1970. The effects of varying concentrations of nutrients, chlorinity and dissolved oxygen on polychaetus annelids. Water Res., 4 : 721-735.

REISH, D.J., 1971. Seasonal settlement of polychaetous annelids on test panels in Los Angeles Long Beach Harbors 1950-51. J. Fish Res. Bd. Canada, 28 : 1459-1467.

REISH, D.J., 1973. The use of benthic animals in monitoring the marine environment. J. Environ. Planning and Poll. Control. 1 (3) : 32-38.

REISH, D.J., 1986a. Effects on saltwater organisms. Journal WPCF, Vol. 58 (6) : 671-684.

REISH, D.J., 1986b. Benthic invertebrates as indicators of marine pollution : 35 years of study. IEEE Conf. Proceedings. Sept. 23-25, Washington : 885-888.

REISH, D.J. et BARNARD, J., 1960. Field toxicity tests in marine waters utilizing the polychaetous annelid *Capitella capitata* (Fabricius). Pacific Nat., 1 (21) : 1-8.

REISH, D.J., PILTZ, F. et MARTIN, J.M., 1974. Induction of abnormal polychaete larvae by heavy metals. Mar. Poll. Bull., Vol. 5 (8) : 125-126.

REISH, D.J. et CARR, R.S., 1978. The effect of heavy metals on the survival, reproduction, development and life cycles for two species of polychaetous annelids. Mar. Pollut. Bull. 9 : 24-27.

REISH, D., OSHIDA, S., MEARNES, A. et GINN, T., 1987. Fate and effects of pollutants. Effects on saltwater organisms. Journal WPCF, Vol. 59 (6) : 572-586.

RENZONI, A., BACCI, E. et FALCIA, L., 1973. Mercury concentration in the water, sediments and fauna of an area of the Tyrrhenian Coast. Rev. Intern. Oceanogr. Med., 31-32 : 17-45.

RETIERE, C., 1975. Distribution des peuplements benthiques des fonds meubles du golfe normano-breton. C.R. hebd. Seances Acad. Sci., 280, D, 6, 697-700.

REYS, J.P., 1976. Les peuplements benthiques (zoobenthos) de la région de Marseille (France) : aspects méthodologiques de la délimitation des peuplements par les méthodes mathématiques. Mar. Biol., 13 : 123-134.

RHOADS, D.C., 1963. Rates of sediment reworking by *Yoldia limatula* in Buzzards Bay, Massachusetts and Long Island Sound. Journal of sedimentary Petrology 33 : 723-727.

RHOADS, D.C., 1974. Organisms-sediment relations on the muddy seafloor. Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev., 12 : 263-300.

RHOADS, D.C., et YOUNG, D.K., 1970. The influence of colonizing, benthos on physical properties and chemical diagenesis of the estuarine sea floor. p. 113-138. In : B.C. Coull ed. Ecology of Marine Benthos. University of South Carolina Press, Columbia, U.S.A.

RHOADS, D.C., ALLER, R. et GOLDHABER, M., 1977. The influence of colonizing benthos on physical properties and chemical diagenesis of the estuarine sea floor, p. 113-138. In : B.C. Coull. ed. Ecology of Marine Benthos. University of South Carolina Press., Columbia, USA.

RHOADS, D.C., Mc CALL P. et YINGST, J.L., 1978. Disturbance and production on the estuarine sea floor. American scientist, 66 : 577-586.

RHOADS, D.C., et BOYER, L., 1982. The effects of marine benthos on physical properties of sediments : a successional perspective. *In* Animal - Sediment Relations (ed. P. Mc Call et M.J. Tevesz), p. 3-52. Plenum Press, New York.

RICE, A.L., 1964. Observations on the effects of changes of hydrostatic pressure on the behaviour of some marine animals. *J. Mar. Biol. Ass., U.K.*, Vol. 44 : 163-175.

RICE, L.D., BIANCHI, T. et ROPER, E., 1986. Experimental studies of sediment reworking and growth of *Scoloplos spp.* (Orbiniidae : Polychaeta). *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, Vol. 30 : 9-19.

RICHTER, W. et SARNTHEIN, M., 1977. Molluscan colonization of different sediments on submerged platforms in the Western Baltic Sea. *In* : Biology of benthic organisms. B.F. Keegan, P.O. Ceidigh and B. Boaden eds. Pergamon Press : 531-539.

RICHARD, A., SOUPLET, A., DEWARUMEZ, J.M. et VANDORPE, B., 1978. Le littoral de la Mer du Nord : les problèmes d'environnement liés à l'industrialisation et aux aménagements portuaires. *CNRS, Villes et Ports*, 587 : 489-499.

RIOUALL, R., 1972. Contribution à l'étude de la flore de l'Etang de Berre et de Vaine (Bouches du Rhône). Thèse 3ème Cycle, Univ. d'Aix-Marseille II. 528 p.

RIVAIN, V., 1983. Contribution à l'étude dynamique et fonctionnelle des peuplements de sables fins du Golfe normano-breton. Thèse 3ème Cycle. Univ. de Paris 6, 150 p.

ROMANO, J.C., 1973. Etude cyclique des peuplements marins de substrats meubles situés au débouché en mer du grand collecteur de Cortiou (Marseille). Thèse Doct. Océanogr., Univ. Aix-Marseille II, 94 p.

ROMANO, J.C., 1979. Etude des peuplements benthiques de substrats meubles au large du débouché en mer du grand collecteur de Marseille. 1. Données générales sur le milieu et les peuplements. *Tethys* 9 (2) : 113-121.

ROUX, R.M., 1964. Les sédiments de l'étang de Berre. *Rec. Trav. St. mar. Endoume*, 35 (51) : 275-285.

ROUX, R.M., 1976. Etude sédimentologique de l'étang de Berre, état 1976. Rapport S.P.P.P.I. Marseille : 40 p.

ROSENBERG, R., 1972. Benthic faunal recovery in a Swedish fjord following the closure of a sulphite pulp mill. *Oikos*, 23 : 92-108.

ROSENBERG, R., 1973. Succession in benthic macrofauna in a Swedish fjord subsequent to the closure of a sulphite pulp mill. *Oikos*, 24 : 244-258.

ROSENBERG, R., 1975. Benthic faunal dynamics during succession following pollution abatement in a Swedish estuary. *Oikos*, Vol. 27 : 414-427.

ROSENBERG, R., 1976. Benthic faunal dynamics, production and dispersion in an oxygen deficient estuary of West Sweden.

RUMOHR, H., 1980. Der "Benthosgarten" in der Kieler Bucht Experimente zur Bodentierökologie. Rep. Sonderforschungsbereich 95, Univ. Kiel, Vol. 55 : 1-179.

RYGG, B., 1985a. Effect of sediment cooper on benthic fauna. Mar. Ecol. Prog. Ser., 25 : 83-85.

RYGG, B., 1985b. Distribution of species along pollution-induced diversity gradients in benthic communities in Norwegian Fjords. Mar. Pollut. Bull, 16 : 469-472.

RYLAND, J.S. et HAYWARD, P., 1977. British Anascan Bryozoans. Linnean Soc of London. Academic Press, 188 p.

SALEN-PICARD, C., 1983. Schémas d'évolution d'une biocénose macrobenthique de substrat meuble. C.R. Acad. Sci., Paris (Sér. 3), 296 : 587-590.

SALIOT, A., 1980. Natural hydrocarbons in sea water and sediments. Elsevier ed. 205 p.

SANDERS, H.L., GRASSLE, J.F. et HAMPSON, G., 1972. The West Falmouth oil spill. Tech. Rep. Woods Hole oceanogr. Inst. 1-72-20 : 1-48.

SANDERS, H.L., GRASSLE, J.F., HAMPSON, G., MORSE, L., GARNER-PRICE, S. et JONES, C., 1980. Anatomy of an oil spill : long term effects from the grounding of the barge Florida off West Falmouth. J. Mar. Res., 38 : 265-380.

SANTOS, S. et SIMON, J., 1980a. Response of soft-bottom benthos to annual catastrophic disturbance in a South Florida estuary. Mar. Ecol. Prog. Ser. 3 : 347-355.

SANTOS, S. et SIMON, J., 1980b. Marine soft bottom community establishment following annual defaunation : larval or adult recruitment ? Mar. Ecol. Prog. Ser., Vol. 2 : 235-241.

SANTOS, S.L. et BLOOM, S., 1980. Stability in an annually defaunated estuarine soft bottom community. Oecologia, 46 : 290-294.

SANTOS, S.L. et BLOOM, S., 1981. Stability in annually defaunated estuarine soft-bottom community. Oecologia, 46 : 290-294.

SANTOS, S.L. et BLOOM, S., 1983. Evaluation of succession in an estuarine macrobenthic soft-bottom community near Tampa, Florida. Hydrobiologia, 68 : 617-632.

SARNTHEIN, M. et RICHTER, W., 1974. Submarine experiments on benthic colonization of sediments in the western Baltic Sea. I. Technical layout. Mar. Biol., Vol. 28 : 159-164.

SAVIDGE, W. et THAGON, G., 1988. Passive and active components of colonization following two types of disturbance on intertidal sandflat. *J. Exp. Mar. biol. Ecol.*, Vol. 115 : 137-155.

SCHEIDHAVER, J., AUSSET, R., PLANET, J. et COULON, R., 1974. Programme de surveillance de l'environnement marin du centre de la Hague. In : Population dose evaluation and standards for man and his environment, 20-24 May 1974, Vienna : 347-366.

SCHEIBEL, W., 1974. Submarine experiments on benthic colonization of sediments in the western Baltic sea. 2. Meiofauna. *Mar. Biol.* 28 : 165-168.

SCHELTEMA, R.S., 1971. The dispersal of the larvae of shoalwater benthic invertebrate species over long distances by ocean currents. *Proceedings 4th EMBS*. D.J. Crisp. ed. p. 7-28.

SCHELTEMA, R.S., 1974. Biological interactions determining larval settlement of marine invertebrates. *Thalassia jugosl.* 10 : 263-296.

SCHELTEMA, R.S., 1986. Long-distance dispersal by planktonic larvae of shoal-water benthic invertebrates among central Pacific islands. *Bull. Mar. Sci.*, 39 (2) : 241-256.

SCHOENER, A. et SCHOENER, T., 1981. The dynamics of the species-area relation in marine fouling systems. 1. Biological correlates of changes in the species area slope. *Am. Nat.*, 118 : 339-360.

SCHOTTLER, U. et GRIESHABER., M., 1988. Adaptation of the Polychaete worm *Scoloplos armiger* to hypoxic conditions. *Mar. Biol.* 99 : 215-222.

SCHUBERT, A. et REISE, K., 1986. Predatory effects of *Nephtys hombergii* on other polychaetes in tidal flat sediments. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, Vol. 34 : 117-124.

SEYMOUR, A.G., 1977. The benthic biology of the river liffery estuary. Ph. D. Thesis. University of Wales, Cardiff.

SHANNON, C.E. et WEAVER, W., 1963. The mathematical theory of communications. Urbana, Illinois, Univ. of Illinois Press, 117 p.

SHEADER, M., 1978. Distribution and biology of *Corophium insidiosum* (Amphipoda) on the north-east coast of England. *J. Mar. Biol. Ass., U.K.*, 58 : 585-596.

SHERMAN, K.M., REIDENAUER, J., THIESLE, D. et MEETER, D., 1983. Role of a natural disturbance in an assemblage of marine free-living nematodes. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, Vol. 11 : 23-30.

SHINN, R. 1974. The International Politics of Marine Pollution control. Frederik A., Praeger, Inc., New York.

SHURE, D.J., et RAGSDALE, H., 1977. Patterns of primary succession on granite outcrop surfaces. *Ecology*, 58 : 993-1006.

SIMKISS, K. et TAYLOR, M., 1981. Cellular mechanisms of metal ion detoxification and some new indices of pollution. *Aquatic Toxicology*, 1 : 279-290.

SIMON, J.L. et DAVER, D., 1977. Reestablishment of a benthic community following natural defaunation. *In* : Ecology of marine benthos, B.C. Coull ed. Univ. of South Carolina Press. Columbia, p. 139-154.

SKIKER, M., PUSKARIC, E., HOENING M., et WARTEL, M., 1988. Le manganèse dans l'eau de mer : dosage et étude de sa dispersion dans le détroit du Pas-de-Calais. *Oceanis*, Vol. 14 (4) : 453-460.

SMALDON, G., 1979. British coastal shrimps and prawns. Linnean Soc. of London. Academic Press, 126 p.

SMIGIELSKI, F., 1976. Etude des peuplements benthiques en relation avec les teneurs en métaux des sédiments au large de Calais. D.E.A. Université des Sciences et Techniques de Lille, 95 p.

SMITH, R.L., 1980. Ecology and Field biology. Harper and Row Publishers, New York. 835 p.

SMITH, C.R., 1984. Colonization studies in the deep sea : are results biased by experimental designs ? *Proceedings 19th EMBS*. Plymouth, U.K., p. 183-189.

SMITH, C.R. et HESSLER, R., 1987. Colonization and succession in deep-sea ecosystems. *TREE*, Vol. 2 (12) : 359-363.

SOKAL, R. et MICHENER, C., 1958. A statistical method for evaluating systematic relationships. *Univ. Kansas Sci. Bull.* 38 : 1409-1438.

SOUPLET, A., 1977. Le domaine benthique. *In* : Etude écologique du site de Gravelines. 2ème Cycle. Inst. Biol. Mar. Rreg. Wimereux, 86 p.

SOUPLET, A. et DEWARUMEZ, J.M., 1980. Les peuplements benthiques du littoral de la région de Dunkerque. *Cah. Biol. Mar.*, 21 : 23-39.

SOUTHWARD, A.J. ET SOUTHARD, E.C., 1972. Feeding in Polychaetes. *Sarsia*, 48 : 61-70.

STEPHENS, 1975. Dissolved organic matter as a potential source of nutrition for marine organisms. *Am. Zool.*, 8 : 95-106.

STORA, G., 1972. Contribution à l'étude de la notion de concentration létale limite moyenne (CL 50) appliquée à des invertébrés marins. 1. Etude méthodologique. *Tethys*, 4 (3) : 597-644.

STORA, G., 1976a. Evolution des peuplements benthiques d'un Etang marin soumis à un effluent d'eaux douces. *Bull. Ecol.*, 7 : 275-282.

STORA, G., 1976b. Etude des peuplements benthiques de substrats meubles de l'Etang de Berre. *Act. Ecol. Ir.*, 1 : 51-67.

STORA, G., 1982. Recherches de bionomie descriptive et expérimentale (*in vivo* et *in vitro*) dans quelques biotopes littoraux soumis à des variations naturelles ou artificielles des conditions du milieu (étang de Berre et golfe de Fos). Thèse Doct. Etat-Sc., Univ. Aix-Marseille II, 217 p.

STORA, G., 1983. Note préliminaire sur l'étude de la colonisation expérimentale d'un substrat dépeuplé par un peuplement lagunaire euryhaline et eurytherme. Rapp. Comm. int. Mer. Médit., Monaco, 28 (6) : 239-241.

STORA, G. et ROMANO, J.C., 1980. Influence de la construction et l'exploitation d'un complexe portuaire et industriel sur la distribution et l'évolution des peuplements benthiques littoraux d'un golfe méditerranéen (golfe de Fos). Prog. wat. Techn., 12 : 137.

STORA, G. et ARNOUX, A., 1983. Effects of large freshwater diversions on benthos of a Mediterranean lagoon. Estuaries, 6 (2) : 115-125.

STORBERG, E. et HELMINEN, O., 1978. Sand suction from bottom of the sea off Aland. Husö biol., Stat. Meddn. 20 : 55-71.

STRATHMANN, R., 1974. The spread of sibling larvae of sedentary marine invertebrates. American Naturalist 108 : 29-44.

STRIPP, R., 1969. Die Assoziationen des Benthos in der Helgoländer Bucht, Veröff Inst. Meeresforsch. Bremesh. 12 : 95-141.

SULLIVAN, J.K., 1977. Effects of salinity and temperature on the acute toxicity of cadmium to the estuarine crab *Paragrapsus gaimardii* (M. Edwards). Aust. J. mar. Freshwater Res., 28 : 739-743.

SUTHERLAND, J.P., 1978. Functional roles of *Schizoporella* and *Styela* in the fouling community at Beaufort, North Carolina. Ecology, 59 : 257-264.

TAMAKI, A., 1988. Effects of the bioturbating activity of *Callianassa japonica* Ortmann on migration of a mobile polychaete. J. exp. mar. Biol. Ecol., 120 : 81-95.

TAHVILDHARI-DAMOUI, S., 1977. Contribution à l'étude des effets de quelques détergents et métaux lourds sur la séquence du développement *in vitro* de *Paracentrotus lividus*. Thèse Spécial. Univ. Aix-Marseille II, 61 p.

TEEBLE, N. 1966. British Bivalve Sea shells. British Museum of Natural History. London, 212 p.

THAGON, G.L., SELF, R. et JUMARS, J., 1978. Predicting particle selection by deposit feeders : a model and its implications. Limnol. Oceanogr. 23 : 752-759.

THIESTLE, D., 1981. Natural physical disturbances and communities of marine soft-bottoms. Mar. Ecol. Prog. Ser., Vol. 6 : 223-228.

THOMPSON, T.E. et BROWN, G., 1976. British Opisthobranch Molluscs. Mollusca : Gastropoda. Linnean Soc. of London. Academic Press. 203 p.

THORSON, G., 1946. Reproductive and larval ecology of Danish marine bottom invertebrates. Medd. Komm. Danm. Fisk. Havunders (Ser. Plankton), 4 : 1-523.

THORSON, G., 1950. Reproductive and larval ecology of marine bottom invertebrates. Biol. Rev., 25 : 1-45.

THORSON, G., 1955. Modern aspects of marine level-bottom communities. J. Mar. Res., 14 : 387-397.

THORSON, G., 1957. Bottom communities (sublittoral or shallow shelf). In Treatise on Marine Ecology and Paleoecology. J. Hedgpeth Ed. Mem. Geol. Soc. Am., 67 : 461-534.

THORSON, G., 1958. Parallel level bottom communities, their animals. In : Perspectives in Marine Biology. Buzzati-Traverso ed. University of California Press, Berkley.

THORSON, G., 1964. Light as an ecological factor in the dispersal and settlement of larvae of marine bottom invertebrates. Ophelia, 1 : 167-208.

THORSON, G., 1966. Some factors influencing the recruitment and establishment of marine benthic communities. Neth. J. Sea Res., Vol. 3 : 267-293.

TINE, J., MILLOT, C., MARTENS, G., BROIYARD, R. et METAIS, O., 1981. Les phénomènes de seiche en Rade Abri de Toulon. Rapport de la Marine Nationale.

TRAPIDO-ROSENTHAL, H. et MORSE, D., 1986. Régulation of receptor-mediated settlement and metamorphosis in larvae of a gastropod mollusc (*Haliotis rufescens*). Bull. Mar. Sci., 39 (2) : 383-392.

TRAVERS, M., 1971. Diversité du microplancton du golfe de Marseille en 1964. Mar. Biol., 8 (4) : 308-343.

TRUSH, S.F. et D., ROPER, 1988. Merits of macrofaunal colonization of intertidal mudflats for pollution monitoring : preliminary study. J. Exp. Mar. Biol. Ecol., Vol. 116 : 219-233.

TUFAIL, A., 1987. Microbial communities colonising nutrient enriched marine sediment. Hydrobiologia, 148 : 245-255.

UNESCO, 1988. Reports in Marine Science. Vol. 49. Eutrophication in the Mediterranean Sea : receiving capacity and monitoring of long-term effects. 195 p.

VALIELA, I., 1984. Marine ecological processes. D.E. Reichle. Ed. Springer-Verlag, New York. 546 p.

VAN BLARICOM, G. R., 1982. Experimental analyses of regulation in a marine sand community exposed to oceanic swell. *Ecol. Monogr.*, Vol. 52 : 283-305.

VAN DOLAH, R., CALDER, D. et KNOTT, D., 1984. Effects of dredging and open-water disposal on benthic macroinvertebrates in a South Carolina Estuary. *Estuaries* 7 (1) : 28-37.

VERLAQUE, M. et TINE, J., 1979. Vegetation marine de Toulon (Var - France) : Grande Rade et Rade-Abri. Marine Nationale, B.E.A., Toulon : 1-83.

VERNBERG, W.B. et VERNBERG, J., 1972. The synergistic effects of temperature, salinity and mercury on survival and metabolism of the crab *Uca pugilator*. *Fish. Bull.*, U.S., 70 : 415-420.

VIRNSTEIN, R.W., 1977. The importance of predation by crabs and fishes on benthic infauna in Chesapeake Bay. *Ecology*, 58 : 1199-1217.

VITIELLO, P. et DINET, A., 1979. Définition et échantillonnage du meiobenthos. *Rapp. Comm. int. Mer Méditerranée*, 25/26, 4 : 279-283.

VITOUSEK, P.M., GOSZ, J., GRIER, C., MELILLO, J. et REINERS, W., 1982. A comparative analysis of potential nitrification and nitrate mobility in forest ecosystems. *Ecol. Monogr.* 52 : 155-177.

VOLLE, M., 1985. Analyse des données. Ed. Economica. Paris, 317 p.

WALDICKUK, M., 1985. Biological availability of metals to marine organisms. *Mar. Poll. Bull.*, 16 (1) : 7-11.

WALSH, A., 1955. Flame Atomic Absorption Spectrometry. *Spectrochim. Acta* 7 : 108.

WARREN, L.J., 1981. Contamination of sediments by lead zinc and cadmium : a review. *Environmental Poll. (Ser. B)* : 401-436.

WARWICK, R.M., 1977. Some free-living marine Nematodes from the Isles of Scilly. *J. Nat. Hist.* II : 381-392.

WARWICK, R.M., 1984. Species size distributions in marine benthic communities. *Oecologia (Berlin)*, 61 (1) : 32-41.

WARWICK, M. et DAVIES, J.R., 1977. The distribution of sublittoral macrofauna communities in the Bristol Channel in relation to the substrate. *Est. Coast. Mar., Sc.*, 5 : 267-288.

WATLING, L., 1975. Analysis of structural variations in a shallow estuarine deposit feeding community. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 19 : 275-313.

WATZIN, M.C., 1983. The effects of meiofauna on settling macrofauna : meiofauna may structure macrofaunal communities. *Oecologia* 59 : 163-166.

WATZIN, M.C., 1986. Larval settlement into marine soft-sediments : interactions with the meiofauna. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, Vol. 98 : 65-113.

WESTERBERG, J., BACKMAN, C., BLOMQUIST, B., LEPPAKOSKI, E. et LITHEIN, O., 1980. Embankments and the aquatic environment in archipelagoes. *Husö biol. Stat. Meddn*, 22 : 6-31.

WHITLATCH, R.B., 1980. Patterns of resource utilization and coexistence in marine intertidal deposit-feeding communities. *J. Mar. Res.*, Vol. 38 (4) : 743-765.

WHITLATCH, R.B., 1981. Animal-sediment relations in intertidal marine benthic habitats : some determinants of deposit-feeding species diversity. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 53 : 31-45.

WHITTAKER, R.H., 1953. A consideration of climax theory : the climax as a population and pattern. *Ecol. Monogr.* 23 : 41-78.

WHITTLE, J.K. et MACKIE, P.R., 1976. Hydrocarbons in the marine environment. *Estuarine and Coastal Marine Science*, 2 : 359-374.

WILSON, D.P., 1932. On the mitraria larva of *Owenia fusiformis* Delle Chiaje. *Phil. Trans. Roy. Soc. London, Ser. B.* 221.

WILSON, 1936. Notes of the early stages of two polychaetes, *Nephtys hombergii*, Lamarck and *Pectinaria koreni* Malmgren. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.*, 21 : 305-310.

WILSON, D.P., 1968. The settlement behaviour of the larvae of *Sabellaria alveolata*. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.*, 48 : 387-435.

WILSON, W.H., 1980. A laboratory investigation of the effects of a terebellid polychaete on the survivorship of nereid polychaete larvae. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 46 : 73-80.

WINNIECKI, C. et BURRELL, D.C., 1984. Benthic community development and seasonal variations in an Alaskan fjord. *Proceedings 19th EMBS*. Cambridge Univ. Press. 299-310.

WOLFF, W.J., 1973. The estuary as a habitat : an analysis of date on the soft bottom macrofauna. *zool. Verhandl. Leiden*, 126 : 1-242.

WOLFF, W.J., SANDEE, J. et DE WOLF, L., 1977. The development of a benthic ecosystem. *Hydrobiologia*, Vol. 52 : 107-115.

WOOD, J.H., 1973. Metabolic cycles for toxic elements in aqueous systems. *Revue Internationale d'Océanographie Médicale*, 31 (2) : 7-16.

WOODIN, S.A., 1974. Polychaete abundance patterns in a marine soft-sediment environment : the importance of biological interactions. *Ecol. Monogr.*, 44 : 171-187.

WOODIN, S.A., 1977. Algal "gardening" behavior by Nereid Polychaetes : effects on soft-bottom community structure. *Mar. Biol.*, 44 : 39-42.

- WOODIN, S.A., 1978. Refuges, disturbances and community structure : a marine soft-bottom example. *Ecology*, Vol. 59 : 274-284.
- WOODIN, S.A., 1981. Disturbance and community structure in a shallow water sand flat. *Ecology*, 62 : 1052-1066.
- WOODIN, S.A., 1985. Effects of defecation by arenicolid polychaete adults on spionid polychaete juveniles in field experiments : selective settlement or differential mortality. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, Vol. 87 : 119-132.
- WU, R.S., 1982. Periodic defaunation and recovery in a subtropical epibenthic community in relation to organic pollution. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, Vol. 64 : 253-269.
- YEO, R.K. et RISK, M.J., 1979. Intertidal catastrophes : effect of storm and hurricanes on intertidal benthos of the Minas Basin, Bay of Fundy. *J. Fish. Res. Bd. Can.*, 36 : 667-669.
- YOOL, A.J., GRAU, S., HADFIELD, M., JENSEN, R., MARKELL, D. et MORSE, D., 1986. Excess potassium induces larval metamorphosis in four marine invertebrate species. *Biol. Bull.*, 170 : 255-266.
- YOUNG, D. et RHOADS, D.C., 1971. Animal sediment relations in Cape Cod Bay, Massachusetts. I. A transect study. *Mar. Biol.*, 11 : 242-254.
- YULE, A.B. et CRISP, D.J., 1983. Adhesion of cypris larvae of the barnacle, *Balanus balanoides*, to clean and arthropod treated surfaces. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.*, 63 : 261-271.
- ZAJAC, R.N. et WHITLATCH, R., 1982a. Responses of estuarine infauna to disturbance. I. Spatial and temporal variation of initial recolonization. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, Vol. 10 : 1-14.
- ZAJAC, R.N. et WHITLATCH, R., 1982b. Responses of estuarine infauna to disturbance. II. Spatial and temporal variation of succession. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, Vol., 10 : 15-27.
- ZAJAC, R.N. et WHITLATCH, R., 1985. A hierarchical approach to modelling soft-bottom successional dynamics. *Proceedings 19th EMBS*. Plymouth, U.K., 265-276.
- ZAJAC, R.N., 1986. The effects of intra-specific density and food supply on growth and reproduction in an infaunal polychaete, *Polydora ligni* Webster. *J. Mar. Res.*, 44 : 339-359.

ANNEXES

ANNEXE I

Expérimentations in situ de recolonisation en substrat meuble.

GRASSLE et GRASSLE (1974) réalisent une étude de recolonisation en substrat meuble à Wild Harbor (Etats-Unis), parallèlement à un suivi de la communauté benthique naturelle voisine, après une pollution par des hydrocarbures. Ils analysent les réponses des organismes benthiques vis à vis d'une perturbation. Les auteurs étudient les cycles biologiques de diverses espèces (*Capitella capitata*, *Polydora ligni*, *Syllides verilli*, *Microphthalmus aberrans*, *Streblospio benedicti*, *Mediomastus ambiseta*) afin de comprendre leur capacité à recoloniser des nouveaux habitats, souvent à l'aide des larves planctoniques. Ils constatent que *Capitella capitata* est une espèce opportuniste par excellence, indicatrice de perturbation et de l'instabilité du milieu, capable de se reproduire par des larves benthiques ou pélagique selon les conditions du milieu.

SARNTHEIN et RICHTER (1974) réalisent des expériences de colonisation en mer Baltique à l'aide de trois plateformes flottantes composées de trois modules contenant trois sédiments différents : argile, sable et gravier. Ces plateformes étaient immergées aux profondeurs de 11, 15 et 19 m. Une communauté benthique normale semble s'être développée quelques mois après le début de l'expérience. Ces auteurs estiment que la production benthique est dépendante de plusieurs facteurs qui fonctionnent indépendamment : facteurs physiques et chimiques du milieu (T°C, S°/‰, pH, Eh...), facteurs organiques du milieu (nutrition et prédation) et substrat (taille du grain, composition et structure). Les auteurs constatent l'apparition d'une communauté benthique normale, seulement quelques mois après le début de l'expérience.

RICHTER et SARNTHEIN (1977) ont étudié la colonisation par les Mollusques de différents sédiments placés dans la baie de Kiel. Cette étude a permis de comparer la production benthique dans un type de substrat placé à différentes profondeurs, ainsi que de différents substrats à la même profondeur. Ils observent que les phases de colonisation ont lieu à différentes saisons de l'année (disponibilité en larves du milieu), avec une stabilisation à $\approx 20\ 000$ inds/m². L'abondance et la richesse spécifique maximales se trouvant à 19 m de profondeur, parallèlement à la position moyenne de la pycnocline. Les plateformes immergées ont été colonisées par 13 espèces de bivalves et 4 de gastéropodes, toutes sauf une, ayant des larves méroplanctoniques. Les études en parallèle du milieu ambiant de la macrofaune du fond marin correspondant, et celle colonisant des boîtes d'expérimentation, étaient faites par ARNTZ et al. (1976) et BRUNSWIG et al. (1975). Plus récemment RUMOHR a continué cette expérimentation sur des plateforme ; SCHEIBEL en 1974 a effectué une étude similaire sur la méiofaune.

DAUER et SIMON (1976) ont réalisé une étude basée sur la recolonisation par des Polychètes d'une communauté de fond meuble après une défaunation naturelle en Floride. Ils trouvent que la colonisation initiale se fait par migration des adultes. La première année ils trouvent parmi les espèces dominantes : *Eteone heteropoda*, *Gyptis vittata*, *Nereis succinea*, *Paraprionospio pinnata* ; la deuxième année ils observent *Capitata ambiseta*, *Minuspio cirrifera* et *Travisia* sp. Seulement *Polydora ligni* et *Nereis succinea* sont très abondants pendant les premiers mois de recolonisation.

En 1976, GUERIN et MASSE ont effectué un travail dans lequel l'expérimentation méthodologique était centrée sur trois points : la forme et la nature des collecteurs qui contiennent le sédiment vierge destiné à être colonisé ; l'étude de l'efficacité d'un grillage de protection qui évite l'accès des grands prédateurs et enfin, l'étude de l'influence sur le recrutement, de la distance du collecteur par rapport au fond marin. Ces auteurs mentionnent aussi, que l'idée d'utiliser des substrats vierges pour étudier la fixation de jeunes individus et, l'établissement d'une population n'est pas nouvelle, mais il faut indiquer que dans la pratique l'expérimentation a été limitée surtout à l'utilisation de substrats durs. Ils estiment que la profondeur d'immersion influe peu sur la densité des espèces recrutées, mais beaucoup sur leur diversité. Cette diversité spécifique est d'autant plus élevée que la profondeur est plus importante.

GRASSLE (1977) effectue une étude de recolonisation en mer profonde (- 1760 m) au large de Massachussetts (Etats-Unis) utilisant le sous-marin Alvin. Il place des containers remplis de sédiment azoïque et suit leur évolution pendant 26 mois, parallèlement il suit l'évolution de la communauté naturelle environnante. Il constate que la recolonisation à grande profondeur est beaucoup plus lente qu'en zone littorale. Après 2 mois à - 1760 m on trouve 41 larves et 2 adultes (14 espèces) dans un container (50 x 50 x 10 cm) en revanche, par 10 m de profondeur dans la baie de Buzzards il trouve après 2 mois des milliers d'individus (larves et adultes) appartenant à 47 espèces.

Par ailleurs, Mc CALL (1978), place des échantillons d'0,1 m² de sédiment dépeuplé dans le Long Island Sound, pour simuler un désastre local. Quatre expériences de colonisation sont effectuées entre 1972 et 1973 en deux lieux différents à 14 et 15 m de profondeur, l'un sur fond sableux et l'autre argileux. Le but de ces expériences était de déterminer s'il existait des modèles ou patrons répétitifs dans la recolonisation du fond marin par la faune après une perturbation locale. Mc CALL a montré à travers ces études avec des sédiments préalablement dépeuplés, que la plus grande partie de la colonisation initiale se fait par l'installation des larves. En 1977, le même auteur a réalisé une étude de colonisation benthique ayant pour objet le mode d'adaptation des espèces, ainsi que le rôle des perturbations dans la succession écologique.

Plus tard, PEARSON et ROSENBERG (1978) estiment, qu'au début de la colonisation d'aires ayant été soumises à des défaunations totales, la migration des adultes joue un rôle plus important que l'établissement de larves. Ceci avait pour point de départ les résultats obtenus par BRUNSWIG et al., en 1976.

OBREBSKI (1979) étudie les stratégies de colonisation larvaire des invertébrés benthiques. Il propose un modèle simulant la dispersion et la colonisation par des larves planctoniques.

SANTOS et SIMON (1980) ont étudié la recolonisation d'une communauté de fond meuble dans la baie de Hillsborough Tampa, (Floride) après la défaunation annuelle pendant l'été de 1975, 1976 et 1977. Dans cette expérience ils ont utilisé des enceintes avec sédiment préalablement défauné et placées à 0,5 m du fond marin. Elles étaient échantillonnées

régulièrement pour suivre le processus de recolonisation. Ils constatent que les enceintes immergées pendant une semaine contiennent environ 99% de larves récemment installées, en revanche celles restées pendant un mois contiennent 41%. Les polychètes et les mollusques colonisent essentiellement par des larves alors que les amphipodes, cumacés et plathelminthes colonisent par des adultes. Ils concluent que la majorité de la recolonisation a eu lieu par des larves méroplanctoniques.

D'autre part, SANTOS et BLOOM (1980) étudient le phénomène de stabilité biologique, qui est la capacité d'un système perturbé passagèrement de retourner à son état initial, après arrêt de la perturbation. L'étude a été réalisée dans une communauté de fond meuble, défaunée annuellement en période estivale en Floride. Ils constatent, après 3 années d'étude que la communauté est stable les deux premières années, la troisième année elle ne retourne pas à son état original, et donc par définition est déclarée non stable.

DESBRUYERES et al. (1980) étudient l'installation et l'évolution temporelle d'un peuplement benthique en zone abyssale (- 2160 m) dans le golfe de Gascogne. Pour cette expérience de recolonisation ils placent un substrat préalablement défauné par congélation en 16 modules de 314 cm² : 12 contenant le sédiment provenant du lieu d'expérimentation, 2 du sédiment littoral et 2 vides afin d'étudier les apports latéraux et verticaux. Les résultats montrent que dans le sédiment récolté à proximité du site de l'expérience, la densité de la faune installée en 6 mois est près de cinq fois supérieure à celle de la faune environnante. Elle est constituée par 98% de polychètes. Trois espèces représentent 95% de ces annélides colonisatrices : *Prionospio* sp., *Ophryotrocha puerilis* et *Ophryotrocha* sp. Les mollusques correspondent à 0,9% de la densité totale, alors qu'ils représentent 21% dans le sédiment avoisinant. Enfin les crustacés péricarides ne forment que 0,3% de l'ensemble, alors qu'ils représentent 20% dans le milieu environnant. En conclusion, ils mettent en évidence la possibilité pour les organismes benthiques de coloniser rapidement un sédiment défauné en milieu abyssal et d'avoir une production relativement élevée (ex. 419 cal/m² pour *Prionospio* sp.).

GRANT (1981) analyse le processus de recolonisation dans une zone côtière en Caroline du Sud. Pour ceci, il place du sédiment sableux défauné dans la zone intertidale. Il observe une colonisation rapide essentiellement effectuée par des crustacés adultes (Amphipodes Haustoriidae). L'expérience montre que le sédiment azoïque atteint la densité de crustacés du milieu environnant, en environ un mois. Ces résultats confirment ceux de SANTOS et SIMON (1980), qui constatent une colonisation importante par immigration d'adultes et juvéniles, et s'opposent à ceux trouvés par Mc CALL (1977) où la recolonisation est essentiellement due à l'installation des larves pélagiques.

WHITLATCH (1981) a travaillé sur les interactions entre les organismes et les sédiments dans un habitat benthique en Nouvelle Angleterre. Il trouve que les interactions les plus dynamiques s'effectuent dans l'interphase eau-sédiment. Il effectue des corrélations entre la richesse spécifique et la quantité de carbone organique de la couche superficielle des sédiments, ainsi qu'entre la diversité spécifique et la diversité des particules alimentaires. Il conclue en disant que l'abondance de nourriture et sa diversité peuvent réguler l'organisation des communautés de suspensivores et détritivores.

HANNAN (1981) étudie l'installation des larves des Polychètes dans la baie de Monterey en Californie, à 14 m de profondeur. En plaçant des récipients plastiques de 3,8 l de capacité maintenus à 1 m de profondeur, remplis avec 1-2 cm de sédiment défauné. Elle constate la colonisation par des espèces opportunistes telles que : *Armandia brevis* et *Capitella* sp., présentant des densités jusqu'à 1000 fois supérieures à celles du milieu naturel environnant, néanmoins les densités des espèces les plus abondantes de polychètes (*Nothria elegans* et *Prionospio pygmaea*) étaient similaires dans les récipients et le milieu environnant. Elle propose trois hypothèses pour expliquer les différences de colonisation de récipients et du milieu naturel :

(1) les larves peuvent être transportées passivement comme les particules sédimentaires, (2) les larves peuvent avoir des préférences différentes d'installation dans le sédiment défauné (récipients) ou le milieu naturel, (3) la présence ou l'absence d'autres organismes benthiques peut réguler la réussite de l'installation des larves.

KALKE et al. (1982) ont effectué un travail sur la colonisation des espèces benthiques soumises à des conditions contrôlées, par 4 m de profondeur dans le Golfe du Mexique. Ils ont étudié le processus de colonisation après huit semaines en mer, ainsi que l'influence de la pollution par hydrocarbures. Les études faites montrent que la densité et la diversité sont affectées. Les mesures de Eh du sédiment montrent que l'huile type Ixtoc I réduit la profondeur de la couche oxygénée environ de moitié. Cette diminution peut réduire la surface de production benthique et altérer des processus tels que la régénération des sels nutritifs.

En 1982, ARNTZ et RUMHOR réalisent une étude sur la colonisation à 20 m de profondeur dans la baie de Kiel. Cette étude d'une durée de trois ans, est effectuée en utilisant 24 modules expérimentaux de 1,5 m² de superficie chacun (placés à 30 - 40 cm au-dessus du fond marin) remplis avec de la vase sableuse semblable au substratum naturel. Pendant les deuxième et troisième année, un module est récupéré par des plongeurs tous les deux mois. Les résultats indiquent des variations saisonnières la deuxième année, et les peuplements atteignent un certain équilibre, comparable à celui du milieu naturel, aux alentours de la troisième année. A la fin de l'expérience les analyses statistiques indiquent une certaine maturité de la communauté.

WU (1982) étudie la restauration d'une communauté subtropicale, après une défaunation due à une anoxie estivale (eutrophisation) à Hong-Kong. Les mortalités estivales sont suivies par une recolonisation hivernale importante (*Cerianthus filiformis*, *Portunus sanguinolentus*, *Charybdis vadorum*, etc), effectuée par des larves et des adultes. Après quelques mois (≈ 1 an) la communauté originale est restaurée. Ces résultats confirment ceux trouvés par SIMON et DAUER (1976) dans un milieu subtropical (Floride). En revanche, les zones tempérées apparemment ont besoin de plusieurs années, après une défaunation, pour retrouver la communauté originale (PEARSON et ROSENBERG, 1978).

STORA (1982) étudie le phénomène de recolonisation dans le Golfe de Fos et le chenal de Caronte ; il utilisait pour cela des enceintes en plastique contenant un sédiment préalablement dépeuplé et placées ensuite sur le fond marin aux environs de 4 m de profondeur. L'expérience est

basée sur l'étude de la recolonisation de sédiments du type SVMC (sables vaseux en mode calme) et LEE (lagunaire euryhaline et eurytherme), et consiste en une étude cyclique annuelle.

Ce même auteur (1983) réalise un travail dans l'Etang de Berre qui met en évidence le pouvoir de recolonisation extrêmement important du peuplement LEE (lagunaire, euryhalin et eurytherme, d'après PERES et PICARD, 1964) lorsque l'association des facteurs altérageènes n'est plus limitante. Il constate une recolonisation, dès le premier mois ; elle s'opère globalement à partir des larves d'espèces présentes *in situ*. Il conclue que ces possibilités de recolonisation représentent le facteur primordial conditionnant la survie d'un écosystème perturbé.

On peut mentionner aussi les études réalisées par BELL et DEVLIN (1983) sur la recolonisation de la macrofaune dans des sédiments dépeuplés en Floride. Ils ont trouvé que dans l'endofaune comme dans l'épifaune, les adultes sont des colonisateurs plus rapides. La migration du macrobenthos adulte ainsi que le recrutement larvaire sont des sources potentielles de colonisateurs. Ces résultats montrent que la macrofaune adulte est capable de recoloniser des aires de sédiment relativement petites en peu de temps (durée de l'ordre de quelques heures ou de la journée). Ils ont trouvé que 7 heures 30 minutes après la défaunation des aires de 100 cm², les densités des espèces dominantes retournent à des niveaux normaux. Ces auteurs estiment que le degré de mobilité des adultes doit jouer un rôle important. Quoiqu'il en soit le temps est un facteur très important pour l'interprétation de la dynamique des communautés benthiques.

HILY (1983) présente une étude sur la dynamique de la recolonisation par la macrofaune d'un substrat dragué à proximité du port de Brest. La recolonisation a été étudiée pendant 3 années après l'arrêt des dragages. L'analyse des fluctuations : espèces-abondances, biomasses et distributions rangs-fréquence, montre un parallélisme avec la reconstitution des caractéristiques physico-chimiques du sédiment. Il observe la succession écologique suivante :

(1) période de réorganisation des processus microbiologiques, (2) établissement d'un peuplement pionnier dominé par les espèces opportunistes, (3) apparition d'un peuplement jeune et robuste à forte densité et production, (4) maturation du peuplement, forte compétition interspécifique, (5) recul de la structure par le déséquilibre apporté par une très forte dominance de *Melinna palmata*.

SANTOS et BLOOM (1983) étudient la recolonisation d'une communauté de fond meuble après une défaunation annuelle, en Floride. Ils essayent de caractériser la succession écologique pendant les processus de recolonisation ; ils suggèrent que le modèle d'inhibition (CONNELL et SLATYER, 1977) opère dans cette communauté.

DAUVIN (1984) présente une revue des principales techniques utilisées pour l'étude expérimentale de l'établissement de peuplements macrobenthiques subtidiaux, de sédiment meuble. Il réalise deux études expérimentales, en baie de Morlaix par 20 m de profondeur sur un peuplement de sable fin et met en évidence quelques similitudes entre le mode de colonisation des collecteurs et la recolonisation du peuplement à la suite de sa perturbation par les hydrocarbures de l'Amoco-Cadiz en 1978 : enrichissement rapide de la diversité spécifique ; prolifération modérée d'opportunistes dans ce milieu oligotrophe ; développement

jusqu'à des stades plus ou moins avancés d'espèces d'autres peuplements avoisinants. Ils semble ainsi que les sables fins vaseux ne sont pas sélectifs au niveau de la fixation larvaire, de ce fait, la composition ultime du peuplement résulte d'une mortalité différentielle chez les espèces établies.

BACHELET (1984) étudie le recrutement des populations annéliennes sur substrat meuble. Il analyse les aspects méthodologiques tels que la maille de tamisage (seulement $\approx 50\%$ des effectifs annéliens sont retenus en moyenne par une maille de $400 \mu\text{m}$) et le pas d'échantillonnage. Il conclue que la mise en oeuvre d'un plan d'échantillonnage adéquat et d'un traitement des échantillons adapté permet de déterminer de façon précise la période de sédentarisation larvaire, la taille lors du recrutement et la densité de recrues, données indispensables aux études de dynamique des populations et de production secondaire.

MATTSSON et NOTINI (1985) effectuent une étude expérimentale comparative sur la recolonisation dans deux baies suédoises : une polluée (Oxëlosund) et une non-polluée (Tvären). Ils immergent en chaque site, par 10 m de fond six enceintes ($60 \times 40 \times 10 \text{ cm}$) contenant du sédiment azoïque provenant d'une carrière. La recolonisation dans les enceintes expérimentales est plus rapide dans le site pollué. L'abondance et la biomasse augmentent plus rapidement et atteignent des valeurs plus élevées, comparés au site de référence (baie non polluée). Néanmoins, la diversité spécifique est plus élevée dans le site de référence. A Oxëlosund, *Procladius* sp. et *Macoma balthica* sont les espèces les plus abondantes pendant les premières étapes de la colonisation ; en Tvären *Macoma balthica* et l'ostracode *Cypridella torosa* sont dominantes parmi les premiers colonisateurs, à la fin de l'expérience *Hydrobia ulvae* et *Macoma balthica* sont les espèces les plus abondantes. Le temps nécessaire à la restauration (définie comme le temps nécessaire pour atteindre l'abondance, la biomasse et la richesse spécifique de la communauté environnante) est plus court dans le site pollué. Les auteurs concluent que les communautés naturelles, adaptées à un environnement fluctuant (stress, pollution) ont une plus forte résilience que celles habitant une zone où les conditions sont plus stables (site de référence).

BUTMANN (1986) analyse les courants à l'interface eau-sédiment et réalise quelques prédictions concernant la fixation des larves d'invertébrés benthiques, dans les substrats meubles de la baie de Buzzards (Etats-Unis). Les larves planctoniques peuvent choisir activement leur site d'installation, ou peuvent être déposées passivement dans le fond marin, ou les deux processus peuvent avoir lieu mais pour des échelles spatiales ou temporelles différentes, ou pour des régimes de courants différents. Des aspects de la biologie larvaire (par exemple, vitesse de natation et de chute) et l'hydrodynamisme près du fond sont importants et doivent être pris en compte afin de proposer des scénarios de fixation réalistes.

BUTMANN conclue, que au moins dans le site étudié, des larves probablement ne cherchent pas leur habitats préférés par natation ou déplacement horizontal. elles nagent verticalement vers le fond pour tester le substrat et ensuite vers le haut pour être déplacés par advection et retester plus loin le substrat. Cependant, elle a constaté que les vitesses de nage et de chute des larves sont approximativement du même ordre de grandeur, donc au mieux, les larves seront seulement capables de maintenir leur position pendant leur natation verticale.

SAVIDGE et TAGHON (1988) étudient les composantes passives et actives de la colonisation dans une zone intertidale (Oregon, Etats-Unis) après deux types de perturbation.

La recolonisation par des invertébrés benthiques des zones perturbées (petites dépressions créées par des canards et zones défaunées) est comparée. Les résultats montrent que la restauration est plus rapide dans les "dépressions" que dans les sédiments défaunés. Dans les dépressions, la recolonisation s'effectue essentiellement par des tanaidacés juvéniles, polychètes Spionidae, Capitellidae, amphipodes, copepodes harpacticoïdes et oligochètes, alors que les sédiments défaunés sont colonisés surtout par des tanaidacés juvéniles et des Spionidae.

Les auteurs concluent que la colonisation pour la plupart des taxa a été dominée par l'advection passive. Les effets des deux types de perturbation sur l'abondance faunistique ont été de courte durée.

Enfin, BOSSELMAN (1988) étudie la colonisation par 25 m de fond, dans la Mer du Nord (Helgoland). L'auteur décrit trois phases qui ont lieu pendant les premières étapes de la succession écologique (pré-opportuniste, opportuniste et post-opportuniste) et sont soumises à une importante variabilité interannuelle et saisonnière. Parmi les principales opportunistes trouvées : *Tellina fabula*, *Echinocardium cordatum*, *Ophiura* sp. en 1985 et *Scoloplos armiger*, *Mediomastus* aff. *fragilis*, *Abra* sp. en 1986.

ANNEXE II

Tableaux des Données et Résultats Mathématiques des AFC.
(et table des abréviations, valable également pour les DRF).

Méditerranée

Tableau 34 ; Données numériques de l' AFC :
Milieu naturel (Benne) + expérimental.

VALEUR PROPRE TRIVIALE: 1.00000001
INERTIE TOTALE: 1.62885584
CHI-DEUX: 5124.38046

VALEURS PROPRES:

.4061
.2272
.2207

CONTRIBUTION A L'INERTIE TOTALE:

24.9 %
13.9 %
13.5 %

NOMBRE D'AXES A AFFICHER ?3
ETUDE DES COLONNES DU TABLEAU

AXE 1

| CROIX | COORD | CORREL | CONTR | POIDS |
|-------|--------|--------|-------|-------|
| 1 | -.504 | .149 | 6.5 | 329 |
| 2 | -.314 | .11 | 1.3 | 163 |
| 3 | -.409 | .251 | 4.3 | 329 |
| 4 | -.584 | .186 | 4.4 | 165 |
| 5 | -.583 | .206 | 6.6 | 249 |
| 6 | -.088 | 7E-03 | .1 | 141 |
| 7 | -.165 | 7E-03 | .1 | 41 |
| 8 | -.113 | .011 | .1 | 117 |
| 9 | .205 | .015 | .5 | 150 |
| 10 | -.2 | .019 | .2 | 53 |
| 11 | -.149 | .03 | .4 | 206 |
| 12 | -.132 | 9E-03 | .2 | 162 |
| 13 | -.038 | 0 | 0 | 33 |
| 14 | -5E-03 | 0 | 0 | 37 |
| 15 | 1.565 | .761 | 20.7 | 108 |
| 16 | 1.814 | .79 | 33.2 | 129 |
| 17 | 1.389 | .841 | 14.8 | 98 |
| 18 | .6 | .504 | 4.4 | 156 |
| 19 | .328 | .114 | 1.7 | 203 |
| 20 | -.147 | .021 | .5 | 277 |

AXE 2

| CROIX | COORD | CORREL | CONTR | POIDS |
|-------|-------|--------|-------|-------|
| 1 | -.114 | 8E-03 | .6 | 329 |
| 2 | .041 | 2E-03 | 0 | 163 |
| 3 | .323 | .157 | 4.8 | 329 |
| 4 | .725 | .287 | 12.1 | 165 |
| 5 | .781 | .37 | 21.3 | 249 |
| 6 | -.672 | .426 | 8.9 | 141 |
| 7 | .258 | .017 | .4 | 41 |
| 8 | -.69 | .422 | 7.8 | 117 |
| 9 | -.282 | .028 | 1.7 | 150 |
| 10 | -.611 | .121 | 2.8 | 53 |
| 11 | -.179 | .044 | .9 | 206 |
| 12 | -1.12 | .62 | 28.4 | 162 |
| 13 | -.752 | .113 | 2.6 | 33 |
| 14 | -.759 | .122 | 3 | 37 |
| 15 | .268 | .022 | 1.1 | 108 |
| 16 | .287 | .02 | 1.5 | 129 |
| 17 | .262 | .03 | .9 | 98 |
| 18 | .029 | 1E-03 | 0 | 156 |
| 19 | .192 | .039 | 1 | 203 |
| 20 | -.049 | 2E-03 | .1 | 277 |

| AXE 3 | | | | |
|-------|-------|--------|-------|-------|
| CROIX | COORD | CORREL | CONTR | POIDS |
| 1 | 1.086 | .693 | 55.9 | 329 |
| 2 | -.237 | .062 | 1.3 | 163 |
| 3 | -.171 | .044 | 1.4 | 323 |
| 4 | .018 | 0 | 0 | 165 |
| 5 | -.068 | 3E-03 | .2 | 249 |
| 6 | -.089 | 7E-03 | .2 | 141 |
| 7 | -.289 | .021 | .5 | 41 |
| 8 | -.104 | .01 | .2 | 117 |
| 9 | -.849 | .258 | 15.6 | 150 |
| 10 | -.157 | .012 | .2 | 53 |
| 11 | .306 | .127 | 2.8 | 206 |
| 12 | .038 | 1E-03 | 0 | 162 |
| 13 | -.101 | 2E-03 | 0 | 33 |
| 14 | -.369 | .029 | .7 | 37 |
| 15 | .172 | 9E-03 | .5 | 108 |
| 16 | .487 | .057 | 4.4 | 129 |
| 17 | .243 | .026 | .8 | 98 |
| 18 | -.079 | 9E-03 | .1 | 156 |
| 19 | -.359 | .136 | 3.8 | 203 |
| 20 | -.535 | .283 | 11.4 | 277 |

ETUDE DES LIGNES

| AXE 1 | | | | |
|-------|-------|--------|-------|-------|
| CARRE | COORD | CORREL | CONTR | POIDS |
| 1 | .227 | 4E-03 | 0 | 11 |
| 2 | .021 | 0 | 0 | 43 |
| 3 | -.265 | .048 | .6 | 107 |
| 4 | -.13 | .05 | .5 | 371 |
| 5 | -.106 | .015 | .1 | 160 |
| 6 | -.917 | .047 | .5 | 7 |
| 7 | .012 | 0 | 0 | 24 |
| 8 | -.83 | .111 | .5 | 10 |
| 9 | -.28 | 6E-03 | 0 | 3 |
| 10 | -.029 | 1E-03 | 0 | 42 |
| 11 | .701 | .277 | 5 | 129 |
| 12 | .404 | .066 | .7 | 56 |
| 13 | 1.163 | .123 | .3 | 3 |
| 14 | -.68 | .144 | 2.6 | 71 |
| 15 | 3E-03 | 0 | 0 | 336 |
| 16 | -.79 | .073 | .5 | 10 |
| 17 | .322 | 5E-03 | 0 | 3 |
| 18 | -.213 | .019 | .3 | 75 |
| 19 | -.141 | 1E-03 | 0 | 6 |
| 20 | -.575 | .24 | 2.8 | 109 |
| 21 | .016 | 0 | 0 | 96 |
| 22 | -.419 | .135 | 2.5 | 180 |
| 23 | 1.665 | .897 | 68.3 | 315 |
| 24 | -.77 | .14 | 2 | 44 |
| 25 | -.496 | .146 | .7 | 36 |
| 26 | .023 | 0 | 0 | 43 |
| 27 | .126 | 6E-03 | .2 | 146 |
| 28 | -.018 | 0 | 0 | 50 |
| 29 | -.742 | .314 | 7.2 | 167 |
| 30 | -.452 | .08 | .4 | 23 |
| 31 | -.341 | .285 | 4.2 | 458 |
| 32 | -.225 | 5E-03 | 0 | 12 |

| AXE 2 | | | | |
|-------|--------|--------|-------|-------|
| CARRE | COORD | CORREL | CONTR | POIDS |
| 1 | -.298 | 7E-03 | .1 | 11 |
| 2 | .087 | 6E-03 | 0 | 43 |
| 3 | .632 | .273 | 6 | 107 |
| 4 | .324 | .307 | 5.4 | 371 |
| 5 | .162 | .035 | .6 | 160 |
| 6 | 1.52 | .128 | 2.3 | 7 |
| 7 | -.127 | 6E-03 | .1 | 24 |
| 8 | 1.282 | .264 | 2.3 | 10 |
| 9 | -.77 | .045 | .2 | 3 |
| 10 | -.092 | 5E-03 | 0 | 42 |
| 11 | -.123 | 8E-03 | .3 | 129 |
| 12 | .078 | 2E-03 | 0 | 56 |
| 13 | -.193 | 3E-03 | 0 | 3 |
| 14 | -.042 | 1E-03 | 0 | 71 |
| 15 | -.109 | .029 | .6 | 336 |
| 16 | -.239 | 7E-03 | .1 | 10 |
| 17 | -.591 | .018 | .1 | 3 |
| 18 | -1.139 | .543 | 13.6 | 75 |
| 19 | -2.098 | .258 | 3.7 | 6 |
| 20 | .026 | 0 | 0 | 109 |
| 21 | -.642 | .354 | 5.5 | 96 |
| 22 | -.534 | .219 | 7.2 | 180 |
| 23 | .301 | .029 | 4 | 315 |
| 24 | 1.192 | .335 | 8.7 | 44 |
| 25 | .025 | 0 | 0 | 36 |
| 26 | -.477 | .139 | 1.4 | 43 |
| 27 | -.986 | .394 | 19.9 | 146 |
| 28 | -.321 | .031 | .7 | 50 |
| 29 | .833 | .396 | 16.2 | 167 |
| 30 | -.302 | .036 | .3 | 23 |
| 31 | -.054 | 7E-03 | .2 | 458 |
| 32 | .443 | .021 | .3 | 12 |

| AXE 3 | | | | |
|-------|--------|--------|-------|-------|
| CARRE | COORD | CORREL | CONTR | POIDS |
| 1 | -1.562 | .184 | 3.9 | 11 |
| 2 | -.361 | .096 | .8 | 43 |
| 3 | -.368 | .093 | 2.1 | 107 |
| 4 | -.095 | .027 | .5 | 371 |
| 5 | -.583 | .452 | 7.8 | 160 |
| 6 | .038 | 0 | 0 | 7 |
| 7 | -.724 | .18 | 1.8 | 24 |
| 8 | -.097 | 2E-03 | 0 | 10 |
| 9 | -.256 | 5E-03 | 0 | 3 |
| 10 | -.442 | .125 | 1.2 | 42 |
| 11 | -.144 | .012 | .4 | 129 |
| 12 | -.594 | .144 | 2.8 | 56 |
| 13 | -.86 | .067 | .3 | 3 |
| 14 | 1.396 | .609 | 19.9 | 71 |
| 15 | -.234 | .135 | 2.7 | 336 |
| 16 | 2.312 | .624 | 7.7 | 10 |
| 17 | -1.808 | .164 | 1.4 | 3 |
| 18 | .057 | 1E-03 | 0 | 75 |
| 19 | -.207 | 3E-03 | 0 | 6 |
| 20 | .59 | .253 | 5.5 | 109 |
| 21 | -.162 | .022 | .4 | 96 |
| 22 | .81 | .504 | 17 | 180 |
| 23 | .414 | .055 | 7.8 | 315 |
| 24 | -.216 | .011 | .3 | 44 |
| 25 | .669 | .266 | 2.3 | 36 |
| 26 | .21 | .027 | .3 | 43 |
| 27 | -.195 | .015 | .8 | 146 |
| 28 | -.997 | .302 | 7.2 | 50 |
| 29 | .303 | .052 | 2.2 | 167 |
| 30 | .505 | .1 | .8 | 23 |
| 31 | -.172 | .073 | 2 | 458 |
| 32 | -.175 | 3E-03 | .1 | 12 |

Tableau 35 : Données numériques de l' AFC :
Milieu naturel (Benne).

VALEUR PROPRE TRIVIALE: 1.00000001
INERTIE TOTALE: 1.39113405
CHI-DEUX: 3984.20793

VALEURS PROPRES:

.2615
.2262
.1812

CONTRIBUTION A L'INERTIE TOTALE:

18.8 %
16.3 %
13 %

NOMBRE D'AXES A AFFICHER ?3
ETUDE DES COLONNES DU TABLEAU

AXE 1

| CROIX | COORD | CORREL | CONTR | POIDS |
|-------|--------|--------|-------|-------|
| 1 | -4E-03 | 0 | 0 | 451 |
| 2 | .133 | .013 | .6 | 236 |
| 3 | .436 | .258 | 11.6 | 458 |
| 4 | .584 | .303 | 10.1 | 223 |
| 5 | .73 | .411 | 23.5 | 331 |
| 6 | -.46 | .151 | 5.2 | 184 |
| 7 | .27 | .02 | .6 | 62 |
| 8 | -.424 | .13 | 4.6 | 192 |
| 9 | -.61 | .138 | 9.5 | 192 |
| 10 | -.71 | .133 | 4.8 | 72 |
| 11 | -.337 | .127 | 4 | 264 |
| 12 | -.977 | .465 | 25.4 | 199 |

AXE 2

| CROIX | COORD | CORREL | CONTR | POIDS |
|-------|--------|--------|-------|-------|
| 1 | .893 | .766 | 55.6 | 451 |
| 2 | -.09 | 6E-03 | .3 | 236 |
| 3 | -.167 | .038 | 2 | 458 |
| 4 | -.092 | 7E-03 | .3 | 223 |
| 5 | -.218 | .037 | 2.4 | 331 |
| 6 | -.137 | .013 | .5 | 184 |
| 7 | -.455 | .057 | 2 | 62 |
| 8 | -.116 | .01 | .4 | 192 |
| 9 | -1.074 | .428 | 34.2 | 192 |
| 10 | -.139 | 5E-03 | .2 | 72 |
| 11 | .199 | .044 | 1.6 | 264 |
| 12 | .135 | 9E-03 | .6 | 199 |

AXE 3

| CROIX | COORD | CORREL | CONTR | POIDS |
|-------|-------|--------|-------|-------|
| 1 | .374 | .134 | 12.1 | 451 |
| 2 | .365 | .1 | 6.1 | 236 |
| 3 | -.26 | .092 | 6 | 458 |
| 4 | -.161 | .023 | 1.1 | 223 |
| 5 | .024 | 0 | 0 | 331 |
| 6 | -.585 | .245 | 12.1 | 184 |
| 7 | -.419 | .048 | 2.1 | 62 |
| 8 | -.603 | .263 | 13.4 | 192 |
| 9 | .965 | .346 | 34.5 | 192 |
| 10 | .134 | 5E-03 | .2 | 72 |
| 11 | .191 | .041 | 1.9 | 264 |
| 12 | -.522 | .133 | 10.5 | 199 |

| AXE 1 | | | | |
|-------|--------|--------|-------|-------|
| CARRE | COORD | CORREL | CONTR | POIDS |
| 1 | -8E-03 | 0 | 0 | 1 |
| 2 | .652 | .093 | .2 | 3 |
| 3 | .26 | 6E-03 | 0 | 1 |
| 4 | -1.911 | .273 | .5 | 1 |
| 5 | .514 | .142 | .3 | 8 |
| 6 | .968 | .658 | .6 | 5 |
| 7 | -.268 | .011 | 0 | 3 |
| 8 | .757 | .243 | 1.4 | 18 |
| 9 | .343 | .113 | .3 | 20 |
| 10 | -.931 | .073 | 1.2 | 10 |
| 11 | -.022 | 1E-03 | 0 | 11 |
| 12 | .957 | .411 | 8 | 65 |
| 13 | .477 | .538 | 7.3 | 239 |
| 14 | .265 | .117 | .8 | 83 |
| 15 | 1.14 | .476 | .3 | 2 |
| 16 | -.266 | .027 | 0 | 3 |
| 17 | .26 | 6E-03 | 0 | 1 |
| 18 | -8E-03 | 0 | 0 | 1 |
| 19 | .067 | 9E-03 | 0 | 12 |
| 20 | .556 | .086 | .2 | 4 |
| 21 | -.899 | .056 | .2 | 2 |
| 22 | 1.141 | .11 | 1.2 | 7 |
| 23 | -.899 | .056 | .1 | 1 |
| 24 | -.611 | .1 | .1 | 3 |
| 25 | 1.427 | .266 | .5 | 2 |
| 26 | .26 | 6E-03 | 0 | 2 |
| 27 | .013 | 0 | 0 | 6 |
| 28 | -1.193 | .102 | .2 | 1 |
| 29 | -8E-03 | 0 | 0 | 1 |
| 30 | 1.332 | .415 | 2.1 | 9 |
| 31 | -.024 | 0 | 0 | 2 |
| 32 | 1.427 | .266 | .3 | 1 |
| 33 | .086 | 6E-03 | 0 | 21 |
| 34 | -8E-03 | 0 | 0 | 1 |
| 35 | -.139 | .019 | .1 | 37 |
| 36 | 1.427 | .266 | .3 | 1 |
| 37 | -.698 | .046 | .1 | 2 |
| 38 | -.447 | .148 | 1.8 | 69 |
| 39 | .487 | .083 | .4 | 12 |
| 40 | .952 | .138 | .2 | 2 |
| 41 | -.131 | 5E-03 | 0 | 18 |
| 42 | -8E-03 | 0 | 0 | 4 |
| 43 | -.049 | 1E-03 | 0 | 28 |
| 44 | .171 | 6E-03 | 0 | 6 |
| 45 | -.95 | .27 | .8 | 7 |
| 46 | -1.193 | .102 | .4 | 2 |
| 47 | -.15 | 2E-03 | 0 | 2 |
| 48 | -.555 | .049 | .1 | 3 |
| 49 | -1.193 | .102 | .2 | 1 |
| 50 | -8E-03 | 0 | 0 | 1 |
| 51 | -.376 | .064 | .1 | 4 |
| 52 | .54 | .111 | .3 | 7 |
| 53 | -1.911 | .273 | .5 | 1 |
| 54 | .26 | 6E-03 | 0 | 1 |
| 55 | .852 | .138 | .1 | 1 |
| 56 | .299 | .018 | 0 | 2 |
| 57 | .121 | 2E-03 | 0 | 6 |
| 58 | .852 | .138 | .3 | 3 |
| 59 | .109 | 6E-03 | .1 | 70 |
| 60 | -1.911 | .273 | 1 | 2 |
| 61 | .458 | .041 | .2 | 6 |
| 62 | -.201 | .127 | 1.4 | 263 |
| 63 | .26 | 6E-03 | 0 | 1 |
| 64 | -8E-03 | 0 | 0 | 10 |
| 65 | -.697 | .353 | .6 | 10 |
| 66 | -.119 | .025 | 0 | 19 |
| 67 | 1.427 | .266 | .5 | 2 |
| 68 | -8E-03 | 0 | 0 | 1 |
| 69 | -1.193 | .102 | .6 | 3 |
| 70 | .254 | .034 | 0 | 3 |
| 71 | .278 | .031 | 0 | 3 |
| 72 | 0 | 0 | 0 | 220 |
| 73 | .156 | 4E-03 | 0 | 2 |
| 74 | -1.031 | .521 | 9.4 | 66 |

| | | | | |
|-----|--------|-------|------|-----|
| 75 | -1.911 | .273 | 1.9 | 4 |
| 76 | .649 | .079 | .2 | 3 |
| 77 | -1.193 | .102 | .2 | 1 |
| 78 | .038 | 4E-03 | 0 | 141 |
| 79 | .852 | .138 | .1 | 1 |
| 80 | -.176 | .022 | .1 | 22 |
| 81 | .292 | .111 | 1.1 | 97 |
| 82 | .852 | .138 | .3 | 3 |
| 83 | -.935 | .509 | 7.4 | 63 |
| 84 | -.43 | .236 | 4.1 | 167 |
| 85 | -.709 | .257 | 3.1 | 46 |
| 86 | 1.035 | .432 | 6.3 | 44 |
| 87 | .05 | 3E-03 | 0 | 76 |
| 88 | -8E-03 | 0 | 0 | 1 |
| 89 | -.314 | .025 | .1 | 4 |
| 90 | .852 | .138 | .1 | 1 |
| 91 | -1.369 | .296 | .5 | 2 |
| 92 | .274 | .046 | .3 | 28 |
| 93 | -.052 | .018 | .1 | 337 |
| 94 | .852 | .138 | .1 | 1 |
| 95 | -1.388 | .05 | 1 | 4 |
| 96 | .108 | 3E-03 | 0 | 11 |
| 97 | .56 | .155 | .1 | 3 |
| 98 | -.658 | .044 | .1 | 1 |
| 99 | -.658 | .044 | .1 | 1 |
| 100 | -.294 | .023 | 0 | 3 |
| 101 | -.73 | .285 | 2.1 | 30 |
| 102 | -.844 | .273 | 8.4 | 88 |
| 103 | -1.193 | .102 | .2 | 1 |
| 104 | -.66 | .097 | 1.9 | 32 |
| 105 | -.828 | .049 | .1 | 1 |
| 106 | .758 | .667 | 12.8 | 167 |
| 107 | 1.14 | .476 | .7 | 4 |
| 108 | -.418 | .041 | 0 | 2 |
| 109 | .345 | .065 | .1 | 8 |
| 110 | -.141 | 7E-03 | 0 | 3 |

| | AXE 2 | | | |
|-------|--------|--------|-------|-------|
| CARRE | COORD | CORREL | CONTR | FOIDS |
| 1 | 1.879 | .66 | .5 | 1 |
| 2 | -.401 | .035 | .1 | 3 |
| 3 | -.188 | 3E-03 | 0 | 1 |
| 4 | .283 | 6E-03 | 0 | 1 |
| 5 | -.248 | .033 | .1 | 8 |
| 6 | .084 | 5E-03 | 0 | 5 |
| 7 | -.28 | .012 | 0 | 3 |
| 8 | -.403 | .069 | .5 | 18 |
| 9 | -.118 | .013 | 0 | 20 |
| 10 | -2.077 | .386 | 6.7 | 10 |
| 11 | .298 | .11 | .2 | 11 |
| 12 | -.408 | .074 | 1.7 | 65 |
| 13 | -3E-03 | 0 | 0 | 239 |
| 14 | -.483 | .392 | 3 | 83 |
| 15 | -.405 | .06 | .1 | 2 |
| 16 | -.086 | 3E-03 | 0 | 3 |
| 17 | -.188 | 3E-03 | 0 | 1 |
| 18 | 1.879 | .66 | .5 | 1 |
| 19 | .034 | 2E-03 | 0 | 12 |
| 20 | -.27 | .02 | 0 | 4 |
| 21 | -.287 | 6E-03 | 0 | 2 |
| 22 | -.192 | 3E-03 | 0 | 7 |
| 23 | -.287 | 6E-03 | 0 | 1 |
| 24 | -.911 | .222 | .4 | 3 |
| 25 | -.458 | .027 | .1 | 2 |
| 26 | -.188 | 3E-03 | 0 | 2 |
| 27 | -.201 | .024 | 0 | 6 |
| 28 | -2.257 | .366 | .8 | 1 |
| 29 | 1.879 | .66 | .5 | 1 |
| 30 | -.369 | .032 | .2 | 9 |
| 31 | -.32 | .023 | 0 | 2 |
| 32 | -.458 | .027 | 0 | 1 |
| 33 | -.394 | .127 | .5 | 21 |
| 34 | 1.879 | .66 | .5 | 1 |
| 35 | -.586 | .333 | 2 | 37 |
| 36 | -.458 | .027 | 0 | 1 |

| | | | | |
|-----|--------|-------|------|-----|
| 37 | .793 | .06 | .2 | 2 |
| 38 | -.589 | .255 | 3.7 | 69 |
| 39 | .073 | 2E-03 | 0 | 12 |
| 40 | -.352 | .024 | 0 | 2 |
| 41 | -.373 | .037 | .4 | 18 |
| 42 | 1.879 | .66 | 2.2 | 4 |
| 43 | .758 | .291 | 2.5 | 28 |
| 44 | .501 | .049 | .2 | 6 |
| 45 | -.549 | .09 | .3 | 7 |
| 46 | -2.257 | .366 | 1.6 | 2 |
| 47 | -.6 | .025 | .1 | 2 |
| 48 | .463 | .034 | .1 | 3 |
| 49 | -2.257 | .366 | .8 | 1 |
| 50 | 1.879 | .66 | .5 | 1 |
| 51 | .983 | .439 | .6 | 4 |
| 52 | .315 | .038 | .1 | 7 |
| 53 | .283 | 6E-03 | 0 | 1 |
| 54 | -.188 | 3E-03 | 0 | 1 |
| 55 | -.352 | .024 | 0 | 1 |
| 56 | -.351 | .025 | 0 | 2 |
| 57 | -.24 | 9E-03 | .1 | 6 |
| 58 | -.352 | .024 | .1 | 3 |
| 59 | 1.103 | .649 | 13.2 | 70 |
| 60 | .283 | 6E-03 | 0 | 2 |
| 61 | -.243 | .012 | .1 | 6 |
| 62 | -.399 | .502 | 6.5 | 263 |
| 63 | -.188 | 3E-03 | 0 | 1 |
| 64 | 1.879 | .66 | 5.4 | 10 |
| 65 | -.482 | .169 | .4 | 10 |
| 66 | -.283 | .142 | .2 | 19 |
| 67 | -.458 | .027 | .1 | 2 |
| 68 | 1.879 | .66 | .5 | 1 |
| 69 | -2.257 | .366 | 2.4 | 3 |
| 70 | .613 | .2 | .2 | 3 |
| 71 | 1.135 | .512 | .6 | 3 |
| 72 | -3E-03 | 0 | 0 | 220 |
| 73 | -.218 | 8E-03 | 0 | 2 |
| 74 | .149 | .011 | .2 | 66 |
| 75 | .283 | 6E-03 | 0 | 4 |
| 76 | -.278 | .014 | 0 | 3 |
| 77 | -2.257 | .366 | .8 | 1 |
| 78 | .073 | .015 | .1 | 141 |
| 79 | -.352 | .024 | 0 | 1 |
| 80 | .313 | .069 | .3 | 22 |
| 81 | .564 | .413 | 4.8 | 97 |
| 82 | -.352 | .024 | .1 | 3 |
| 83 | -6E-03 | 0 | 0 | 63 |
| 84 | .721 | .664 | 13.4 | 167 |
| 85 | .48 | .118 | 1.6 | 46 |
| 86 | -.382 | .059 | 1 | 44 |
| 87 | .137 | .019 | .2 | 76 |
| 88 | 1.879 | .66 | .5 | 1 |
| 89 | -.707 | .127 | .3 | 4 |
| 90 | -.352 | .024 | 0 | 1 |
| 91 | .019 | 0 | 0 | 2 |
| 92 | .888 | .486 | 3.4 | 28 |
| 93 | -.024 | 4E-03 | 0 | 337 |
| 94 | -.352 | .024 | 0 | 1 |
| 95 | -.293 | 2E-03 | .1 | 4 |
| 96 | -1.045 | .312 | 1.9 | 11 |
| 97 | .411 | .084 | .1 | 3 |
| 98 | .417 | .018 | 0 | 1 |
| 99 | .417 | .018 | 0 | 1 |
| 100 | -.898 | .215 | .4 | 3 |
| 101 | .314 | .053 | .5 | 30 |
| 102 | -.136 | 7E-03 | .3 | 88 |
| 103 | -2.257 | .366 | .8 | 1 |
| 104 | -1.135 | .287 | 6.4 | 32 |
| 105 | -.244 | 4E-03 | 0 | 1 |
| 106 | .08 | 7E-03 | .2 | 167 |
| 107 | -.405 | .06 | .1 | 4 |
| 108 | .817 | .155 | .2 | 2 |
| 109 | -.296 | .048 | .1 | 8 |
| 110 | -.766 | .208 | .3 | 3 |

| CARRE | AXE 3 COORD | CORREL | CONTR | POIDS |
|-------|----------------|--------|-------|-------|
| 1 | .878 | .144 | .1 | 1 |
| 2 | -.42 | .039 | .1 | 3 |
| 3 | .857 | .066 | .1 | 1 |
| 4 | -1.227 | .112 | .3 | 1 |
| 5 | .585 | .185 | .5 | 8 |
| 6 | 1E-03 | 0 | 0 | 5 |
| 7 | -1.147 | .208 | .8 | 3 |
| 8 | -.594 | .15 | 1.2 | 18 |
| 9 | -.311 | .094 | .4 | 20 |
| 10 | 2.046 | .375 | 8.1 | 10 |
| 11 | -.16 | .032 | .1 | 11 |
| 12 | -.029 | 0 | 0 | 65 |
| 13 | -.109 | .028 | .5 | 239 |
| 14 | -6E-03 | 0 | 0 | 83 |
| 15 | -.277 | .028 | 0 | 2 |
| 16 | -.327 | .04 | .1 | 3 |
| 17 | .857 | .066 | .1 | 1 |
| 18 | .878 | .144 | .1 | 1 |
| 19 | .615 | .728 | .9 | 12 |
| 20 | .123 | 4E-03 | 0 | 4 |
| 21 | -1.375 | .13 | .7 | 2 |
| 22 | -.377 | .012 | .2 | 7 |
| 23 | -1.375 | .13 | .4 | 1 |
| 24 | .583 | .091 | .2 | 3 |
| 25 | .057 | 0 | 0 | 2 |
| 26 | .857 | .066 | .3 | 2 |
| 27 | -.603 | .212 | .4 | 6 |
| 28 | 2.267 | .369 | 1 | 1 |
| 29 | .878 | .144 | .1 | 1 |
| 30 | -.088 | 2E-03 | 0 | 9 |
| 31 | -.993 | .221 | .4 | 2 |
| 32 | .057 | 0 | 0 | 1 |
| 33 | -.402 | .132 | .7 | 21 |
| 34 | .878 | .144 | .1 | 1 |
| 35 | .361 | .127 | .9 | 37 |
| 36 | .057 | 0 | 0 | 1 |
| 37 | .596 | .034 | .1 | 2 |
| 38 | .261 | .05 | .9 | 69 |
| 39 | -.146 | 8E-03 | 0 | 12 |
| 40 | -.61 | .071 | .1 | 2 |
| 41 | -.946 | .241 | 3.1 | 18 |
| 42 | .878 | .144 | .6 | 4 |
| 43 | .757 | .29 | 3.1 | 28 |
| 44 | .864 | .146 | .9 | 6 |
| 45 | .689 | .142 | .6 | 7 |
| 46 | 2.267 | .369 | 2 | 2 |
| 47 | -1.2 | .101 | .6 | 2 |
| 48 | -.651 | .067 | .2 | 3 |
| 49 | 2.267 | .369 | 1 | 1 |
| 50 | .878 | .144 | .1 | 1 |
| 51 | .197 | .018 | 0 | 4 |
| 52 | .108 | 4E-03 | 0 | 7 |
| 53 | -1.227 | .112 | .3 | 1 |
| 54 | .857 | .066 | .1 | 1 |
| 55 | -.61 | .071 | .1 | 1 |
| 56 | -.679 | .094 | .2 | 2 |
| 57 | -.876 | .126 | .9 | 6 |
| 58 | -.61 | .071 | .2 | 3 |
| 59 | .531 | .15 | 3.8 | 70 |
| 60 | -1.227 | .112 | .6 | 2 |
| 61 | .368 | .027 | .2 | 6 |
| 62 | -.038 | 5E-03 | .1 | 263 |
| 63 | .857 | .066 | .1 | 1 |
| 64 | .878 | .144 | 1.5 | 10 |
| 65 | .26 | .049 | .1 | 10 |
| 66 | .291 | .15 | .3 | 19 |
| 67 | .057 | 0 | 0 | 2 |
| 68 | .878 | .144 | .1 | 1 |
| 69 | 2.267 | .369 | 3 | 3 |
| 70 | .462 | .114 | .1 | 3 |
| 71 | .382 | .058 | .1 | 3 |
| 72 | -.028 | .018 | 0 | 220 |
| 73 | -.897 | .135 | .3 | 2 |
| 74 | -.479 | .112 | 2.9 | 66 |
| 75 | -1.227 | .112 | 1.2 | 4 |

| | | | | |
|-----|--------|-------|------|-----|
| 76 | .591 | .065 | .2 | 3 |
| 77 | 2.267 | .369 | 1 | 1 |
| 78 | -.075 | .016 | .2 | 141 |
| 79 | -.61 | .071 | .1 | 1 |
| 80 | -.285 | .058 | .3 | 22 |
| 81 | .159 | .033 | .5 | 97 |
| 82 | -.61 | .071 | .2 | 3 |
| 83 | .012 | 0 | 0 | 63 |
| 84 | .104 | .014 | .3 | 167 |
| 85 | .595 | .181 | 3.1 | 46 |
| 86 | .018 | 0 | 0 | 44 |
| 87 | -.429 | .187 | 2.7 | 76 |
| 88 | .878 | .144 | .1 | 1 |
| 89 | 1.259 | .403 | 1.2 | 4 |
| 90 | -.61 | .071 | .1 | 1 |
| 91 | -1.322 | .276 | .7 | 2 |
| 92 | .382 | .09 | .8 | 28 |
| 93 | -.023 | 4E-03 | 0 | 337 |
| 94 | -.61 | .071 | .1 | 1 |
| 95 | .315 | 3E-03 | .1 | 4 |
| 96 | .436 | .054 | .4 | 11 |
| 97 | .597 | .177 | .2 | 3 |
| 98 | .45 | .021 | 0 | 1 |
| 99 | .45 | .021 | 0 | 1 |
| 100 | .158 | 7E-03 | 0 | 3 |
| 101 | .465 | .115 | 1.2 | 30 |
| 102 | -1.189 | .542 | 24 | 88 |
| 103 | 2.267 | .369 | 1 | 1 |
| 104 | 1.354 | .408 | 11.3 | 32 |
| 105 | -1.416 | .144 | .4 | 1 |
| 106 | -.012 | 0 | 0 | 167 |
| 107 | -.277 | .028 | .1 | 4 |
| 108 | -.269 | .017 | 0 | 2 |
| 109 | -.089 | 4E-03 | 0 | 8 |
| 110 | .925 | .303 | .5 | 3 |

Tableau 36: Données numériques de l' AFC :
Milieu expérimental (Modules).

VALEUR PROPRE TRIVIALE: 1.00000001
INERTIE TOTALE: 1.46613527
CHI-DEUX: 1834.13522

VALEURS PROPRES:

.4257
.3425
.2133

CONTRIBUTION A L'INERTIE TOTALE:

29 %
23.4 %
14.5 %

NOMBRE D'AXES A AFFICHER ? 3
ETUDE DES COLONNES DU TABLEAU

AXE 1

| CROIX | COORD | CORREL | CONTR | POIDS |
|-------|-------|--------|-------|-------|
| 1 | .697 | .056 | 3.7 | 41 |
| 2 | .237 | .01 | .6 | 56 |
| 3 | .628 | .289 | 9.6 | 130 |
| 4 | .737 | .385 | 15.6 | 153 |
| 5 | .751 | .426 | 12.5 | 118 |
| 6 | .233 | .06 | 2 | 194 |
| 7 | -.276 | .119 | 3.1 | 217 |
| 8 | -.907 | .888 | 52.8 | 342 |

AXE 2

| CROIX | COORD | CORREL | CONTR | POIDS |
|-------|--------|--------|-------|-------|
| 1 | 2.379 | .658 | 54.2 | 41 |
| 2 | 1.592 | .473 | 33.1 | 56 |
| 3 | -.43 | .135 | 5.6 | 130 |
| 4 | -.29 | .06 | 3 | 153 |
| 5 | -.31 | .073 | 2.6 | 118 |
| 6 | -.082 | 8E-03 | .3 | 194 |
| 7 | -.151 | .036 | 1.2 | 217 |
| 8 | -3E-03 | 0 | 0 | 342 |

AXE 3

| CROIX | COORD | CORREL | CONTR | POIDS |
|-------|--------|--------|-------|-------|
| 1 | 1.494 | .259 | 34.3 | 41 |
| 2 | -1.487 | .413 | 46.4 | 56 |
| 3 | .195 | .028 | 1.8 | 130 |
| 4 | .173 | .021 | 1.7 | 153 |
| 5 | .054 | 2E-03 | .1 | 118 |
| 6 | -.418 | .193 | 12.7 | 194 |
| 7 | -.027 | 1E-03 | .1 | 217 |
| 8 | .148 | .024 | 2.8 | 342 |

ETUDE DES LIGNES

| AXE 1 | | | | |
|-------|--------|--------|-------|-------|
| CARRE | COORD | CORREL | CONTR | POIDS |
| 1 | .36 | .021 | 0 | 2 |
| 2 | -1.39 | .727 | .4 | 1 |
| 3 | -.516 | .175 | .1 | 2 |
| 4 | -.252 | .067 | .3 | 23 |
| 5 | -.424 | .038 | 0 | 1 |
| 6 | -.346 | .233 | .9 | 42 |
| 7 | .357 | .023 | 0 | 1 |
| 8 | -.178 | .166 | .8 | 132 |
| 9 | -.656 | .551 | 6.2 | 77 |
| 10 | 1.151 | .138 | .2 | 1 |
| 11 | 1.016 | .114 | .4 | 2 |
| 12 | .357 | .023 | 0 | 1 |
| 13 | .622 | .127 | .2 | 3 |
| 14 | .357 | .023 | 0 | 1 |
| 15 | -.411 | .201 | 1.3 | 42 |
| 16 | -.87 | .703 | 2.6 | 18 |
| 17 | .357 | .023 | 0 | 1 |
| 18 | 1.069 | .039 | .2 | 1 |
| 19 | 1.069 | .039 | .2 | 1 |
| 20 | .357 | .023 | 0 | 1 |
| 21 | 1.151 | .138 | .2 | 1 |
| 22 | .636 | .205 | .5 | 7 |
| 23 | -.119 | 6E-03 | 0 | 2 |
| 24 | .776 | .388 | 7 | 62 |
| 25 | -.588 | .199 | .4 | 6 |
| 26 | -1.39 | .727 | 4.7 | 13 |
| 27 | .357 | .023 | 0 | 1 |
| 28 | .658 | .206 | .4 | 5 |
| 29 | -.424 | .038 | 0 | 1 |
| 30 | -1.39 | .727 | .4 | 1 |
| 31 | -1.39 | .727 | .7 | 2 |
| 32 | -1.39 | .727 | .4 | 1 |
| 33 | .963 | .107 | .2 | 1 |
| 34 | 1.13 | .178 | .2 | 1 |
| 35 | -1.39 | .727 | .4 | 1 |
| 36 | -.262 | .098 | .5 | 40 |
| 37 | .363 | 6E-03 | 0 | 1 |
| 38 | .376 | .079 | 1.5 | 58 |
| 39 | 1.089 | .071 | .9 | 4 |
| 40 | -.02 | 1E-03 | 0 | 22 |
| 41 | -1.39 | .727 | .7 | 2 |
| 42 | .363 | 6E-03 | .1 | 3 |
| 43 | .758 | .172 | 1 | 9 |
| 44 | .152 | .018 | .1 | 13 |
| 45 | 1.069 | .039 | .2 | 1 |
| 46 | -.252 | .067 | .1 | 9 |
| 47 | 1.069 | .039 | .2 | 1 |
| 48 | .224 | .01 | .1 | 12 |
| 49 | -.441 | .119 | .3 | 9 |
| 50 | -.545 | .513 | 1.8 | 33 |
| 51 | .363 | 6E-03 | 0 | 2 |
| 52 | -.031 | 1E-03 | 0 | 5 |
| 53 | -.613 | .497 | .6 | 8 |
| 54 | .513 | .103 | .2 | 5 |
| 55 | .69 | .128 | 1.1 | 12 |
| 56 | .722 | .628 | 26.3 | 269 |
| 57 | .231 | .175 | .7 | 73 |
| 58 | .421 | .176 | .3 | 10 |
| 59 | .66 | .144 | .2 | 2 |
| 60 | -1.066 | .077 | 25.0 | 121 |
| 61 | .66 | .144 | .2 | 2 |
| 62 | 1.088 | .248 | .7 | 3 |
| 63 | 1.141 | .352 | .5 | 2 |
| 64 | .357 | .023 | .1 | 6 |
| 65 | -.361 | .127 | .3 | 13 |
| 66 | -.033 | 1E-03 | 0 | 4 |
| 67 | .357 | .023 | 0 | 1 |
| 68 | .357 | .023 | 0 | 1 |
| 69 | .357 | .023 | 0 | 1 |
| 70 | .357 | .023 | 0 | 1 |
| 71 | -.905 | .582 | 2.8 | 18 |
| 72 | .357 | .023 | 0 | 1 |
| 73 | -.424 | .038 | 0 | 1 |
| 74 | -1.39 | .727 | .4 | 1 |
| 75 | -.424 | .038 | 0 | 1 |

| | | | | |
|----|-------|-------|----|---|
| 76 | -.13 | 9E-03 | 0 | 2 |
| 77 | 1.089 | .088 | .7 | 3 |
| 78 | 1.151 | .138 | .2 | 1 |
| 79 | -1.39 | .727 | .7 | 2 |
| 80 | .663 | .063 | .2 | 2 |
| 81 | 1.18 | .173 | .2 | 1 |
| 82 | .363 | 6E-03 | 0 | 1 |
| 83 | 1.13 | .178 | .2 | 1 |

| | AXE 2 | | | |
|-------|--------|--------|-------|-------|
| CARRE | COORD | CORREL | CONTR | POIDS |
| 1 | 1.289 | .268 | .8 | 2 |
| 2 | -5E-03 | 0 | 0 | 1 |
| 3 | -.073 | 3E-03 | 0 | 2 |
| 4 | .086 | 8E-03 | 0 | 23 |
| 5 | -.258 | .014 | 0 | 1 |
| 6 | .117 | .027 | .1 | 42 |
| 7 | -.141 | 4E-03 | 0 | 1 |
| 8 | -.097 | .049 | .3 | 132 |
| 9 | .024 | 1E-03 | 0 | 77 |
| 10 | -.53 | .029 | .1 | 1 |
| 11 | 1.665 | .307 | 1.3 | 2 |
| 12 | -.141 | 4E-03 | 0 | 1 |
| 13 | -.27 | .024 | .1 | 3 |
| 14 | -.141 | 4E-03 | 0 | 1 |
| 15 | -.134 | .021 | .2 | 42 |
| 16 | .055 | 3E-03 | 0 | 18 |
| 17 | -.141 | 4E-03 | 0 | 1 |
| 18 | 4.065 | .56 | 3.9 | 1 |
| 19 | 4.065 | .56 | 3.9 | 1 |
| 20 | -.141 | 4E-03 | 0 | 1 |
| 21 | -.53 | .029 | .1 | 1 |
| 22 | .228 | .026 | .1 | 7 |
| 23 | -.267 | .028 | 0 | 2 |
| 24 | -.058 | 2E-03 | 0 | 62 |
| 25 | .552 | .175 | .4 | 6 |
| 26 | -5E-03 | 0 | 0 | 13 |
| 27 | -.141 | 4E-03 | 0 | 1 |
| 28 | 1.1 | .578 | 1.4 | 5 |
| 29 | -.258 | .014 | 0 | 1 |
| 30 | -5E-03 | 0 | 0 | 1 |
| 31 | -5E-03 | 0 | 0 | 2 |
| 32 | -5E-03 | 0 | 0 | 1 |
| 33 | -.735 | .063 | .1 | 1 |
| 34 | -.496 | .034 | .1 | 1 |
| 35 | -5E-03 | 0 | 0 | 1 |
| 36 | -.235 | .079 | .5 | 40 |
| 37 | 2.72 | .347 | 1.7 | 1 |
| 38 | 1.238 | .858 | 20.7 | 58 |
| 39 | 2.916 | .506 | 7.9 | 4 |
| 40 | -.097 | .032 | 0 | 22 |
| 41 | -5E-03 | 0 | 0 | 2 |
| 42 | 2.72 | .347 | 5.2 | 3 |
| 43 | .423 | .054 | .4 | 9 |
| 44 | .378 | .113 | .4 | 13 |
| 45 | 4.065 | .56 | 3.9 | 1 |
| 46 | .344 | .125 | .2 | 9 |
| 47 | 4.065 | .56 | 3.9 | 1 |
| 48 | 2.219 | .955 | 13.8 | 12 |
| 49 | .491 | .148 | .5 | 9 |
| 50 | -.07 | 8E-03 | 0 | 33 |
| 51 | 2.72 | .347 | 3.5 | 2 |
| 52 | .343 | .066 | .1 | 5 |
| 53 | .27 | .096 | .1 | 8 |
| 54 | .36 | .051 | .2 | 5 |
| 55 | .651 | .114 | 1.2 | 12 |
| 56 | -.455 | .249 | 13 | 269 |
| 57 | -.313 | .321 | 1.7 | 73 |
| 58 | -.398 | .158 | .4 | 10 |
| 59 | -.438 | .063 | .1 | 2 |
| 60 | -.072 | 4E-03 | .1 | 121 |
| 61 | -.438 | .063 | .1 | 2 |
| 62 | -.598 | .075 | .3 | 3 |
| 63 | -.513 | .071 | .1 | 2 |
| 64 | -.141 | 4E-03 | 0 | 6 |
| 65 | -.126 | .015 | 0 | 13 |
| 66 | -.199 | .015 | 0 | 4 |

| | | | | |
|----|--------|-------|-----|----|
| 67 | -.141 | 4E-03 | 0 | 1 |
| 68 | -.141 | 4E-03 | 0 | 1 |
| 69 | -.141 | 4E-03 | 0 | 1 |
| 70 | -.141 | 4E-03 | 0 | 1 |
| 71 | -.043 | 1E-03 | 0 | 18 |
| 72 | -.141 | 4E-03 | 0 | 1 |
| 73 | -.258 | .014 | 0 | 1 |
| 74 | -5E-03 | 0 | 0 | 1 |
| 75 | -.258 | .014 | 0 | 1 |
| 76 | -.251 | .032 | 0 | 2 |
| 77 | 2.545 | .481 | 4.5 | 3 |
| 78 | -.53 | .029 | .1 | 1 |
| 79 | -5E-03 | 0 | 0 | 2 |
| 80 | .993 | .141 | .5 | 2 |
| 81 | -.496 | .034 | .1 | 1 |
| 82 | 2.72 | .347 | 1.7 | 1 |
| 83 | -.496 | .034 | .1 | 1 |

| | AXE 3 | | | |
|-------|--------|--------|-------|-------|
| CARRE | COORD | CORREL | CONTR | POIDS |
| 1 | -2.063 | .687 | 3.2 | 2 |
| 2 | .321 | .039 | 0 | 1 |
| 3 | -.292 | .056 | .1 | 2 |
| 4 | -.562 | .335 | 2.7 | 23 |
| 5 | -.058 | 1E-03 | 0 | 1 |
| 6 | -.452 | .397 | 3.2 | 42 |
| 7 | -.905 | .15 | .3 | 1 |
| 8 | 0 | 0 | 0 | 132 |
| 9 | -.036 | 2E-03 | 0 | 77 |
| 10 | .117 | 1E-03 | 0 | 1 |
| 11 | 1.028 | .37 | 2.5 | 2 |
| 12 | -.905 | .15 | .3 | 1 |
| 13 | -.564 | .104 | .4 | 3 |
| 14 | -.905 | .15 | .3 | 1 |
| 15 | .02 | 0 | 0 | 42 |
| 16 | .029 | 1E-03 | 0 | 18 |
| 17 | -.905 | .15 | .3 | 1 |
| 18 | 3.235 | .355 | 3.9 | 1 |
| 19 | 3.235 | .355 | 3.9 | 1 |
| 20 | -.905 | .15 | .3 | 1 |
| 21 | .117 | 1E-03 | 0 | 1 |
| 22 | .489 | .121 | .6 | 7 |
| 23 | .219 | .019 | 0 | 2 |
| 24 | .04 | 1E-03 | 0 | 62 |
| 25 | .823 | .39 | 1.5 | 6 |
| 26 | .321 | .039 | .5 | 13 |
| 27 | -.905 | .15 | .3 | 1 |
| 28 | .09 | 4E-03 | 0 | 5 |
| 29 | -.058 | 1E-03 | 0 | 1 |
| 30 | .321 | .039 | 0 | 1 |
| 31 | .321 | .039 | .1 | 2 |
| 32 | .321 | .039 | 0 | 1 |
| 33 | .422 | .021 | .1 | 1 |
| 34 | .375 | .02 | .1 | 1 |
| 35 | .321 | .039 | 0 | 1 |
| 36 | .173 | .043 | .4 | 40 |
| 37 | -3.221 | .486 | 3.9 | 1 |
| 38 | -.199 | .022 | .9 | 58 |
| 39 | 2.456 | .358 | 9 | 4 |
| 40 | -.183 | .111 | .3 | 22 |
| 41 | .321 | .039 | .1 | 2 |
| 42 | -3.221 | .486 | 11.7 | 3 |
| 43 | .287 | .025 | .3 | 9 |
| 44 | .493 | .192 | 1.2 | 13 |
| 45 | 3.235 | .355 | 3.9 | 1 |
| 46 | .214 | .048 | .2 | 9 |
| 47 | 3.235 | .355 | 3.9 | 1 |
| 48 | .116 | 3E-03 | .1 | 12 |
| 49 | -.454 | .126 | .7 | 9 |
| 50 | .296 | .151 | 1.1 | 33 |
| 51 | -3.221 | .486 | 7.8 | 2 |
| 52 | -.366 | .075 | .3 | 5 |
| 53 | -.476 | .299 | .7 | 8 |
| 54 | -1.112 | .486 | 2.3 | 5 |
| 55 | -1.251 | .42 | 7 | 12 |
| 56 | .11 | .015 | 1.2 | 269 |
| 57 | -.102 | .034 | .3 | 73 |

| | | | | |
|----|--------|-------|-----|-----|
| 58 | .122 | .015 | .1 | 10 |
| 59 | -.241 | .019 | 0 | 2 |
| 60 | .208 | .033 | 2 | 121 |
| 61 | -.241 | .019 | 0 | 2 |
| 62 | .219 | .01 | .1 | 3 |
| 63 | .246 | .016 | 0 | 2 |
| 64 | -.905 | .15 | 1.8 | 6 |
| 65 | -.332 | .107 | .5 | 13 |
| 66 | -.481 | .113 | .3 | 4 |
| 67 | -.905 | .15 | .3 | 1 |
| 68 | -.905 | .15 | .3 | 1 |
| 69 | -.905 | .15 | .3 | 1 |
| 70 | -.905 | .15 | .3 | 1 |
| 71 | -.019 | 0 | 0 | 18 |
| 72 | -.905 | .15 | .3 | 1 |
| 73 | -.058 | 1E-03 | 0 | 1 |
| 74 | .321 | .039 | 0 | 1 |
| 75 | -.058 | 1E-03 | 0 | 1 |
| 76 | .348 | .062 | .1 | 2 |
| 77 | 2.282 | .387 | 5.9 | 3 |
| 78 | .117 | 1E-03 | 0 | 1 |
| 79 | .321 | .039 | .1 | 2 |
| 80 | -1.4 | .28 | 1.5 | 2 |
| 81 | .375 | .02 | .1 | 1 |
| 82 | -3.221 | .486 | 3.9 | 1 |
| 83 | .375 | .02 | .1 | 1 |

Abréviations utilisées pour le traitement mathématique des données (Analyses Factorielles des Correspondances - Diagrammes Rangs - Fréquences)

| | |
|-------|-----------------------------------|
| AA | <i>Abra alba</i> |
| AC | <i>Armandia cirrosa</i> |
| AF | <i>Aricia foetida</i> |
| AO | <i>Aonides oxycephala</i> |
| AP | <i>Acanthocardia paucicostata</i> |
| C | Cirratulidae |
| CC | Cirratulidae sp 1 |
| CCa | <i>Capitella capitata</i> |
| CE | <i>Cardium exiguum</i> |
| CF | <i>Cirrophorus cf. furcatus</i> |
| CG | <i>Corbula gibba</i> |
| CH | <i>Chone</i> sp |
| CHi | <i>Chiton</i> |
| CI sp | Cirratulidae sp 2 |
| CR | <i>Corophium runcicorne</i> |
| C sp | <i>Caprella</i> sp |
| Cr | Crangonidae |
| Co | <i>Corophium</i> sp |
| DS | <i>Dexamine spinosa</i> |
| EP | <i>Erichthonius punctatus</i> |
| GA | <i>Gammarus aequicauda</i> |
| GI | <i>Gammarus insensibilis</i> |
| GE | <i>Golfingia elongata</i> |
| GM | <i>Gouldia minima</i> |
| HF | <i>Heteromastus filiformis</i> |
| LL | <i>Leptomysis linguura</i> |
| LLa | <i>Lumbrinereis latreilli</i> |
| LP | <i>Leucothoë pachycera</i> |
| Mi | <i>Microdeutopus</i> sp |
| MB | <i>Microdeutopus bifidus</i> |
| ME | <i>Mercierella enigmatica</i> |
| MG | <i>Maera grossimana</i> |
| M sp | <i>Macropipus</i> sp |
| N | Nereïdae |
| NC | <i>Nereis caudata</i> |
| Ne | Nematodes |
| NL | <i>Notomastus latericerus</i> |
| NV | <i>Nicolea venustula</i> |
| OP | <i>Ophryotrocha puerilis</i> |
| PA | <i>Pectinaria auricoma</i> |
| PC | <i>Pista cristata</i> |
| PM | <i>Phtisica marina</i> |
| PMa | <i>Prionospio malmgreni</i> |
| PMe | <i>Polycirrus medusa</i> |
| S | Spionidae |
| Sa | Sabellidae |
| SE | <i>Stylarioïdes eruca</i> |
| SH | <i>Syllis hyalina</i> |
| SM | <i>Stenothoë monoculoides</i> |
| SP | <i>Syllis prolifera</i> |
| SR | <i>Staurocephalus rudolphii</i> |
| SaR | <i>Scrupocellaria reptans</i> |
| S sp | <i>Spio</i> sp |
| T | Terebellidae |
| TH | <i>Tharyx</i> sp |
| TS | <i>Tellina serrata</i> |
| UG | <i>Upogebia cf. graciliceps</i> |
| VA | <i>Venerupis aurea</i> |

ANNEXE III

Liste des espèces par ordre alphabétique, Groupes systématiques
et significations écologiques (et Table des Abréviations).

Expérience en Méditerranée.

INDEX DES ESPECES

Les espèces sont classées par ordre alphabétique, chaque dénomination spécifique étant suivie du nom de l'auteur ayant effectué la description d'origine. Ensuite, le groupe systématique et la signification écologique de chaque espèce sont indiqués au moyen d'abréviations.

| | | |
|--|-----|-------------------|
| <i>Abra alba</i> (Wood, 1802) | Mol | Vas. tol. |
| <i>Acanthocardia paucicostata</i> | Mol | Vas. tol. |
| <i>Amphitoe ramondi</i> (Audouin, 1826) | Cru | AP |
| Ampharetidae | Pol | Sspr |
| <i>Amphitrite cirrata</i> (Müller) (Malmgren, 1865) | Pol | Sspr |
| <i>Amphitrite variabilis</i> | Pol | Sspr |
| <i>Amphitrite</i> sp. | Pol | Sspr |
| <i>Amphiura chiajei</i> (Forbes) | Ecm | Vas. tol. |
| <i>Aonides oxycephala</i> (Sars, 1862) | Pol | Excl. SVMC |
| Aphroditidae | Pol | Sspr |
| <i>Aricia foetida</i> (Claparède, 1868) | Pol | Excl. SVMC |
| <i>Aricia</i> sp. | Pol | Sspr |
| <i>Armandia cirrosa</i> (Grube, 1868) | Pol | SVMC, Lég. Des. |
| Ascidies | Asc | Sspr |
| <i>Athanas nitescens</i> (Leach, 1814) | Cru | Préf. C, GSO |
| <i>Balanus</i> sp. | Cru | Sspr |
| <i>Calyptraea sinensis</i> (Linné) | Mol | Lre |
| <i>Capitella capitata</i> (Fabricius, 1780) | Pol | Ind. Poll. |
| Capitellidae | Pol | Sspr |
| <i>Caprella acanthifera</i> (Leach) | Cru | Lre, Ind. Veg. |
| <i>Caprella</i> sp. | Cru | Sspr |
| <i>Cardium exiguum</i> (Gmelin) | Mol | Ind. Poll. |
| <i>Cerithium vulgatum</i> (Brocchi, 1814) | Mol | Vas. |
| <i>Cheirocratus sundevalli</i> (Rathke, 1843) | Cru | Caract. SM |
| <i>Chone collaris</i> (Langerhans, 1880) | Pol | Excl. SVMC |
| <i>Chrysopetalum debile</i> (Grube, 1855) | Pol | AP |
| Cirratulidae sp 1 | Pol | Sspr |
| Cirratulidae sp 2 | Pol | Sspr |
| Cirratulidae | Pol | Sspr |
| <i>Cirrophorus</i> cf. <i>furcatus</i> (Hartman, 1957) | Pol | Sspr |
| <i>Clymene lumbricoides</i> (Quatrefages, 1865) | Pol | HP |
| <i>Corbula</i> (Aloidis) <i>gibba</i> (Olivi, 1792) | Mol | Lre, Ind, Mo |
| <i>Corophium runcicorne</i> (Della Valle, 1893) | Cru | Préf. DC |
| <i>Corophium</i> sp | Cru | Sspr |
| Crangonidae | Cru | Sspr |
| <i>Cymodoce</i> sp | Cru | Sspr |
| Decapodes | Cru | Sspr |
| <i>Dexamine spinosa</i> (Montagu, 1813) | Cru | Préf. HP, B. Veg. |
| <i>Drilonereis</i> sp. | Pol | Sspr |

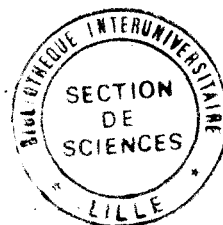
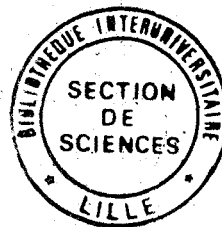
| | | |
|---|------|----------------------|
| <i>Erichthonius</i> cf. "brasiliensis" (Dana, 1855) | Cru | AP, Ind. Séd. Des. |
| <i>Erichthonius pachycera</i> | Cru | Sspr |
| <i>Erichthonius punctatus</i> (Bate, 1857) | Cru | Lre |
| <i>Eunice vittata</i> | Pol | Lre |
| (Delle Chiaje) (Saint-Joseph, 1898) | | |
| <i>Eunice</i> sp. | Pol | Sspr |
| Eunicidae | Pol | Sspr |
| <i>Flabelligera diplochaitos</i> | Pol | Vas., Lég. Des. |
| <i>Gammarus aequicauda</i> (Martynov, 1931) | Cru | Ind. Des. |
| <i>Gammarus insensibilis</i> (Stock, 1966) | Cru | Ind. Des. |
| <i>Glycera convoluta</i> (Keferstein, 1862) | Pol | Préf. SFHN, Sab. str |
| <i>Gnathia</i> sp. | Cru | Sspr |
| <i>Gobius cruentatus</i> | Poi | Préf. HP |
| <i>Golfingia elongata</i> (Keferstein) | Sip | Excl. DE |
| <i>Gouldia minima</i> (Montagu) | Mol | Grav. |
| <i>Harmathoë</i> sp. | Pol | Sspr |
| Heliotidae | Mol | Sspr |
| <i>Heteromastus filiformis</i> (Eisig, 1887) | Pol | Excl. SVMC |
| <i>Iphinoë tenella</i> (Sars) | Cru | Vas. tol. |
| <i>Irus irus</i> | Mol | Sspr |
| Isopodes | Cru | Sspr |
| <i>Jassa falcata</i> (Montagu, 1808) | Cru | Ind. Poll., Des. |
| <i>Leptochelia</i> sp. | Cru | Sspr |
| <i>Leptomysis linguura</i> | Cru | SM |
| <i>Lembos spiniventris</i> (Della Valle) | Cru | FS |
| <i>Leucothoë pachycera</i> | Cru | SGCF |
| <i>Leucothoë</i> sp. | Cru | Sspr |
| <i>Loripes lacteus</i> (Linné) | Mol | Excl. SVMC |
| <i>Lumbrinereis latreilli</i> | Pol. | Lre, Ind. Mo |
| (Audouin et Edwards) (Saint-Joseph, 1898) | | |
| <i>Macropipus</i> sp. | Cru | Sspr |
| <i>Macropodia rostrata</i> | Cru | Lre |
| <i>Maera grossimana</i> (Montagu, 1808) | Cru. | FSD |
| <i>Marphysa sanguinea</i> | Pol | Vas. tol. |
| (Montagu) (Audouin et Edwards, 1834) | | |
| <i>Melita palmata</i> (Montagu, 1804) | Cru | Ind. Des. |
| <i>Mercierella enigmatica</i> (Fauvel, 1923) | Pol | Excl. LEE, Ind. Des. |
| <i>Metaphoxus pectinatus</i> (A. Walker) | Cru | Grav. |
| <i>Microdeutopus bifidus</i> (Myers, 1977) | Cru | AP |
| <i>Microdeutopus versiculatus</i> (Bate, 1856) | Cru | Lre, Ind. Mo |
| <i>Microdeutopus</i> sp. | Cru | Sspr |
| <i>Modiolus</i> sp. | Mol | Sspr |
| Mysidacés | Cru | Sspr |
| <i>Mysella bidentata</i> (Montagu, 1803) | Mol | VTC |
| <i>Nannastacus unguiculatus</i> (Bate, 1859) | Cru | Grav. |
| <i>Nebalia</i> sp. | Cru | Sspr |
| Nematodes | Nem | Sspr |
| <i>Nematonereis unicornis</i> (Grube, 1840) | Pol | Mixt. |
| <i>Nereis caudata</i> | Pol | Ind. Poll. |
| (Delle Chiaje) (Fauvel, 1913) | | |
| <i>Nereis</i> sp. | Pol | Sspr |

| | | |
|--|-----|-----------------------|
| Nereidae | Pol | Sspr |
| Nicolea venustula | Pol | AP |
| (Montagu) (Marenzeller, 1884) | | |
| Notomastus latericerus (Sars, 1851) | Pol | Vas. tol. |
| Ophyotrocha puerilis | Pol | Tot. Poll. |
| (Claparède et Mecznikow) (Bonnier, 1893) | | |
| Oxyrinche | Cru | Sspr |
| Paracentrotus lividus (Lamarck) | Ecm | AP |
| Pectinaria auricoma | Pol | Préf. DE, Vas. tol. |
| (Müller) (Lo Bianco, 1893) | | |
| Pectinaria koreni | Pol | Sab. tol. |
| (Malmgren) (Nilsson, 1912) | | |
| Pereionotus testudo | Cru | Lre |
| Phtisica marina (Slabber) | Cru | Lre, Préf. GSM |
| Phyllodoce mucosa (Oersted, 1843) | Pol | Sab. |
| Phyllodoce vittata (Ehlers, 1864) | Pol | Sspr |
| Phyllodoce sp. | Pol | Sspr |
| Pista cristata (Müller) (Malmgren, 1865) | Pol | Vas. tol. |
| Pista maculata (Dalyell) (Hessle, 1917) | Pol | Sspr |
| Pista sp. | Pol | Sspr |
| Polycirrus medusa (Grube, 1855) | Pol | Vas. tol. |
| Polycirrus sp. | Pol | Sspr |
| Pomatoceros triqueter (Linné, 1758) | Pol | Sspr |
| Prionospio malmgreni (Claparède, 1868) | Pol | Excl. SFBC |
| Prionospio sp. | Pol | Sspr |
| Sabellidae | Pol | Sspr |
| Scrupocellaria reptans (Linné, 1758) | Bry | SD |
| Schizoporella longirostris (Hihcks, 1886) | Bry | Tol. Poll., Ind. Séd. |
| Scolecopsis sp. | Pol | Sspr |
| Serpulidae | Pol | Sspr |
| Siriella jaltensis (Zerniavsky, 1868) | Cru | Préf. GO |
| Spio decoratus | Pol | Ind. Mo |
| Spio sp. | Pol | Sspr |
| Spionidae | Pol | Sspr |
| Staurocephalus rudolphii (Delle Chiaje, 1828) | Pol | Ind. Poll. |
| Stenothoe monoculoides (Montagu, 1815) | Cru | AP |
| Sthenelais boa (Johnston, 1833) | Pol | Sab. tol. |
| Stylarioides eruca (Claparède, 1870) | Pol | Mixt. |
| Stylarioides plumosa (Müller, 1776) | Pol | Minut. |
| Stylarioides sp. | Pol | Sspr |
| Syllis gracilis (Grabe, 1840) | Pol | AP, SD |
| Syllis hyalina (Grube, 1863) | Pol | AP, SD |
| Syllis prolifera (Krohn, 1852) | Pol | AD, SD |
| Syllis spongicola (Grube, 1855) | Pol | Excl. C |
| Syllidae | Pol | Sspr |
| Synchelidium sp. | Cru | Sspr |
| Tanais cavolini (Milne Edwards) | Cru | AP |
| Tanaidacé sp 1 | Cru | Sspr |
| Tanaidacé sp 2 | Cru | Sspr |
| Tellina serrata (Renier) | Mol | Excl. DE |
| Terebellidae | Pol | Sspr |
| Upogebia cf. graciliceps | Cru | SVMC |
| Venerupis aurea | Mol | Excl. SVMC |
| Venus verrucosa (Linné) | Mol | HP |
| Zoobothryon verticillatum (Delle Chiaje, 1822) | Bry | P. Poll. |

TABLE DES ABREVIATIONS

On trouvera, dans cette table, les abréviations des dénominations des biocoenoses et des divers stocks écologiques importants (abréviations utilisées dans le texte, les figures, l'index et les tableaux), ainsi que les abréviations des groupes systématiques employées dans l'index.

| | |
|------------|---|
| A | = Abondance |
| Am | = Abondance moyenne |
| AFC | = Analyse Factorielle des Correspondances |
| AP | = Biocenose des Algues Photophiles |
| Asc. | = Ascidiées |
| B | = Biocenose |
| Bry. | = Bryozoaires |
| B. Veg. | = Biotopes Végétaux |
| C | = Biocenose Coralligène |
| Caract. | = Caractéristique |
| Cru. | = Crustacé |
| D | = Dominance |
| DC | = Biocenose des Fonds Détritiques Côtiers |
| DE | = Biocenose des Fonds Détritiques Envasés |
| Dm | = Dominance moyenne |
| Ecm. | = Echinoderme |
| Excl. | = Exclusive |
| FS | = Fonds Sableux |
| FSD | = Fonds Sableux durs |
| Grav. | = Espèce accompagnatrice gravellicole |
| GO | = Grottes obscures |
| GSM | = Grottes sous-marines |
| HP | = Biocenose de l'Herbier de Posidonies |
| Ind. Des. | = Espèce indicatrice de dessalure |
| Ind. Poll. | = Espèce indicatrice de pollution |
| Ind. Séd. | = Espèce indicatrice de sédimentation |
| Ind. Vég. | = Espèce indicatrice de végétation |
| Lég. Des. | = Légère dessalure |
| LEE | = Biocenose Lagunaire Euryhaline et Eurytherme |
| Lre | = Espèce à large répartition écologique |
| Mo | = Matière organique |
| Minut. | = Espèce accompagnatrice minuticole |
| Mixt. | = Espèce accompagnatrice mixticole |
| Mol. | = Mollusque |
| Nmd | = Nématode |
| P | = Degré de Présence |
| Poi. | = Poisson |
| Pol. | = Annélide Polychète |
| P. Poll. | = Espèces des fonds portuaires pollués |
| Préf. | = Espèce caractéristique préférentielle |
| SD | = Substrats durs |
| Sab. str. | = Espèce sabulicole stricte |
| Sab. tol. | = Espèce sabulicole tolérante |
| SFBC | = Biocenose des Sables Fins Bien Calibrés |
| SFHN | = Biocenose des Sables Fins des Hauts Niveaux |
| SGCF | = Biocenose des Sables Grossiers et Fins Gravieres sous influences des Courants de Fond |
| Sip. | = Sipunculide |
| SM | = Substrats Meubles |
| Sspr | = Espèce sans signification écologique précisée |
| SVMC | = Biocenose des Sédiments Vaseux en Mode Calme |
| Vas. str. | = Espèce vasicole stricte |
| Vas. tol. | = Espèce vasicole tolérante |
| VTC | = Biocenose de la Vase Terrigène Côtière |



Etude expérimentale *in situ* de la succession écologique lors de la recolonisation d'un sédiment défauné par pollution en Méditerranée et en Mer du Nord

RESUME

Ce travail concerne les séquences de recolonisation benthique après défaunation par pollution. Les modules expérimentaux étaient placés dans deux zones côtières : Toulon et Dunkerque. Après une phase de latence pendant laquelle une partie de la charge polluante a été relarguée (ammonium, ortho-phosphates, métaux lourds) et le potentiel redox augmenté, le développement des peuplements expérimentaux s'est caractérisé par une augmentation progressive du nombre d'espèces, des effectifs et de la biomasse. Les peuplements expérimentaux ont montré une évolution plus rapide en Mer du Nord, probablement à cause de l'adaptation de cette faune aux perturbations. La recolonisation s'opère globalement à partir d'espèces présentes *in situ*, dont l'abondance est conditionnée par les facteurs du milieu. Cette recolonisation s'effectue en premier lieu par des polychètes et des crustacés opportunistes, les derniers à coloniser étant les mollusques. Les post-larves et juvéniles constituent environ 70% des colonisateurs à Dunkerque. Les modules ont permis, après 19 à 53 semaines d'immersion, le développement de peuplements similaires à ceux du milieu naturel environnant. Cependant leur organisation semble être différente en ce qui concerne le classement des espèces. Les analyses factorielles nous ont permis de caractériser différents scénarios de colonisation dépendant des saisons d'immersion et différant par les peuplements pionniers. Ces scénarios peuvent être tous décrits en termes de recrutements successifs d'importance différente.

MOTS-CLES

Colonisation, Zoobenthos, Succession écologique, Polychètes, Pollution, Analyses d'inertie