

# BIONOMIE BENTHIQUE DE LA PARTIE ORIENTALE DU GOLFE DU MORBIHAN

par

Michel Glémarec

Laboratoire de Zoologie et Station Biologique de Bailleron, Faculté des Sciences de Rennes.

## Résumé

La partie orientale du Golfe du Morbihan est définie par ses caractères marins, sa faible profondeur et ses sédiments envasés. Cinq unités de l'endofaune sont étudiées qualitativement et quantitativement ; elles appartiennent à la communauté à *Abra alba* (Thorson, 1957) définie ici par *Abra alba*, *Corbula gibba* et *Tapes aureus*. Une étude sédimentologique et des taux de carbone et d'azote organiques montre combien la richesse des peuplements en individus est liée aux fortes teneurs en matière organique et en éléments fins, sédimentés en milieu calme.

L'endofaune exprimée sous forme de biovolumes révèle quelles sont les réelles possibilités d'habitat des substrats. La flore et l'épifaune sont décrites et permettent d'ébaucher une chaîne alimentaire, où la place dominante revient aux détritivores. Une épifaune caractéristique des « bouches » d'estuaire est définie.

Dans un dernier chapitre la possibilité de retrouver ailleurs les unités biologiques décrites est discutée. Enfin, ce travail met en évidence quelques données écologiques concernant diverses espèces de l'endofaune.

## INTRODUCTION

Dans la partie occidentale du Golfe du Morbihan (Bretagne du Sud), la topographie est très accusée, les courants exceptionnellement forts. Dès lors, une étude benthique ne peut y être réalisée qu'avec un bâtiment océanographique aux moyens déjà puissants (1).

A l'est, au contraire, les fonds sont envasés, les îles et les côtes basses se prolongent sous la mer par des platiers très peu profonds où seules de petites embarcations peuvent naviguer. Situé au cœur même de cette région, le laboratoire de l'île de Bailleron nous a offert la possibilité d'effectuer le travail de bionomie benthique exposé ici. Celui-ci est donc limité à la partie orientale du Golfe du Morbihan.

---

(1) Le Professeur Guilcher nous a offert la possibilité de prospecter cette région en participant à une mission du « Kornog » en septembre 1962.

## CHAPITRE PREMIER

## A) LA RÉGION ÉTUDIÉE.

Le Golfe du Morbihan (Fig. 1), ancien réseau hydrographique aujourd'hui ennoyé, communique avec l'Océan Atlantique, ou plus exactement avec le Morbraz, par un étroit goulet où s'engouffrent

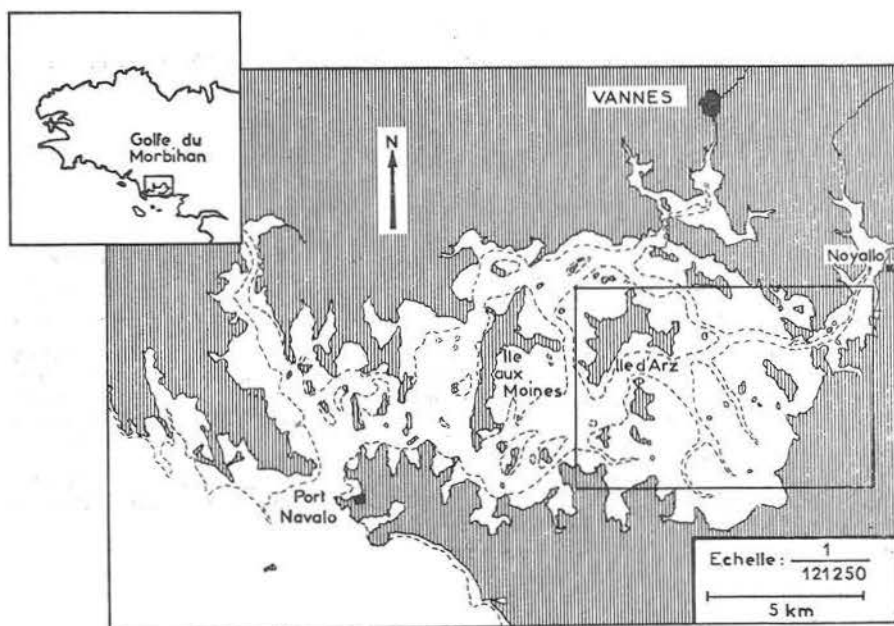


FIG. 1

Le Golfe du Morbihan.

En pointillé, le 0 théorique. La région étudiée est encadrée (cartes II et III, Annexe)

des courants très violents. Ceux-ci, aux grandes marées de vives-eaux, peuvent atteindre une vitesse de 8 nœuds pendant le jusant.

Vers l'Est, ces courants encore très forts s'opposent donc au dépôt de vase. A partir de l'île aux Moines commencent à s'installer les vasières intertidales, mais les parties profondes restent très nettoyées. Les extrémités Nord et Sud de l'île d'Arz délimitent la partie orientale, où les courants affaiblis ne peuvent empêcher l'envasement sédimentaire ; seules les parties profondes, correspondant aux resserrments des côtes et où les eaux retrouvent un peu de leur vigueur,

sont encore peu envasées. La fraction vaseuse ne représente que 30 p. 100 du pourcentage total du sédiment qui est hétérogène (sable 50 p. 100, gravier 20 p. 100). Partout ailleurs, d'immenses vasières se sont installées où la fraction fine représente en moyenne 93 p. 100 du pourcentage, le sable 7 p. 100 (1).

D'après Guilcher (1948) : « Là (Est du Golfe) tout n'est que marais, envasement, littoraux bas imprécis et changeants... Aux abords du Hézo, de Saint-Armel et de l'île Tascon (juste à l'Est de l'île Bailleron) de vastes étendues découvrent à basse mer sur des kilomètres de long d'un rivage absolument plat. » Cette région déprimée correspond « à un affaissement de la surface éocène limitée à la partie Est du Golfe ».

Sur les cartes du Service Hydrographique de la Marine (n°s 3 165 et 5 439), nous retrouvons le réseau hydrographique ennoyé et plus particulièrement la rivière de Noyallo (2). Celle-ci, de direction NE-SW, serpente entre des platiers très peu profonds, puis s'élargit entre les îles Ilur et Arz (annexe carte II). Selon Guilcher (1948) cette rivière aurait capté des affluents à la rivière de Vannes. Ce sont les chenaux de direction SE-NW passant : d'une part entre les îles Bailleron et la Pladic, puis Boédé et Lerne, d'autre part entre les îles Pen ar Bleiz et Ilur.

Cette hypothèse de capture nous explique pourquoi le chenal passant entre les îles Boédé et Lerne, réunissant ainsi les rivières de Noyallo et de Vannes, est si peu profond.

Par sa sédimentologie (3), sa géographie et sa géologie, la région étudiée est donc très bien définie.

Sur les cartes marines, de vastes platiers semblent découvrir par grande marée de coefficient 120. Il n'en est rien :

— ce coefficient est théorique ;

— le goulet de Port-Navalo est un obstacle à la pénétration de la marée. Le marnage diminue donc en amont (à Bailleron, il est inférieur à 4 mètres, alors qu'il est de 6 mètres à Port-Navalo) ;

— les sondes sont réduites au niveau des plus basses mers extérieures. Ce niveau est à 0,51 m au-dessous du zéro de l'échelle des marées d'Auray. Tout ceci explique pourquoi les platiers, théoriquement émergés aux basses mers de vives-eaux et occupant les 3/4 de la superficie, sont toujours immergés de 0,60 m environ.

Les peuplements infralittoraux sur lesquels a porté essentiellement notre étude, sont donc beaucoup plus étendus qu'un simple examen de la carte marine ne le laisserait entrevoir.

La limite entre médio- et infralittoral reste difficile à préciser car, dans de telles mers fermées et sur des platiers aussi peu profonds, les vents ont un rôle important dans la limitation des basses mers. Si de plus, une pression atmosphérique anormalement

(1) Bien que ce sédiment soit vaso-sableux, nous emploierons le terme de vase dans tout notre exposé. Ce terme caractérise « un état et non la nature pétrographique du sédiment » (Debyser, 1961).

(2) La toponymie employée est celle des cartes marines citées.

(3) L'étude sédimentologique fera l'objet d'un chapitre spécial. Elle a été réalisée à Rennes, au laboratoire de M. le Professeur Berthois.

élevée se conjugue à des vents de secteur N - NE, nous assisterons à une basse mer exceptionnelle.

Sur de tels substrats vaseux, l'imbibition du sédiment réalise en zone intertidale des « conditions compatibles avec la vie d'espèces infralittorales suffisamment tolérantes » (Pérès, 1961). Il nous a paru intéressant d'étendre brièvement notre étude aux vasières intertidales, afin de comparer les peuplements exondables ou non. Nous verrons dans quelle mesure l'infralittoral limité marégraphiquement au niveau moyen de basse mer de vives-eaux s'inclut dans la zone intertidale.

L'étude des cartes aériennes de l'Institut Géographique National au 1/5.000 a permis de préciser la limite moyenne du « bas de l'eau ».

### Hydrologie

Dans cette partie du Golfe, ce n'est certes pas la trop petite rivière de Noyallo qui peut provoquer une dessalure importante des eaux. Nous avons mesuré le 3 juillet 1962 à pleine mer et basse mer, en surface et en profondeur, la salinité aux limites occidentale et orientale de notre secteur ; elle oscille entre 32,7 et 32,9 p. 1.000. Les températures correspondantes varient entre 18° et 21° C. L'hiver, si une dessalure peut intervenir, elle sera très atténuée par le brassage des eaux et ce ne sera jamais un phénomène brutal susceptible d'être réellement néfaste aux animaux.

D'après Marteil (1960) qui a travaillé dans des régions géographiquement parallèles dans l'Ouest du Golfe, la salinité ne doit jamais être inférieure à 30 p. 100. Ce même auteur, à propos de la température, déclare : « Hors les cas de froids ou de chaleurs exceptionnels, les variations annuelles des températures de l'eau sont faibles ».

La partie orientale du Golfe est donc bien marine et la fraction estuaire de la rivière de Noyallo est limitée au lieu dit « Passage de Saint-Armel ». Vers l'Est, nous n'avons guère travaillé en amont du Hézo dans la rivière de Noyallo, celle-ci n'occupant à marée basse qu'un maigre chenal, serpentant entre les vasières.

La *turbidité* est très importante et varie avec les conditions atmosphériques. De ce fait, il nous a été impossible de discerner les étages infra- et circalittoraux. Les espèces dites circalittorales remontent en effet à la limite supérieure de l'infralittoral non exondable.

### B) MÉTHODES DE TRAVAIL.

L'étude de régions aussi peu profondes n'a été réalisable qu'à l'aide d'une modeste embarcation de faible tirant d'eau. Des dragages ont ainsi été effectués en Baie de Sarzeau à pleine mer de marée de vive eau, par 1,20 m de profondeur.

La limite d'extension de notre travail vers l'Ouest et en profondeur nous a été imposée par les moyens employés. La drague « type Rallier du Baty » de 0,40 m de diamètre est munie d'une poche de 20 dm<sup>3</sup> de contenance, à mailles serrées. Elle est relevée à la



main et ne peut donc être trop lestée. A la pointe Sud de l'île d'Arz où le chenal atteint en moyenne 12 m de profondeur, les courants sont encore assez forts et la drague n'entame que difficilement le sédiment. Cette limite à nos moyens de travail coïncide donc avec la région orientale définie précédemment.

Plus de 330 dragages ont été réalisés de mai 1961 à juillet 1962. Leur position a été définie au cercle hydrographique. Les alignements ont permis de distribuer ces points sur des radiales coupant perpendiculairement les chenaux. Ces dragages n'ont jamais été distants de plus de 100 m. D'autres points réalisés hors des chenaux ont été volontairement plus espacés (4 à 500 m). La profondeur a été mesurée dans les deux cas (Annexe carte II). La nature du substrat toujours très vaseuse nous a vite imposé la nécessité de tamiser le produit de dragage. Celui-ci est déversé dans un seau gradué permettant d'évaluer le volume de sédiment recueilli, puis immergé dans un tamis cubique à mailles de nylon distantes de 1 mm. Ce tamis, soutenu par un cadre de bois, est attaché au bord du bateau et immergé aux 2/3. La vitesse du bateau aidant, l'opération dure de 5 à 10 minutes selon la plasticité de la vase. Les produits de tamisage sont rapportés dans des bacs au laboratoire, où les animaux sont triés et comptés.

Nous avons volontairement limité notre étude à la macrofaune. L'examen du méiobenthos aurait nécessité un tamis à mailles très fines, rendant les tamisages beaucoup trop longs. La drague à huîtres, employée localement, travaillant sur des longueurs de 100 à 200 m, capturant certaines espèces vagiles ainsi que les éléments de l'épifaune, nous a permis de compléter notre étude. La drague du type Rallier du Baty a évidemment bien des défauts. Nous avons rapidement constaté qu'elle travaillait différemment selon les substrats. A cet égard, les sédiments de cette région se rencontrent sous trois aspects : des *vases compactes*, des *vases molles* et des *graviers sableux envasés*. Dans ce dernier cas, il est impossible d'apprécier la façon dont la drague a travaillé ; elle peut mordre et survoler tour à tour le sédiment. Au contraire, dans les vases compactes, la drague découpe une motte bien rigide dans laquelle nous observons les animaux en place. En effet, la profondeur étant souvent minime, le produit de dragage n'a pas eu le temps d'être lavé. Ces tranches de substrat ont une surface moyenne un peu inférieure à  $1/10^e$  de  $m^2$ , un volume de  $10\ dm^3$  et une épaisseur de 10 cm.

Par contre, dans les vases molles, le volume prélevé atteint  $20\ dm^3$ , c'est-à-dire que la drague est pleine. Dans ces deux cas elle ne traîne pas, ou très peu ; dès lors, tous les dragages réalisés sur vase compacte sont comparables entre eux, comme ceux qui sont effectués sur vase molle.

### C) DESCRIPTION DE L'ENDOFAUNE.

La drague, travaillant différemment selon la nature du substrat, il est difficile de délimiter quantitativement les régions biologiquement homogènes que nous appellerons faciès pour la commodité de l'exposé. Nous avons essayé d'accompagner nos descriptions qualitatives d'appréciations quantitatives.

Nous appellerons *fréquence* (au sens de Prenant, 1927, employé depuis par Cabioch, 1961 et L'Hardy, 1962) d'une espèce A, dans un faciès 1, le rapport du nombre  $n_{A1}$  de stations de ce faciès où l'espèce a été rencontrée, au nombre total  $N_1$  de stations effectuées sur ce faciès 1. Nous l'exprimerons en pourcentage pour plus de facilité. Nous avons donc, en désignant par  $f_{A1}$ , la fréquence de l'espèce A dans le faciès 1 :

$$f_{A1} = \frac{n_{A1}}{N_1}$$

Mais les coefficients de fréquence ainsi obtenus ne permettent pas la comparaison des fréquences d'une même espèce considérée dans deux faciès différents, si les nombres des stations effectuées dans les deux faciès sont trop inégaux (la précision obtenue à partir de chiffres élevés étant plus importante). Pour pouvoir comparer les fréquences d'une espèce dans tous les faciès qu'elle est susceptible d'habiter, nous définissons un *coefficient de présence*, pour chaque espèce considérée dans chaque faciès. Pour l'espèce A, dans le faciès 1, le coefficient de présence  $P_{A1}$  est défini par le rapport de la fréquence  $f_{A1}$  à la somme des fréquences de cette espèce considérée dans tous les faciès qu'elle peut habiter.

$$P_{A1} = \frac{f_{A1} + f_{A2} + f_{A3} \dots + f_{An}}{f_{A1}}$$

Nous pouvons ainsi comparer, d'une part les coefficients de présence d'une espèce A dans différents faciès :  $P_{A1}$ ,  $P_{A2} \dots$  (lecture horizontale du tableau I) et  $\Sigma P_A = 100$  ; d'autre part les coefficients de présence de diverses espèces dans le même faciès 1 :  $P_{A1}$ ,  $P_{B1}$ ,  $P_{C1} \dots$  (lecture verticale du tableau I).

La possibilité de capture d'une espèce dépend aussi du type de substrat que rencontre la drague (Cabioch, 1961). Celle-ci travaille de façon identique sur les vases compactes. De même pour les vases molles (page 37). Sur substrat vaseux, le volume prélevé varie avec la consistance de la vase, mais dans les deux cas la drague n'entame le sédiment qu'une seule fois. Nous pouvons donc dire que, sur substrat vaseux, la fréquence de récolte est la même. Il n'en est pas de même pour les substrats hétérogènes. Sur les 8 faciès étudiés, un seul est installé sur sédiment hétérogène et, pour chaque espèce, 7 coefficients de présence sont donc directement comparables. Dans le tableau I nous faisons aussi entrer les données fournies par les prélèvements de  $1/16^{\circ}$  m<sup>2</sup>, réalisés à la bêche, sur les vasières intertidales. Bien que la technique de prélèvement soit différente, nous pensons que les fréquences de récolte sont assez similaires pour pouvoir être comparées.

Nous caractérisons chaque faciès biologique par une liste d'espèces dont chacune d'elles est affectée d'un *coefficient de fidélité* (Prenant, 1927 et 1934). Ces coefficients sont ainsi définis : une espèce qui ne se rencontre que dans un faciès est exclusive de ce faciès, une espèce est élective d'un faciès si elle est essentielle dans ce faciès et seulement accidentelle ailleurs ; une espèce peut être préférante de plusieurs faciès mais n'est alors qu'accessoire ou accidentelle ailleurs.

TABLEAU I  
Coefficients de présence : P

ESPÈCES	FACIÈS							Amphar- etidae " exon- dable "
	Nucula nucleus	Tapes aureus	Nucula turgida					
			Melinna pal- mata	Abra nitida	Abra nitida Turri- tella commu- nis	Turri- tella commu- nis	Herbier Abra ovata	
<i>Abra alba</i> .....	3	10	10	12	20	21	13	11
<i>Corbula gibba</i> .....	10	20	10	13	28	17	2	
<i>Tapes aureus</i> .....	14	27	26	5		5	4	19
<i>Cardium exiguum</i> ..	8	30	20	4	5		15	17
<i>Solen marginatus</i> ..	3	38	27		1	1		30
<i>Spisula subtruncata</i> .	2	11	23	27	18	29		
<i>Abra nitida</i> .....			2	35	39	21	3	
<i>Turritella communis</i>		7	3	4	38	38	10	
<i>Nucula turgida</i> ....		3	20	24	25	17	11	
<i>Nucula nucleus</i> ....	98	2						
<i>Pandora albida</i> ....			17	20	27	13	3	20
<i>Cardium edule</i> ....			5	10				85
<i>Amphicleis gunneri</i> .	30	8	20			9	23	
<i>Terebellides stroemi</i>	13	26	16	5	3	8	29	
<i>Branchiomma</i>								
<i>vesiculosum</i> .....	11	7	6					76
<i>Loripes lucinalis</i> ...		10	16				74	
<i>Abra ovata</i> .....							50	50*
<i>Melinna palmata</i> ...			57				16	27

(\*) *Abra ovata* est limitée, en zone intertidale, aux herbiers de *Zostera nana*.

(\*) *Abra ovata* est limitée, en zone intertidale, aux herbiers de *Zostera nana*.

L'examen du tableau des coefficients de présence nous montre d'autre part qu'une espèce n'existant que dans un faciès, donc exclusive, est affectée d'un coefficient de présence égal à 100. De même une espèce élective pourra avoir un coefficient de présence supérieur à 90 là où elle se trouve essentiellement et un coefficient de présence inférieur ou égal à 8, là où elle est accidentelle. Il nous est apparu qu'un coefficient de présence égal à 20 permettait de séparer les espèces préférantes et accessoires : si le coefficient de présence est compris entre 8 et 20 l'espèce est accessoire, s'il est compris entre 20 et 90, nous pouvons considérer l'espèce comme préférante. Cette échelle de fidélité ainsi définie, prenons le cas de *Turritella communis* (Risso) :

- préférante dans deux faciès :  $P_1 = 3,8 - P_2 = 38$  ;
- accessoire dans un autre faciès :  $P_3 = 10$  ;
- accidentelle ailleurs :  $P_4 = 7 - P_5 = 3 - P_6 = 4$  ;
- $P_1 + P_2 + P_3 + P_4 + P_5 + P_6 = 100$ .

La fréquence de récolte étant moindre sur substrat hétérogène, cette échelle de fidélité n'est pas valable pour le faciès à *Nucula nucleus*. Le coefficient de présence d'une espèce préférante de ce faciès est supérieur à 10 au lieu de 20 pour les autres faciès.

Si une telle échelle de fidélité n'a qu'une valeur relative elle n'en reste pas moins très utile car dans une région où les fréquences de

récolte sont identiques il suffit pour caractériser un faciès de lire le tableau des coefficients de présence, pour en faire ressortir les espèces préférantes, accessoires, etc. Le faciès installé sur sédiment hétérogène est donc difficile à définir par rapport aux autres faciès. Comme il est unique dans la région considérée, beaucoup d'espèces qui se rencontrent sur un tel type de substrat semblent exclusives. Cette exclusivité est relative à la région considérée et avant même d'avoir étudié l'ensemble du Golfe du Morbihan, où d'autres faciès sont installés sur sédiment hétérogène, les espèces exclusives du faciès à *Nucula nucleus* seront affectées du coefficient de fidélité : élective.

Pour évaluer l'abondance d'une espèce (Prenant, 1927), il faut se

TABLEAU II  
Coefficients de dominance : D

ESPÈCES	FACIÈS							
	<i>Nucula nucleus</i>	<i>Tapes aureus</i>	<i>Nucula turgida</i>					Ampharetidae "exondable"
			<i>Melinna palmata</i>	<i>Abra nitida</i> (1)	<i>Abra nitida</i> <i>Turritella communis</i>	<i>Turritella communis</i>	Herbier <i>Abra ovata</i>	
<i>Abra alba</i> .....	1	0,6	0,5	1	3,5	4	10	0,5
<i>Corbula gibba</i> .....	7	8	0,5	0,5	3,5	4,5	0,5	
<i>Tapes aureus</i> .....	8	56	2	0,2		0,2	1,2	4
<i>Cardium exiguum</i> ..	2,5	14	1	0,5	0,5		4,5	0,5
<i>Solen marginatus</i> ..	0,5	3	1,5		3	0,1		0,5
<i>Spisula subtruncata</i> .	0,1	3,5	0,5	1	0,05	0,3		
<i>Abra nitida</i> .....			0,06	20	9	29	15	0,5
<i>Turritella communis</i>		2,5	0,02	0,2	13	34	3,5	
<i>Nucula turgida</i> ....		0,5	2	70	50	41	28	9
<i>Nucula nucleus</i> ....	24	0,5						
<i>Pandora albida</i> ....			1	1	32	1	0,5	4
<i>Cardium edule</i> .....			0,5	0,2	5			0,5
<i>Amphicleis gunneri</i> .	5	3	0,5			0,05		3
<i>Terebellides stroemi</i>	4	2	0,7	0,1	0,1	0,2	8	
<i>Branchiomma vesiculosum</i> .....	1,5	1	0,02					0,5
<i>Loripes lucinalis</i> ...		0,1	0,1				8	
<i>Abra ovata</i> .....							15	30
<i>Melinna palmata</i> ...			84				12	12
Divers .....	54	6	6	5,3	0,5	5	13	50
								78,5

référer à une unité de surface. Celle-ci ne peut être établie avec certitude que dans le cas des vases compactes. Par contre, nous pouvons apprécier la *dominance* d'une espèce, c'est-à-dire le rapport du nombre d'individus de cette espèce au nombre total d'individus de toutes les espèces récoltées, dans un coup de drague. En groupant celles-ci par faciès, nous évaluons la *dominance moyenne* de chaque espèce par faciès : D (tableau II). Cette appréciation quantitative est indépendante des imperfections avec lesquelles travaille la drague.

(1) Lorsqu'il y a deux coefficients dans cette colonne, celui de droite correspond au sous-faciès à *Pandora albida* et *Cardium edule*. De même pour le tableau III, page 41.

Dans chaque liste d'espèces, celles qui sont dominantes sont en italique gras. De plus, le produit *dominance - coefficient de présence* :  $D \times P$  nous montre quelle est l'importance réelle de chaque espèce dans chaque faciès. Il met aussi en évidence la plus ou moins grande richesse des faciès en individus (tableau III).

Toutes ces données quantitatives ne sont établies que pour dix-huit espèces. Entre les faciès décrits il existe des zones de transition, aussi nos appréciations quantitatives n'ont volontairement été établies que d'après 200 stations très bien définies. L'étude des coefficients

TABLEAU III  
Coefficients de dominance-présence :  $D \times P$

ESPÈCES	FACIÈS						
	<i>Nucula nucleus</i>	<i>Tapes aureus</i>	<i>Nucula turgida</i>				
			<i>Melinna pal- mata</i>	<i>Abra nitida (1)</i>	<i>Abra nitida Turri- tella commu- nis</i>	<i>Turri- tella commu- nis</i>	<i>Herbier Abra ovata</i>
<i>Abra alba</i> .....	3	6	5	12	70	84	13
<i>Corbula gibba</i> ...	70	160	5	6,5	98	76,5	1
<i>Tapes aureus</i> ....	112	1514	52	1		10	4,8
<i>Cardium exiguum</i>	20	420	20	22	2,5		67,5
<i>Solen marginatus</i> .	1,5	114	40,5		3	0,1	
<i>Spisula</i>							
<i>subtruncala</i> ...	0,2	38,5	11,5	27	0,4	2,4	
<i>Abra nitida</i> .....			0,1	700 405	1131	315	1,5
<i>Turritella</i>							
<i>communis</i> ....		17,5	0,1	0,8	494	1292	35
<i>Nucula turgida</i> ..		1,5	40	1680 1200	1025	476	99
<i>Nucula nucleus</i> ..	2350	1					
<i>Pandora albida</i> ..			17	20 640	27	6,5	12
<i>Cardium edule</i> ..			2,5	2 50			
<i>Amphicteis</i>							
<i>gunneri</i> .....	150	24	10			0,4	12
<i>Terebellides</i>							
<i>stroemi</i> .....	52	52	11,2	0,5	0,3	1,6	232
<i>Branchioma</i>							
<i>vesiculosum</i> ..	16,5	7	0,1				
<i>Loripes lucinalis</i> .		1	1,6				
<i>Abra ovata</i> .....							592
<i>Melinna palmata</i> .			4788				750
							192

de présence et de dominance pour chaque espèce, dans les stations intermédiaires nous montrerait comment nous passons d'un faciès à l'autre. Ceci prouve bien qu'il n'y a pas de discontinuité entre les unités de peuplement. Nous en donnerons quelques exemples.

Remarque :

Nous avons précédemment convenu d'appeler faciès les régions biologiquement homogènes. Pour que ce terme puisse être employé dans le sens défini par Prenant (1927), il faut qu'il désigne une

subdivision d'un peuplement caractérisée seulement par la dominance d'une espèce par rapport aux autres. C'est également dans ce sens que Pérès emploie ce terme pour désigner une modification locale d'un même peuplement sous l'influence de certains facteurs écologiques, sans que la composition qualitative du peuplement soit affectée. Dans cet exposé, nous emploierons ce terme pour désigner des « régions homogènes composantes » (Cabioch, 1961). Elles appartiennent à la communauté à *Abra alba* (Thorson, 1957). Celle-ci est principalement définie par les espèces *Abra alba* et *Corbula gibba* qui sont avant tout vasicoles et habitent des sédiments toujours envasés, mais de granulométrie variée. Il est donc prévisible qu'une communauté ainsi définie soit très vite divisée en faciès selon les degrés d'envasement et de triage granulométrique. Dans la partie consacrée à la discussion nous emploierons le terme faciès dans le sens défini par Prenant : nous étudierons la valeur de chaque région homogène en tant que subdivision de la communauté à *Abra alba* et nous verrons que certaines régions homogènes n'ont pas valeur de faciès (Prenant, 1927). Notons aussi que la composition qualitative du peuplement est toujours un peu affectée lorsque l'on passe d'un faciès à un autre.

#### Nomenclature :

Pour les noms de genres et d'espèces la terminologie employée est celle de l'Inventaire de la Faune Marine de Roscoff. Une exception cependant : comme Cabioch (1961), nous avons remplacé le nom de genre *Aloidis* par *Corbula*. Pour les espèces n'existant pas à Roscoff, nous avons utilisé en premier lieu l'inventaire : « Plymouth Marine Fauna ». Pour les espèces lusitaniennes : « Bucquoy, Dautzenberg et Dollfus » (1895), en ce qui concerne les Mollusques ; pour les autres groupes « La Faune de France ».

## CHAPITRE II

### ÉTUDE DE L'ENDOFAUNE

Les subdivisions de l'endofaune sont les suivantes :

- I - Sur les fonds hétérogènes envasés, localisés généralement entre 5 et 10 m (1) :  
..... faciès à *NUCULA NUCLEUS*.
- II - Les peuplements à *NUCULA TURGIDA* qui s'installent partout ailleurs correspondent aux sédiments vaseux.
  - A) Sur les platiers peu profonds, de 0,6 à 0 m ; sur sédiment compact :  
..... faciès à *NUCULA TURGIDA* - *MELINNA PALMATA*.  
Les autres faciès sont installés sur vase molle.

(1) Les cotes sont celles indiquées sur les cartes marines.



- B) Dans les baies abritées, les platiers à *Melinna palmata* sont envahis de 0,5 à 0 m par les herbiers de *Zostera marina* :  
..... faciès à *NUCULA TURGIDA* - *ABRA OVATA*.
- C) Le réseau hydrographique de la rivière de Noyallo entaille les platiers à *Melinna palmata* ; il est envahi de débris de *Zostères* mortes :  
..... faciès à *NUCULA TURGIDA* - *ABRA NITIDA*.
- D) Caractérisé par une accumulation moindre de *Zostères* mortes et par la présence de *Turritella communis*, ce faciès est très proche du précédent :  
..... faciès à *NUCULA TURGIDA* - *ABRA NITIDA* - *TURRITELLA COMMUNIS*.
- E) En baie d'Arz, entre platiers à *Melinna palmata* et les fonds à *Nucula nucleus*, de 0 à 3 m :  
..... faciès à *NUCULA TURGIDA* - *TURRITELLA COMMUNIS*.

III - Sur sédiments sablo-vaseux et vaseux, mais riches en coquilles mortes, de 0 à 5 m :  
..... faciès à *TAPES AUREUS*.

# I - LE FACIÈS A *NUCULA NUCLEUS*.

Ce faciès occupe les parties les plus profondes de 5 à 10 m, correspondant à un resserrement des côtes. Le courant accéléré y favorise l'accumulation de matériel détritique hétérogène, de coquilles et de maërl mort. Ce faciès, plus commun dans la partie occidentale du Golfe, pénètre notre région : au sud entre les îles Ilur et Iluric, au nord entre l'île Boédé et l'Escobes. Il s'épanouit largement entre les îles Arz et Ilur, c'est-à-dire là où passe la plus grande partie des eaux. Nous le retrouvons, toutefois appauvri, littéralement « inclus » dans les sédiments vaseux au « Passage de Saint-Armel ». L'endofaune est ainsi caractérisée :

## Electives

*Scalibregma inflatum* Rathke  
*Stylarioides eruca* (Claparède)  
*Clymene lumbricoides* Quatrefages  
*Eunice vittata* (Delle Chiaje)  
*Eunice harassii* Audouin et M. Edwards  
*Lysidice ninetta* Audouin et M. Edwards  
*Leptonereis glauca* Claparède  
*Aonides oxycephala* (Sars)  
*Phascolion strombi* (Montagu)  
*Glycera capitata* Oersted  
*Nucula nucleus* (Linné)  
*Venus verrucosa* Linné  
*Tapes pullastra* (Montagu)  
*Sthenelais boa* (Johnston)  
*Glycera convoluta* Keferstein  
*Phascolosoma elongatum* Keferstein  
*Edwardsia callimorpha* (Gosse).

## Préférantes

*Tapes aureus* (Gmelin)  
*Corbula gibba* (Olivé)  
*Amphicteis gunneri* (Sars)  
*Terebellides stroemi* Sars  
*Branchiomma vesiculosum* (Montagu)  
*Lumbriconereis latreilli* Audouin et M. Edwards  
*Lumbriconereis impatiens* Claparède

## Accessoires

*Abra alba* (Wood)  
*Cardium exiguum* Gmelin  
*Tapes rhomboideus* (Pennant)  
*Thyone fusus* (O.F. Müller)  
*Audouinia tentaculata* (Montagu)

## Accidentelles

*Solen marginatus* Donovan  
*Spisula subtruncata* (Da Costa)  
*Cardium paucicostatum* Sowerby  
*Phyllodoce lineata* (Claparède)

— *Au milieu des chenaux*, c'est-à-dire dans les parties les plus profondes, de véritables lits de cailloux reposent sur un sédiment graveleux dépourvu de vase, au moins en surface. Le maërl vivant existe, mais n'est pas florissant. Un tel substrat masque la faune endogée, celle-ci est généralement dispersée (en moyenne 20 individus par dragage).

Parfois au contraire, la faune se groupe en populations monospécifiques de 20 à 30 individus par dragage. De tels rassemblements de *Nucula nucleus* (N sur la carte des faciès biologiques, Annexe, carte III) ou de *Phascolosoma elongatum* sont fréquents.

— *Sur la pente des chenaux*, le sédiment graveleux coquillier est plus homogène. L'envasement y est très net ; seule, la surface reste propre. La faune est identique, plus riche en individus et surtout plus régulièrement répartie. Dans ce véritable sous-faciès (A sur la carte III (Annexe), *Amphicteis gunneri* prend une place dominante.

Dominances par station, de trois espèces représentatives  
 du faciès à *Nucula nucleus*

ESPÈCES	STATIONS						
	Milieu du chenal					Pentes du chenal	
	84	82	215	32	123	86	35
<i>Phascolosoma elongatum</i>	75			2		0,5	
<i>Nucula nucleus</i> .....	5	80	92	64	56	1	3
<i>Amphicteis gunneri</i> .....				2	16	50	60

Le tableau ci-dessus montre bien la répartition hétérogène de la faune. Pour ce faciès, non seulement le tableau de présence I, mais aussi celui des dominances moyennes II, doivent donc être lus avec la plus grande réserve.

Notons aussi que *Corbula gibba* est surtout présente, là où toutes les autres espèces sont absentes.

II - LES FACIÈS A *NUCULA TURGIDA*.

Ils sont installés sur sédiment vaseux, la fraction sableuse étant très faible. Quelques localités situées à proximité de pointements rocheux présentent un peu de gravier. Afin d'explicitier certaines carac-

téristiques de ces faciès, nous allons exposer brièvement ce que sont les peuplements intertidaux installés sur sédiment vaseux, mais aussi avec débris coquilliers.

a) Dans les régions les plus reculées, présentant donc des conditions saumâtres (en amont du Hézo par exemple) et aux niveaux les plus hauts, certains faciès de la communauté à *Macoma balthica* peuvent être retrouvés (*Scrobicularia plana*, *Abra tenuis*, *Arenicola marina*, *Corophium volutator*, *Nereis diversicolor*, *Mya arenaria*). Ils n'ont d'ailleurs qu'une extension limitée car les herbiers de *Zostera nana* Roth, espèce insensible à la dessalure, occupent parfois tout le médiolittoral supérieur (1). A leur limite supérieure, il n'est pas rare d'observer des touffes de *Juncus* au milieu de ces herbiers. Ces derniers couvrent donc d'immenses vasières. Ils sont parfois entaillés de cuvettes où prospère *Zostera hornemanniana* Tutin, qui est ainsi toujours immergée. L'endofaune, très pauvre, est caractérisée par *Abra ovata* et *alba*.

b) L'infralittoral exondable et le médiolittoral inférieur, dépourvus de couverture végétale, possèdent une endofaune très riche. Nous la caractérisons au moyen des espèces communes avec l'infralittoral non exondable (2).

La zone intertidale inférieure est ainsi caractérisée :

#### Elective

*Ampharete grubei* Malmgren

#### Préférantes

*Cardium edule* Linné  
*Pandora albida* (Roding)  
*Solen marginatus* Donovan  
*Tapes aureus* (Gmelin)  
*Haminaea navicula* (da Costa)  
*Branchiommia vesiculosum* (Montagu)  
*Audouinia tentaculata* (Montagu)  
*Melinna palmata* Grube  
*Clymene oerstedii* Claparède  
*Marphysa belli* (Audouin et M. Edwards)

#### Accessoires

*Abra alba* (Wood)  
*Cardium exiguum* Gmelin  
*Sabella pavonina* Savigny  
*Marphysa sanguinea* (Montagu)  
*Notomastus latericeus* Sars.

Cette faune s'installe sur substrat vaseux, mais avec des débris coquilliers provenant des herbiers. Nous en donnons pour exemple *Ampharete grubei* dont le tube est garni de fragments de coquilles, contrairement à celui de *Melinna palmata*.

*Sabella pavonina* est abondante localement. Sa distribution « en essaims » est vraisemblablement liée aux débris coquilliers sur lesquels l'animal fixe son tube.

(1) Le niveau moyen de la marée permet de différencier médiolittoral supérieur et inférieur.

(2) D'ailleurs, les espèces strictement intertidales n'existent pratiquement pas, à l'exception de celles qui peuplent les substrats durs, et des espèces déjà citées appartenant à la communauté à *Macoma balthica* en milieu euryhalin.

A - Faciès à *Nucula turgida* - *Melinna palmata*

Par sa superficie, c'est le plus important des faciès puisqu'il est localisé aux platiers de 0,6 à 0 m, qui occupent la majeure partie de la région étudiée. Le sédiment est compact et les « mottes » draguées nous ont permis d'évaluer la densité des différentes espèces.

## Exclusive

*Phoronis sabatieri* Roule

## Préférantes

*Melinna palmata* Grube  
*Clymene oerstedii* Claparède  
*Chaetozone setosa* Malmgren  
*Notomastus latericeus* Sars  
*Marphysa bellii* (Audouin et M. Edwards)  
*Tapes aureus* (Gmelin)  
*Solen marginatus* Donovan  
*Spisula subtruncata* (da Costa)  
*Barnea candida* (Linné)  
*Lutraria lutraria* (Linné)  
*Philine quadripartita* Ascanius

## Accessoires

*Abra alba* (Wood)  
*Corbula gibba* (Olivi)  
*Cardium exiguum* Gmelin  
*Nucula turgida* Leckenby et Marshall  
*Pandora albida* (Roding)  
*Cardium edule* Linné  
*Loripes lucinalis* (Lamarck)  
*Ilaminaea navicula* (da Costa)  
*Amphicteis gunneri* (Sars)  
*Terebellides stroemi* Sars  
*Audouinia tentaculata* (Montagu)  
*Pectinaria koreni* Malmgren  
*Sabella pavonina* Savigny  
*Marphysa sanguinea* (Montagu)  
*Phyllococe lineata* (Claparède)  
*Lumbriconereis latreilli* Audouin et M. Edwards  
*Lumbriconereis impatiens* Claparède

## Accidentelles

*Branchiomma vesiculosum* (Montagu)  
*Abra nitida* (Müller)  
*Turritella communis* (Risso)  
*Ampharete grubei* Malmgren  
*Edwardsia callimorpha* (Gosse).

Les Polychètes occupent une place primordiale dans ce peuplement et plus particulièrement *Melinna palmata* dont la densité peut atteindre 6 000 par m<sup>2</sup>. Elle est de 30 à 40 par m<sup>2</sup>, respectivement pour *Marphysa bellii* et *Terebellides stroemi*. Celle de *Notomastus latericeus* varie beaucoup, elle peut être de 90 par m<sup>2</sup>. Les Lamelli-branches, pris en totalité, ont une densité moyenne de 200 par m<sup>2</sup>.

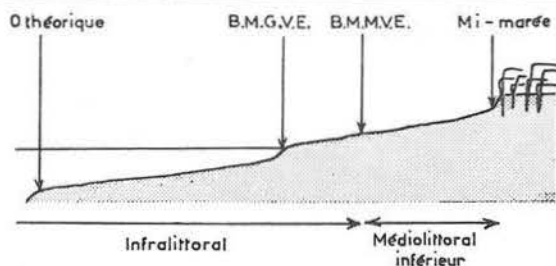
Ces peuplements sont donc très riches en individus. C'est à une certaine distance des côtes, aux alentours de la Truie par exemple, que nous avons trouvé les densités maximales. Vers la zone intertidale, ce faciès s'appauvrit avant même d'entrer en compétition avec les peuplements infralittoraux exondables. Cette zone peut être désignée sous le nom d'infralittoral non exondable « supérieur ».

Le tableau comparatif des densités au  $m^2$  montre comment cette région appauvrie effectue le passage entre les peuplements infralittoraux exondables ou non. Dans ce tableau les densités de *Clymene oerstedii* montrent bien un réel appauvrissement des peuplements, plus qu'un affrontement de deux faciès. La rupture topographique minime, mais très nette (35 cm environ) existant à ce niveau, détermine sous l'action du vent une turbulence qui peut se traduire par une baisse du taux de matière organique déposée (Boysen-Jensen, 1915).

FIG. 2  
Densité au  $m^2$  de diverses espèces caractéristiques  
des peuplements à *Ampharetidae* exondables ou non

	Infralittoral non exondable	Infralittoral non exondable " supérieur "	Infralittoral exondable et médiolittoral inférieur
<i>Melinna palmata</i> .	6 000	800	400
<i>Clymene oerstedii</i>	200	25	200
<i>Ampharete grubei</i>		25	25
<i>Audouinia</i> <i>tentaculata</i> ...			1 500

Répartition schématique  
des étages infra- et médiolittoraux  
sur les vasières  
intertidales, à proximité  
de l'île de Bailleron.



Nous n'avons pas constaté de différence appréciable entre les peuplements de l'infralittoral exondable et du médiolittoral inférieur, si ce n'est un appauvrissement en individus lorsque l'on remonte l'échelle marégraphique. La moitié inférieure de la zone intertidale est caractérisée par un peuplement à *Ampharetidae* très voisin du faciès à *Melinna palmata*, dont il n'est qu'une variante. Nous pouvons l'appeler faciès à *Ampharetidae* « exondable ». Dans ce sens nous pouvons supposer que l'infralittoral occupe toute la moitié inférieure de la zone intertidale.

Le faciès à *Melinna palmata* est très étendu et nous avons remarqué quelques variations locales des peuplements.

— A l'abri des pointements rocheux, le sédiment s'enrichit en graviers issus de la dégradation des falaises. Il en est ainsi à l'Est de l'île Lerne et au Nord-Ouest de l'île Tascon. Cette modification sédimentaire se traduit par une moins grande abondance des individus et par la présence plus importante d'*Audouinia tentaculata* et d'*Amphicteis gunneri* dont les densités atteignent 100 par  $m^2$ .

— En baie de Sarzeau et sous l'île Boédé, *Melinna palmata* fait place localement à des populations très exclusives de *Barnea candida* ; à cette espèce se joint *Pholas dactylus*. Dans ces localités le sédiment semble plus compact que nulle part ailleurs.

— Parfois aussi de véritables lits de débris végétaux sont interstratifiés dans la vase. Malgré leur dégradation, nous avons pu y reconnaître des débris de *Zostères*. Là, les peuplements sont très affaiblis.

— Enfin, à l'« embouchure » des petits chenaux qui drainent les herbiers intertidaux, des quantités de coquilles mortes s'accumulent (*Rissoa membranacea* et *Gastrana fragilis* notamment).

Ces zones sont caractérisées par un Corophiidé qui fait partie intégrante de l'endofaune : *Siphonocetes sabatieri* habite les coquilles vides de *Rissoa membranacea*. Sa densité peut atteindre 250 par m<sup>2</sup>. Elle est d'ailleurs fonction de la quantité de coquilles mortes. En effet, si celles-ci atteignent 1/16 et 1/4 du volume total du sédiment recueilli, les densités de cet Amphipode sont respectivement de 50 et 200 par m<sup>2</sup>.

#### B - Faciès à *Nucula turgida* - *Abra ovata* ou herbiers de *Zostera marina*

Ces herbiers qui n'émergent jamais s'installent sur un sédiment vaseux mou, de 0,5 à 0 m, dans les baies abritées. *Zostera marina* peut atteindre une taille considérable ; les herbiers freinent ainsi les actions hydrodynamiques et « fixent » le sédiment.

##### Préférantes

*Loripes lucinalis* (Lamarck)  
*Abra ovata* Philippi  
*Terebellides stroemi* Sars  
*Amphiteis gunneri* (Sars).

##### Accessoires

*Audouinia tentaculata* (Montagu)  
*Melinna palmata* Grube  
*Nucula turgida* Leckenby et Marshall  
*Abra alba* (Wood)  
*Turritella communis* (Risso)  
*Cardium exiguum* Gmelin  
*Cucumaria elongata* Düben et Koren.

##### Accidentelles

*Pandora albida* (Roding)  
*Corbula gibba* (Olivi)  
*Tapes aureus* (Gmelin)  
*Mactra corallina* (Linné)  
*Abra nitida* (Müller)  
*Phyllodoce lineata* (Claparède).

L'endofaune est pauvre, mais bien caractérisée par *Abra ovata* et *Loripes lucinalis*.

En dehors de ces deux Lamellibranches, les espèces dominantes reflètent la tendance des herbiers à envahir le faciès à *Melinna palmata*. Quant aux autres espèces, elles sont préférantes des vases molles.

Il faut en effet préciser que le sédiment vaseux sur lequel vit l'herbier n'est mou qu'en surface. Bien que nous n'ayons pas de données précises sur la repousse des herbiers, nous pouvons dire que ceux-ci tendent à envahir les vases compactes à *Melinna palmata* et qu'ils sont limités en profondeur par les faciès établis sur vase molle. Par contre les herbiers, en accélérant la sédimentation, consolident



leur substrat et favorisent ainsi l'installation des *Melinna* et des *Audouinia*. Nous avons retrouvé un herbier très localisé au pied du Rohu (carte I).

Les trois faciès suivants sont très proches les uns des autres. Ils sont établis sur une vase extrêmement molle, c'est-à-dire saturée d'eau. Installés au fond ou à l'accroche des chenaux, le sédiment y est remanié sans cesse par les actions hydrodynamiques.

### C - Faciès à *Nucula turgida* - *Abra nitida*

Ce faciès occupe le réseau hydrographique qui entaille les platiers à *Melinna palmata*. Ce réseau collecte les débris de Zostères mortes (*nana* et *hornemanniana*) provenant des immenses vasières intertidales des baies de Sarzeau et de Saint-Armel. Ces débris s'accumulent dans les chenaux et sont remaniés sans cesse par les courants. La dégradation progressive des végétaux s'accompagne de la formation d'hydrogène sulfuré. Le nombre des espèces animales vivant sur de tels fonds est donc restreint ; par contre les populations atteignent parfois des chiffres qui nous semblent démesurés. La drague ne traîne pas sur ce type de fond, néanmoins il serait hasardeux de rapporter les nombres d'individus à une surface donnée. Ces chiffres sont par contre tous comparables entre eux et se rapportent à 20 dm<sup>3</sup> de vase. Quatre coupes perpendiculaires à ces chenaux sont représentées Pl. 1. Pour un certain nombre de stations la quantité de Zostères mortes déposées a été évaluée en mesurant leur volume après dessiccation.

L'endofaune est ainsi caractérisée :

#### Préférantes

*Nucula turgida* Leckenby et Marshall  
*Abra nitida* (Müller)  
*Spisula subtruncata* (da Costa)  
*Pectinaria koreni* Malmgren  
*Thyasira flexuosa* (Montagu)  
*Nephtys hystrix* Mac Intosh  
*Philine quadripartita* Ascanius.

#### Accessoires

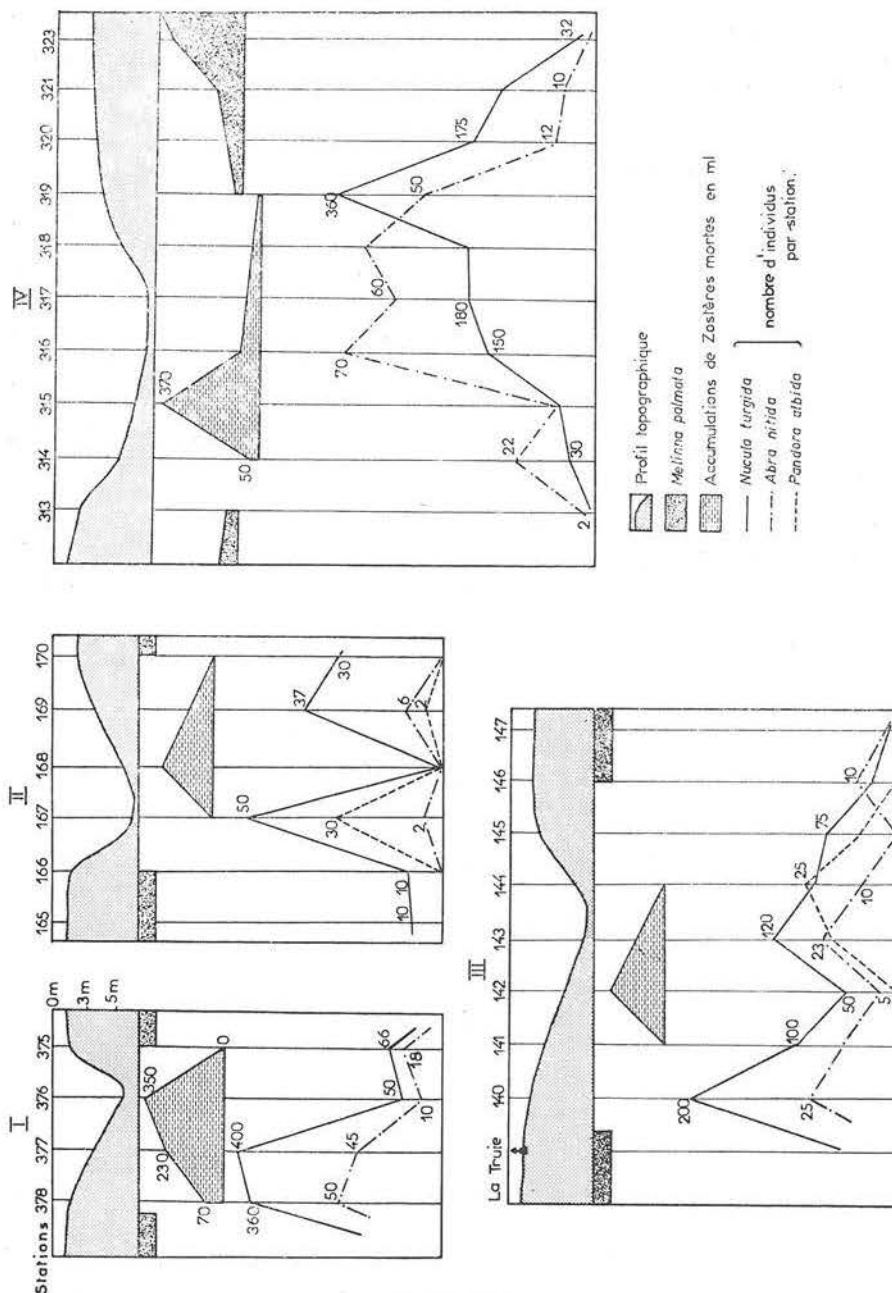
*Abra alba* (Wood)  
*Corbula gibba* (Olivi)  
*Pandora albida* (Roding)  
*Cardium edule* Linné  
*Phyllodoce lineata* (Claparède)  
*Cucumaria elongata* Düben et Koren.

#### Accidentelles

*Terebellides stroemi* Sars  
*Sabella pavonina* Savigny  
*Tapes aureus* (Gmelin)  
*Cardium exiguum* (Gmelin)  
*Dentalium novemcostatum* (Lamarck).  
*Turritella communis* (Risso).

Les deux espèces dominantes, *Nucula turgida* et *Abra nitida*, représentent 90 p. 100 de la population, quelle que soit la profondeur des chenaux (de 1 à 8 m). Ces deux espèces ne semblent nullement gênées par les accumulations végétales ; au contraire, leurs populations s'accroissent parallèlement à l'augmentation du taux de Zostères mortes. Il en est ainsi jusqu'à un optimum, qui peut correspondre à

400 *Nucula turgida* et 50 *Abra nitida* pour 250 ml de Zostères mortes (Pl. 1, I, station 377). Ce taux dépassé, nous assistons à une chute brutale des courbes de populations (Pl. 1, I, II, III).



# PLANCHE I

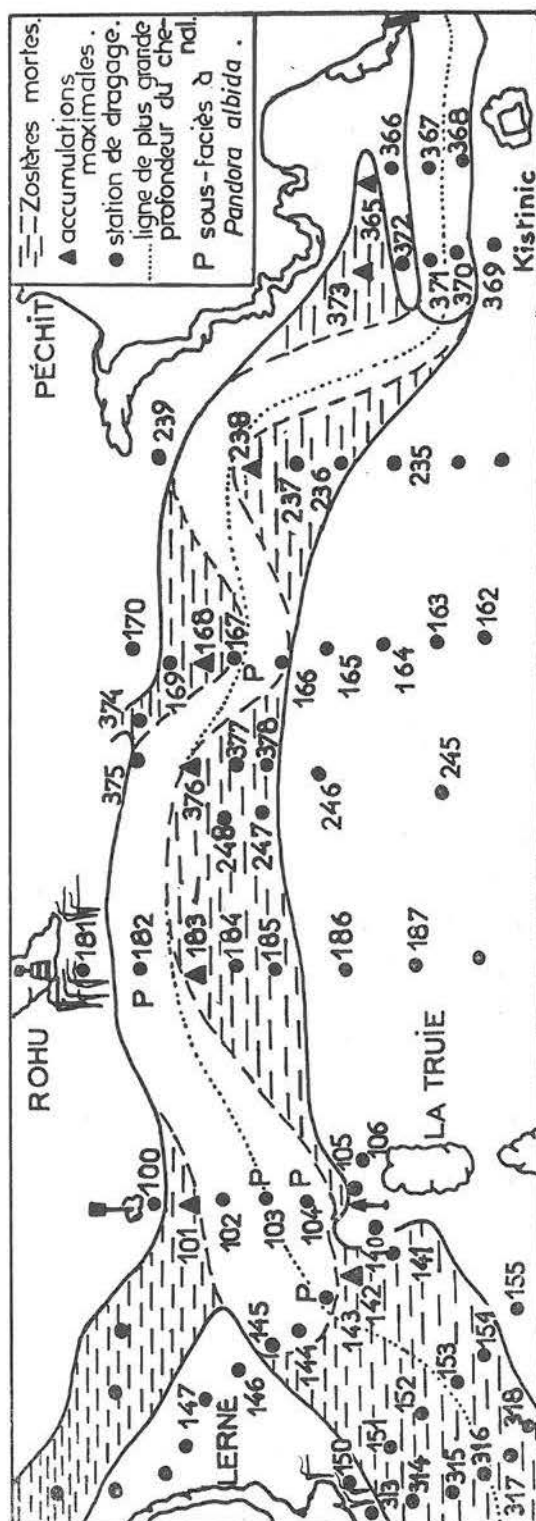
Faciès à *Nucula turgida* - *Abra nitida*.

Représentation schématique de 4 coupes perpendiculaires aux chenaux entaillant les platiers à *Melinna palmata*.

Mais de telles concentrations de populations peuvent aussi coïncider avec une quantité de *Zostères* mortes bien inférieure, voire négligeable : elle ne dépasse pas respectivement 70 et 20 ml dans les stations 378 et 319, pour des populations, d'ailleurs identiques dans ces deux stations, de 360 *Nucula turgida* et 50 *Abra nitida* (Pl. 1, I et IV).

Dans la partie centrale de la région étudiée, sous l'île Lerne, par exemple, l'abondance de *Zostères* mortes est telle que le réseau les collectant en est tapissé sur toute sa largeur. Nous avons évalué jusqu'à 450 ml de ces débris dans un seul dragage (20 dm<sup>3</sup>). La vie animale y est pratiquement nulle.

A l'est de l'île Lerne et de la Truie, la physionomie du dépôt est différente. Le chenal de la rivière de Noyallo creuse une série de méandres dans les vasières. Nous avons d'ailleurs noté un déplacement du chenal vers le nord, à la pointe ouest du Péchit. Partout les méandres sont plus accusés qu'ils ne sont sur la carte marine (carte I). Là, le courant est assez fort et le dépôt de *Zostères* mortes est limité à la rive convexe ; le fond



CARTE I  
Chenal de la rivière de Noyallo à l'est de l'île Lerne. Faciès à *Nucula turgida* et sous-faciès à *Pandora albida*.

du chenal et la rive concave, abrupte, en sont dépourvus. Cette distribution unilatérale se retrouve pour la faune. Comme précédemment, *Nucula turgida* et *Abra nitida* prospèrent parallèlement aux dépôts végétaux, tout en étant limitées par eux comme nous l'avons vu. Si ces dépôts n'existent pas ou ne se trouvent qu'en nombre réduit, à ces deux espèces se joint alors *Pandora albida* qui détermine ainsi un véritable sous-faciès. Cette espèce est alors dominante, nous l'avons soulignée.

Dans les stations de fond de chenal : 144 104 103 182 167  
les *Pandora* sont respectivement au nombre de 24 30 40 40 30

Parfois, la rive concave, seule, est dépourvue de débris végétaux, les *Pandora* limités alors à cette rive, sont moins abondants que dans les fonds de chenaux dont il est question ci-dessus (Pl. I, station 375).

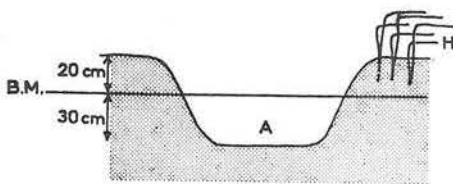


Fig. 3  
Coupe schématique d'un chenal drainant les vasières intertidales.

A. chenal à *Abra nitida* - B.M. niveau moyen de basse-mer - H. Herbier de *Zostera nana* à *Abra ovata*.

*Cardium edule* suit d'ailleurs les variations de *Pandora albida*. Comme nous le montre le tableau des dominances dans lequel nous avons fait état de ce sous-faciès, défini par *Pandora albida* et *Cardium edule*, ces deux espèces représentent 37 p. 100 de la population (contre 1,2 p. 100 dans le faciès type). Ces deux espèces ne sont plus accessoires mais préférantes.

Les vasières intertidales et notamment les herbiers sont drainés par de petits chenaux très peu profonds (0,5 m au maximum) où la vase est également très molle. Là aussi, nous avons retrouvé *Abra nitida*. *Nucula turgida* y semble accidentelle. Ces petits chenaux font aussi partie du faciès à *Nucula turgida* et *Abra nitida*. Une coupe schématique dans les herbiers intertidaux (Fig. 3) nous montre comment voisinent *Abra ovata* et *Abra nitida*, sans cohabiter. 20 cm de dénivellation séparent leur habitat, *Abra ovata* supportant l'émersion, *Abra nitida* ne la tolérant pas.

A l'est de la Truie, la coupure entre les faciès à *Melinna palmata* et à *Abra nitida* est brutale, le chenal étant très resserré entre les vasières. A l'ouest, au contraire, les platiers de vase compacte s'enrichissent peu à peu en eau. Ce sédiment semi-compact se dépeuple en *Melinna* (1 000 par m<sup>2</sup> environ) mais favorise l'envahissement des *Nucula turgida* et *Abra nitida*, comme le montre la coupe IV, Pl. 1.

Ce substrat intermédiaire va nous donner l'occasion d'étudier la façon dont s'affrontent deux peuplements. A cet effet, les coefficients de présence et de dominance, exprimés pour plus de simplicité sous la forme du coefficient « dominance-présence » DP, vont nous permettre de séparer les espèces en plusieurs catégories.

Dans ce sous-faciès, le coefficient de présence est défini par rapport aux 8 faciès étudiés (Tableau I). L'intervention d'un coefficient de présence supplémentaire a pour effet de diminuer chacun des autres coefficients de présence et par suite il ne faut pas s'étonner d'obtenir

dans le tableau ci-dessous des coefficients DP inférieurs à ceux que l'on peut lire dans le tableau III, pour les faciès à *Melinna palmata* et *Abra nitida*. Ce dernier est considéré dans son ensemble et les coefficients de présence et de dominance moyenne ne tiennent pas compte du sous-faciès à *Pandora albida*.

	ESPÈCES	FACIÈS		
		N. turgida et M. palmata	Sous-faciès intermédiaire	N. turgida et A. nitida
1 <sup>er</sup> groupe	<i>Melinna palmata</i> .....	3 360	1 280	—
	<i>Amphiteis gunneri</i> ...	8,2	1,8	—
	<i>Abra nitida</i> .....	0,06	153	260
	<i>Nucula turgida</i> .....	31	931	1 140
	<i>Abra alba</i> .....	4,75	9,31	10,5
2 <sup>e</sup> groupe	<i>Tapes aureus</i> .....	48,4	1,6	1
	<i>Cardium exiguum</i> .....	18,5	1,4	2
	<i>Turritella communis</i> ..	0,06	0,7	2
	<i>Pandora albida</i> .....	14	16	256
	<i>Cardium edule</i> .....	2,5	0,5	26
3 <sup>e</sup> groupe	<i>Corbula gibba</i> .....	4	32,2	5
	<i>Spisula subtruncata</i> ...	7	89	17,4
	<i>Loripes lucinalis</i> .....	0,5	20	—
	<i>Terebellides stroemi</i> ..	8,6	15	0,4

Dans le cas précis qui nous intéresse, les espèces ont trois habitats possibles :

- les vases compactes à *Melinna palmata*,
- les vases semi-compactes intermédiaires,
- les vases molles des chenaux (*Nucula turgida* et *Abra nitida*).

Une catégorie d'espèces ne figure pas dans ce tableau, il s'agit de celles qui sont limitées au faciès type. Nous donnerons comme exemple : *Solen marginatus* pour le faciès à *Melinna palmata*, *Thyasira flexuosa* pour le faciès à *Abra nitida*.

Elles sont en fait très peu nombreuses.

Dans le tableau ci-dessus, 3 groupes distincts s'individualisent :

— Le premier est caractérisé par les espèces qui décroissent ou augmentent progressivement :

*Melinna palmata*, *Amphiteis gunneri* d'une part, *Nucula turgida*, *Abra nitida* et *Abra alba* d'autre part.

— Certaines espèces se comportent de la même manière à l'égard de deux faciès contigus. Ce sont :

*Tapes aureus* et *Cardium exiguum* d'une part, *Turritella communis* d'autre part, pour les vases semi-compactes et molles.

*Pandora albida* et *Cardium edule*, qui ne varient pas dans les vases semi-compactes et compactes.

— Un troisième groupe est constitué par des espèces qui semblent profiter de l'affrontement des deux peuplements pour prospérer dans le faciès intermédiaire. Ce sont : *Corbula gibba*, *Spisula subtruncata*, *Loripes lucinalis*, *Terebellides stroemi*.

D - Faciès à *Nucula turgida* - *Abra nitida* - *Turritella communis*

Ce faciès s'installe à l'est de l'île Ilur, dans le chenal qui draine la baie de Sarzeau et succède vers la « sortie du Golfe » au faciès à *Nucula turgida* - *Abra nitida*. Il est situé de 0 à 5 m. Nous l'étudierons par comparaison avec le faciès précédent. Il est caractérisé par une moins grande abondance des débris végétaux : jamais plus de 50 ml par dragage.

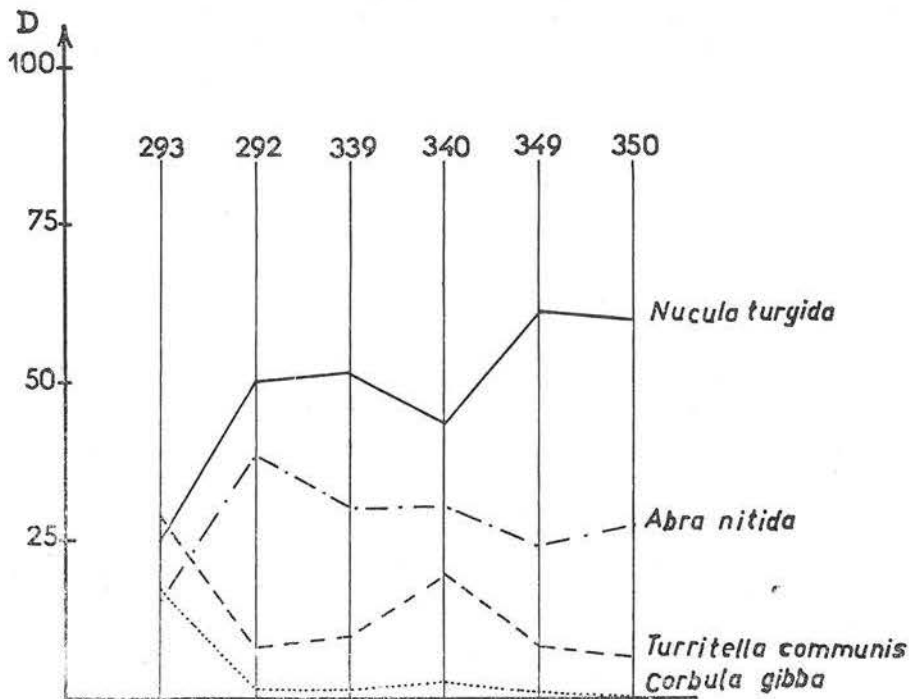


FIG. 4  
Variations des dominances par station.  
Faciès à *Nucula turgida* - *Abra nitida* - *Turritella communis*.

L'endofaune est la suivante :

## Préférantes

*Nucula turgida* Leckenby et Marshall  
*Abra nitida* (Müller)  
*Turritella communis* (Risso)  
*Thyasira flexuosa* (Montagu)  
*Corbula gibba* (Olivi)  
*Pandora albida* (Roding)  
*Dentalium novemcostatum* (Lamarck)  
*Nephtys hystrix* Mac Intosh.

## Accessoires

*Pectinaria koreni* Malmgren  
*Spisula subtruncata* (da Costa)  
*Abra alba* (Wood).



## Accidentelles

*Terebellides stroemi* Sars  
*Solen marginatus* Donovan  
*Cardium exiguum* Gmelin

*Turritella communis* se joint aux deux espèces dominantes du faciès précédent pour représenter 83 p. 100 de la population. D'autres différences apparaissent dans le tableau des dominances moyennes (Tableau II) : *Abra nitida* atteint une dominance de 29 contre 10 dans le précédent faciès, celle de *Nucula turgida* varie en sens inverse : 41 contre 60.

*Pandora albida*, bien qu'étant préférante, garde la même dominance : 1, si l'on considère le faciès type.

Nous avons reporté sur la figure 4 les coefficients de dominance des espèces les plus représentatives, étudiées dans 6 stations. Dans chacune d'elles, les espèces dominantes sont dans l'ordre : *Nucula turgida*, *Abra nitida* et *Turritella communis*. *Corbula gibba* suit fidèlement les variations de *Turritella communis*.

Le graphique nous montre que ces dominances sont stables et le tableau II des dominances (moyennes, ne l'oublions pas) reflète donc bien l'importance des espèces les unes par rapport aux autres. Nous verrons qu'il n'en est pas de même dans le faciès suivant.

Le nombre d'individus récoltés dans la station 293 est beaucoup moins important, ceci peut expliquer « l'anomalie » que présente cette station.

E - Faciès à *Nucula turgida* - *Turritella communis*

Ce faciès est également installé sur vase molle, mais sa localisation est très précise. Il est situé entre 0 et 3 m, à la pointe SW de l'île Ilur et dans la baie d'Arz, c'est-à-dire là où le chenal de la rivière de Noyallo change de direction.

Dans la région étudiée, il est donc limité à deux « croissants » de vase molle, à l'accroissement du chenal, correspondant à un ralentissement du courant. Entre ces deux régions, le chenal est encaissé entre les îles Arz et Ilur et aucun dépôt de vase n'y est possible.

## Préférantes

*Turritella communis* (Risso)  
*Abra nitida* (Müller)  
*Abra alba* (Wood)  
*Cucumaria elongata* Dübén et Koren  
*Pectinaria koreni* Malmgren  
*Spisula subtruncata* (da Costa)  
*Nephtys hystrix* Mac Intosh  
*Phyllodoce lineata* (Claparède).

## Accessoires

*Nucula turgida* Leckenby et Marshall  
*Pandora albida* (Roding)  
*Corbula gibba* (Olivi)  
*Terebellides stroemi* Sars  
*Amphicteis gunneri* (Sars).

## Accidentelles

*Tapes aureus* (Gmelin)  
*Solen marginatus* Donovan.

Cette endofaune est caractérisée par *Turritella communis*, beaucoup plus importante que dans le faciès précédent. *Nucula turgida* varie en sens inverse : cette espèce n'est plus préférante mais accessoire. De nouvelles espèces apparaissent (Divers, D=13) et rendent ainsi la faune plus variée.

La véritable caractéristique de ce faciès nous est révélée par l'étude des dominances, comme nous l'avons fait pour le faciès précédent.

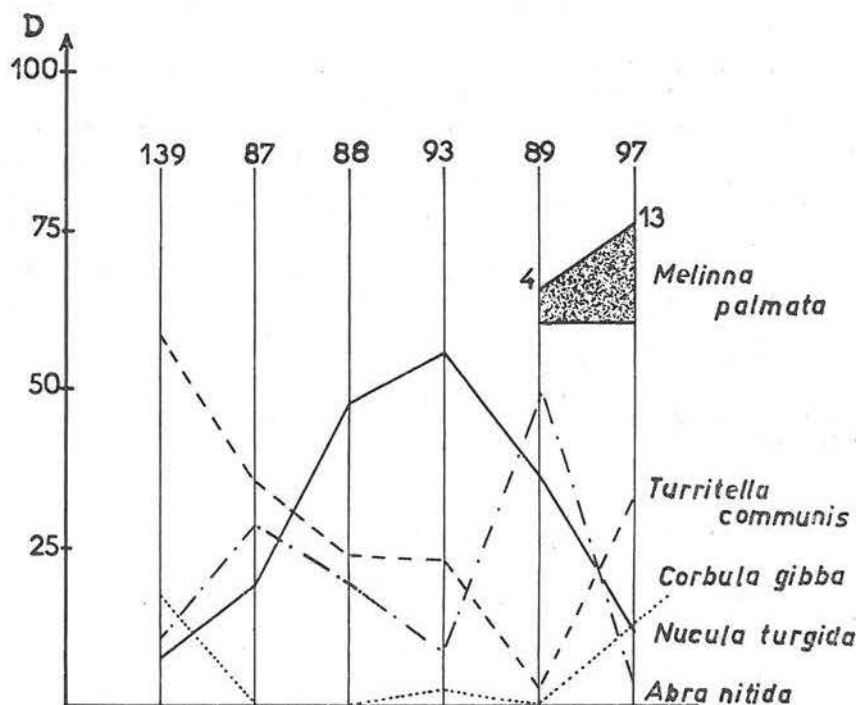


FIG. 5  
Variations des dominances par station.  
Faciès à *Nucula turgida* - *Turritella communis*.

Sur la figure 5, nous avons placé les stations de gauche à droite selon les dominances :

- décroissante de *Turritella communis*,
- croissante de *Melinna palmata*.

Ce graphique montre qu'aucune espèce n'est réellement dominante sur les autres, comme nous pouvions le dire pour le faciès précédent. Ici chaque espèce prend tour à tour la place dominante (stations 137, 93 et 89). Le tableau des dominances ne peut évidemment pas rendre compte de cette instabilité des espèces dominantes, laquelle caractérise ce faciès. Le nombre d'individus récoltés par dragage ne variant pas plus dans ce faciès que dans le précédent, nous pouvons dire que les trois espèces dominantes sont compétitives. Ici, comme dans le faciès à *Nucula turgida* et *Abra nitida*, *Corbula gibba* suit fidèlement les variations de *Turritella communis*. Ce caractère ne se

retrouve nulle part ailleurs et le tableau des dominances D exprime dont la réelle dominance des différentes espèces moyennes dans tous les autres faciès.

### III - LE FACIÈS A *TAPES AUREUS*.

Il est très bien défini à l'est des îles Arz et Ilur. Là, les fonds hétérogènes à *Nucula nucleus* passent brusquement à un sédiment sablo-vaseux, puis vaseux avec beaucoup de *coquilles mortes*, d'*Ostrea* notamment. Dans les deux cas, il n'y a jamais de gravier. Topographiquement, ce faciès « coiffe » les sédiments hétérogènes entre 0 et 5 m.

#### Préférantes

*Tapes aureus* (Gmelin)  
*Corbula gibba* (Olivi)  
*Cardium exiguum* Gmelin  
*Solen marginatus* Donovan  
*Terebellides stroemi* Sars  
*Phyllodoce lineata* (Claparède).

#### Accessoires

*Abra alba* (Wood)  
*Spisula subtruncata* (da Costa)  
*Dentalium novemcostatum* Lamarck  
*Amphiteis gunneri* (Sars)  
*Branchiomma vesiculosum* (Montagu)  
*Sthenelais boa* (Johnston)  
*Thyone fusus* (O.F. Müller).

#### Accidentelles

*Venus verrucosa* Linné  
*Tapes rhomboideus* (Pennant)  
*Tapes pullastra* (Montagu)  
*Loripes lucinalis* (Lamarck)  
*Nucula nucleus* (Linné)  
*Nucula turgida* Leckenby et Marshall  
*Turritella communis* (Risso)  
*Edwardsia callimorpha* (Gosse)  
*Phascolosoma elongatum* Keferstein

Dans cette liste, nous notons tout d'abord l'abondance de Lamel-libranches : *Tapes aureus*, *Cardium exiguum*, *Corbula gibba*, *Solen marginatus* et *Spisula subtruncata*, qui représentent 80 p. 100 de la population.

Selon certaines approximations, *Tapes aureus* pourrait atteindre une densité de 500 m<sup>2</sup>. *Cardium exiguum* suit fidèlement les variations du *Tapes aureus*, comme le montre le tableau exprimant le nombre d'individus par dragage.

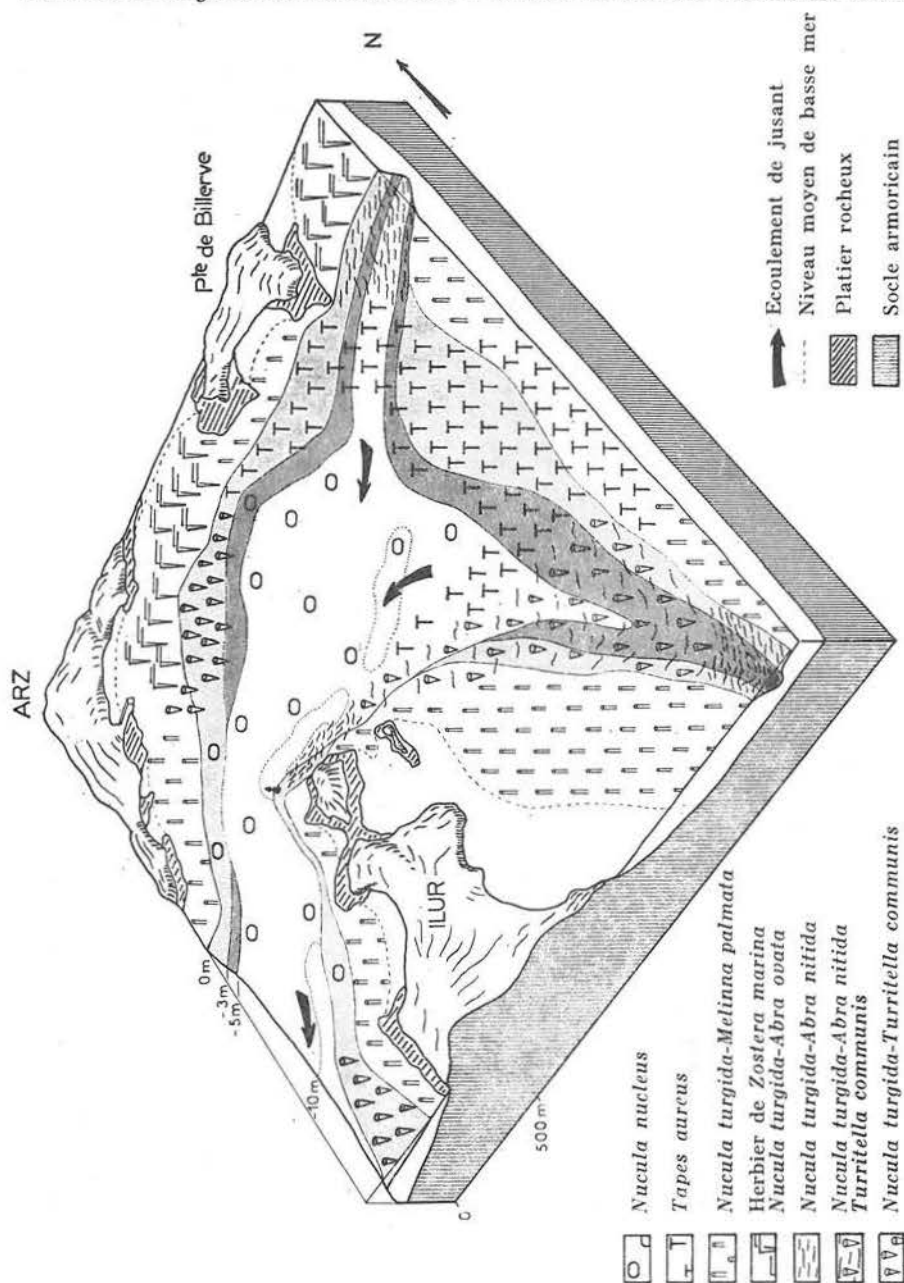
Variations parallèles de *Tapes aureus* et *Cardium exiguum*

Stations	256	258	259	267	268	Dominance
<i>Tapes aureus</i> . . . .	14	15	50	52	75	56
<i>Cardium exiguum</i> . . . . .	2	5	6	10	17	14

Nous notons aussi que les espèces préférantes le sont également dans d'autres faciès, à l'exception cependant du *Cardium exiguum* et que les espèces accidentelles sont nombreuses. Celles-ci sont préfé-

rantes ailleurs, notamment *Nucula nucleus* et *turgida*. Ceci montre bien le caractère intermédiaire de ce faciès entre les peuplements définis par ces deux espèces.

Lorsque le réseau hydrographique est moins important (chenaux Nord et Sud, et en amont du Hézo), la profondeur est moindre, le triage sédimentaire accusé. Le passage entre les peuplements à *Nucula nucleus* et *turgida* est moins brutal : le sédiment sablo-vaseux est aussi



Bloc diagramme représentant les peuplements à l'est de l'île d'Arz

graveleux. *Amphicteis gunneri* se joint alors au *Tapes aureus* pour définir un véritable sous-faciès intermédiaire entre les peuplements à *Nucula nucleus* et ceux à *Tapes aureus*. *Amphicteis gunneri* n'est plus une espèce accessoire mais préférante. A l'exception de ces deux espèces, toutes les autres sont accidentelles et la faune est très dispersée.

Nous avons remarqué la répartition très précise de *Thyone fusus*. Cette Holothurie n'existe de façon constante que dans les stations limitrophes des faciès à *Nucula nucleus* et à *Tapes aureus*.

Le faciès à *Tapes aureus* ou faciès « à Lamellibranches » peut donc s'installer sur sédiment : sablo-vaseux et graveleux, sablo-vaseux ou vaseux avec présence de coquilles mortes. Il est donc intermédiaire entre les peuplements établis sur fonds de cailloux et graviers (*Nucula nucleus*) ou sur fonds vaseux (*Nucula turgida*). L'étude sédimentologique nous permettra de préciser le caractère intermédiaire de ce faciès. Nous reviendrons d'ailleurs sur sa valeur en tant que tel.

Au nord de l'île Ilur et du Charles une véritable calotte de vase se retrouve au fond du chenal, c'est-à-dire à 10 m de profondeur. Cette vase est molle, envahie de débris de Zostères mortes, de tubes vides de *Melinna*, de coquilles d'*Ostrea*. Une seule espèce est réellement présente dans cette localité mais peut atteindre une densité de 40 à 50 individus par dragage : c'est *Amphicteis gunneri*. Cette espèce construit au moyen de débris de Zostères un tube qui peut dépasser ici 10 cm de long. Ce serait en quelque sorte le déversoir du faciès *Nucula turgida* - *Abra nitida* - *Turritella communis*. Nous en avons fait état sur la carte des faciès biologiques (Annexe - Carte III (a)).

Holmes (1953), travaillant dans une région déjà étudiée par d'autres auteurs (Ford, Mare, Jones), et similaire à la nôtre par ses sédiments envasés, a noté la présence de *Callianassidae* qui n'avait pas été remarquée jusque là. Sa technique de prélèvement (double-scoop sampler) lui a permis d'entamer plus profondément les sédiments envasés. La découverte dans le golfe d'un cadavre de *Callianassidae* : *Upogebia stellata* Mont., nous permet de dire que ces animaux sont représentés dans notre région, comme partout ailleurs où les sédiments sont propices à leur installation, mais échappent à nos moyens usuels d'investigations. En zone intertidale au contraire, où le sédiment peut être entamé plus profondément, ces animaux sont fréquents dans toutes les régions.

## CHAPITRE III

### ÉTUDE SÉDIMENTOLOGIQUE

Cette étude nous permet de préciser dans quelle mesure les faciès biologiques sont en parallèle avec des unités sédimentologiques.

#### A) SÉPARATION DES TROIS FRACTIONS : GRAVIERS, SABLE ET FRACTION FINE.

— La fraction fine est séparée sous l'eau sur un tamis dont l'ouverture des mailles est de 89  $\mu$ , ce qui correspond en fait à un

diamètre des particules de 80  $\mu$ . Les fractions graviers et sable desséchées à 110° C sont séparées sur un tamis retenant les grains dont le diamètre est supérieur à 3 mm.

Pour un sédiment donné, l'étude des pourcentages de chaque fraction nous a permis de définir trois types de faciès biologiques :

- le faciès à *Nucula nucleus* sur cailloux, graviers et sables envasés,
- les faciès à *Nucula turgida* sur vase (sableuse),
- le faciès à *Tapes aureus* sur sédiments intermédiaires.

Ceci est exprimé dans le tableau ci-dessous :

Pourcentages moyens des trois fractions : graviers, sable, fraction fine dans les trois types de faciès.

FACIÈS	FRACTIONS		
	graviers	sable	fraction fine
<i>Nucula nucleus</i> .....	20	50	30
<i>Tapes aureus</i> .....	2	73	25
<i>Nucula turgida</i> .....	—	7	93

Dans ce tableau, le faciès à *Tapes aureus* est supposé installé sur sédiment sablo-vaseux, mais il peut, comme nous l'avons déjà signalé, s'installer aussi sur sédiment sablo-vaseux et graveleux ou vaseux, mais toujours avec beaucoup de coquilles mortes. Les pourcentages respectifs des trois fractions susceptibles d'être en présence dans ces sédiments, permettent donc de différencier les peuplements à *Nucula nucleus* de ceux à *Nucula turgida* et de préciser le caractère intermédiaire du faciès à *Tapes aureus*.

Les faciès à *Nucula turgida* sont installés sur des sédiments très vaseux. Si nous limitons la fraction fine aux particules inférieures à 50  $\mu$ , son pourcentage n'y est plus de 93 p. 100 mais de 84 p. 100, soit 81 p. 100 pour les vases compactes et 87 p. 100 pour les vases molles.

C'est le cas des estuaires bretons (Francis-Bœuf, 1947) où ce taux est compris entre 50 et 90 p. 100. Dans certaines parties du Bassin d'Arcachon (Debyser, 1957) il varie entre 30 et 85 p. 100.

## B) ÉTUDE DE LA FRACTION FINE.

La granulométrie de la fraction fine ou microgranulométrie a été étudiée par densimétrie : la vitesse de chute des particules dans l'eau bidistillée est mesurée et la formule de Stokes nous donne le diamètre des particules. Au préalable, cette fraction fine est défloculée et traitée à l'eau oxygénée à 110 volumes pour éliminer la matière organique.

Les microgranulométries de 10 sédiments prélevés dans des endroits très différents de la région étudiée ont été réalisées. Les courbes représentatives sont très proches les unes des autres, montrant bien par là l'identité de la fraction fine. Les courbes en pourcentages



cumulatifs et en coordonnées semi-logarithmiques sont rassemblées en un faisceau inextricable (fig. 6).

La constitution de cette fraction fine nous est révélée avec plus de netteté par les courbes en pourcentages non cumulatifs et en

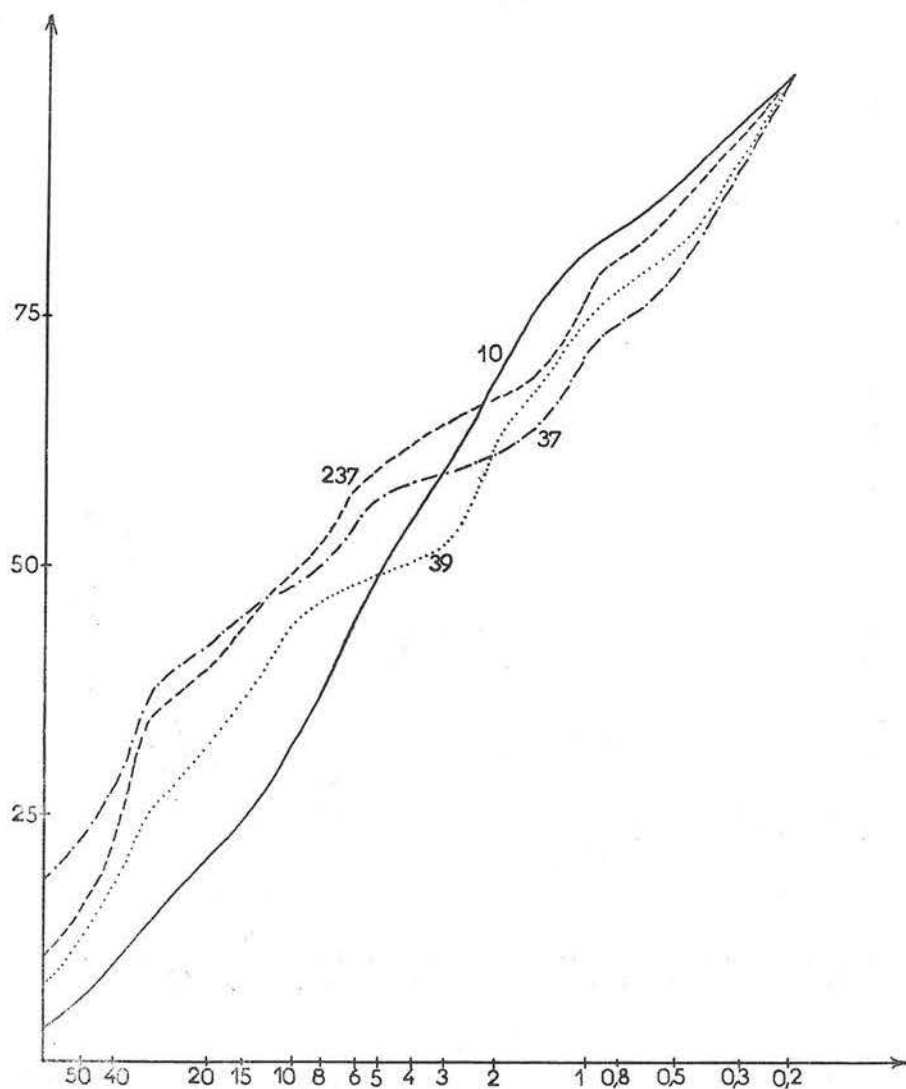


FIG. 6  
Fraction fine.

Courbe cumulative en coordonnées semi-logarithmiques : en abscisses, le diamètre des particules (en  $\mu$ ) ; en ordonnées, le poids en pourcentages cumulatifs.

coordonnées semi-logarithmiques (fig. 7, où 4 courbes seulement sont représentées pour plus de simplicité).

La fraction fine est ainsi constituée :

1° le « squelette minéral » ;

— les sables (200 à 20  $\mu$ ) (1) diminuent progressivement de 60 à 20  $\mu$  ;

— les poudres (20 à 1  $\mu$ ) présentent deux maxima : le premier peu important vers 15  $\mu$ , le deuxième très marqué à 2  $\mu$ , correspondant à du quartz très fin et aux micas.

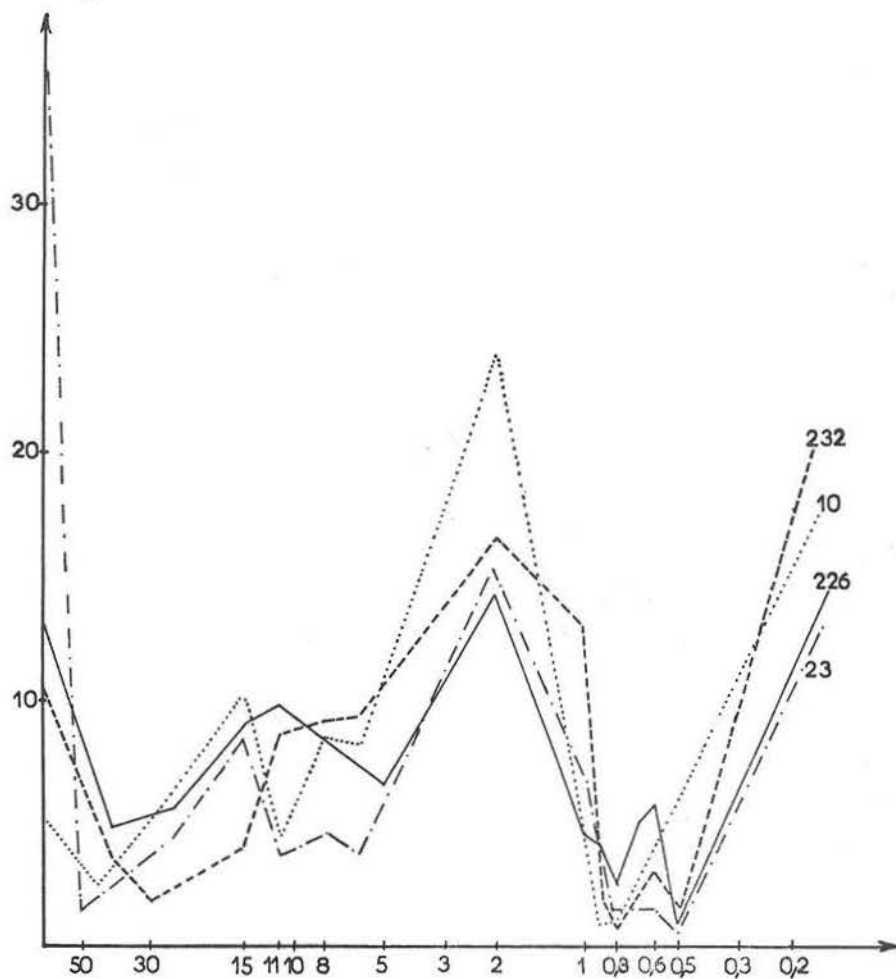


FIG. 7  
Fraction fine.

Courbes en pourcentages non cumulatifs en coordonnées semi-logarithmiques : en abscisses, le diamètre des particules en  $\mu$  ; en ordonnées, le poids en pourcentages non cumulatifs.

La fraction fine est identique quel que soit le prélèvement ; elle est caractérisée par l'abondance de quartz très fin et de micas.

2° les précolloïdes (1 à 0,2  $\mu$ ) ne sont importants qu'à partir de 0,5  $\mu$  et correspondent aux minéraux de l'argile.

La fraction fine est donc caractérisée par une abondance de quartz très fin et de micas.

(1) Nous avons utilisé la classification des matériaux meubles de Bourcart (1942).

## C) ÉTUDE DE LA FRACTION SABLEUSE.

L'étude granulométrique de cette fraction est réalisée sur une série de tamis dont les largeurs de mailles sont indiquées sur la figure 8.

Les courbes cumulatives en coordonnées semi-logarithmiques sont de différents types, contrairement à ce que nous observons pour la

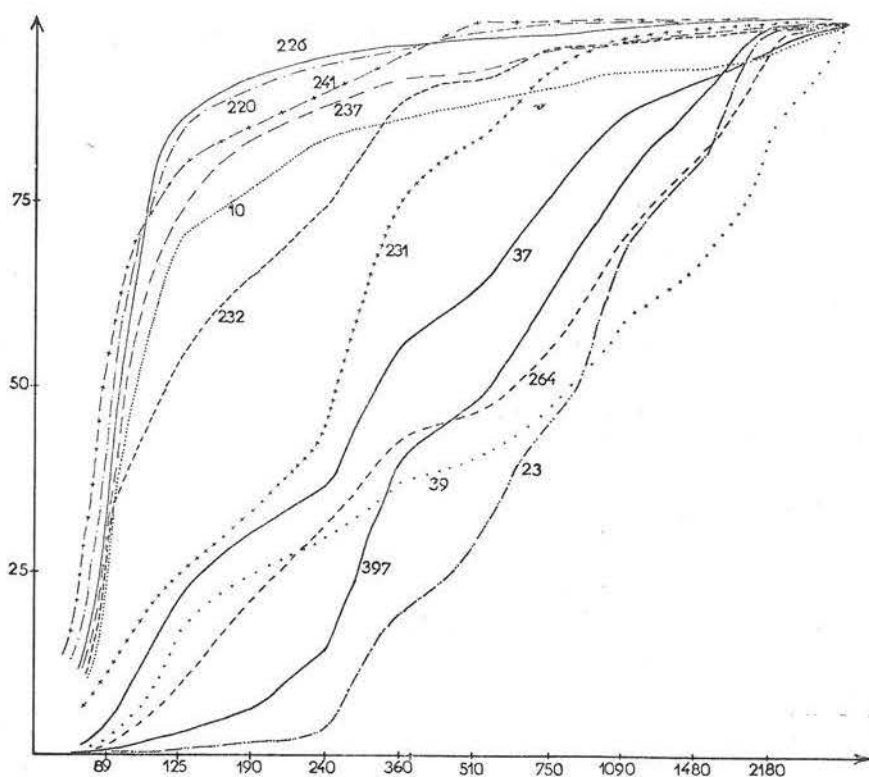


FIG. 8  
Fraction sableuse.

Courbes cumulatives en coordonnées semi-logarithmiques : en abscisses, la largeur des mailles en  $\mu$  (échelle logarithmique) ; en ordonnées, le pourcentage des masses cumulée retenues par les tamis.

La valeur du classement varie. Les sables les mieux triés correspondent aux vases molles.

fraction fine. En d'autres termes, la valeur du classement de sable varie. Pour chiffrer ce triage nous utilisons deux paramètres :

— *L'indice de triage de Trask* :  $Q_g = \sqrt{Q_3/Q_1}$ ,  $Q_1$  et  $Q_3$  étant les diamètres des grains correspondant respectivement à 25 et 75 p. 100 du poids total de l'échantillon analysé. (Sur la figure 8, le diamètre des grains croît de la gauche vers la droite.)

Mais deux sables pourront avoir des courbes représentatives similaires et un indice de triage semblable sans être pour autant identiques. D'où la nécessité de faire intervenir un autre paramètre.

— La médiane  $M$  : c'est le diamètre des grains correspondant à 50 p. 100 du poids total du sédiment. Ce paramètre précise la position des courbes par rapport à l'axe des abscisses.

Le produit  $Qg \times M$  nous permet de caractériser les courbes granulométriques et, par suite, de les différencier les unes des autres.

Dans le tableau ci-dessous les stations sont placées selon la valeur croissante de  $Qg \times M$ . Elles sont aussi groupées par faciès. La valeur du classement établie par Trask, d'après l'indice de triage qu'il définit,

Triage de la fraction sableuse étudié selon deux paramètres : l'indice de triage  $Qg$  et la médiane  $M$

Nature du substrat	Faciès	Stations	$Qg$	$M$	$Qg \times M$	Valeur du classement (selon Trask)
Vases molles	Herbier à <i>Nucula turgida</i> et <i>Abra ovata</i>	226	1	94	94	Très bien classé
	<i>Nucula turgida</i>	241	1,2	87	104	
	<i>Abra nitida</i>	237		98	117	
	<i>Nucula turgida</i> <i>Turritella communis</i>	220		90	108	
Vases compactes	<i>Nucula turgida</i> <i>Melinna palmata</i>	10	1,3	103	133	Bien classé
		232	1,6	116	185	
		231	1,7	250	425	
Sédiments hétérogènes envasés	(1)	37	2,1	318	667	
	<i>Tapes aureus</i>	397	1,9	558	1060	
	<i>Nucula nucleus</i>	23	1,8	870	1566	
		264	2,5	630	1575	
	(2)	39	3,4	835	2755	Faiblement classé

nous indique que les vases molles ont une fraction sableuse très bien classée, les vases compactes et les sédiments hétérogènes envasés, un sable bien classé. La station 264 appartient bien au faciès à *Nucula nucleus*, mais est située à l'accro du chenal et à proximité d'un pointement rocheux où le sédiment est évidemment moins bien trié qu'au fond du chenal.

Les différentes valeurs du coefficient de triage obtenues pour le faciès à *Nucula turgida* et *Melinna palmata* sont à mettre en parallèle

(1) Cette station est intermédiaire entre le faciès à *Nucula nucleus* et celui à *Nucula turgida* - *Turritella communis*.

(2) Cette station, située entre les îles Godec et Iluric, est très peu profonde. Le sédiment est très hétérogène, peu remanié par des courants très affaiblis. Parallèlement, la faune y est très appauvrie.

avec la richesse des peuplements et, plus particulièrement, avec le nombre de *Melinna palmata* obtenues par station (tableau ci-dessous).

Les stations 232 et 231 et notamment cette dernière, sont placées à proximité de l'île Tascon qui détermine un apport constant de matériel détritique.

Indice de triage et richesse du faciès à *Melinna palmata* en individus.

Stations	Nombre de <i>Melinna palmata</i> au m <sup>2</sup>	Qg
10	6.000	1,3
232	1.000	1,6
231	500	1,7

L'herbier ne faisant qu'accentuer le travail hydrodynamique, il est normal que ce soit le sédiment correspondant qui possède le sable le mieux trié.

La granulométrie des sédiments pris dans leur ensemble est exprimée dans les figures 9 et 10 par des courbes cumulatives en coordonnées bilogarithmiques (représentation de Berthois). La figure 10 nous montre que la fraction sableuse des sédiments mous à *Nucula turgida* est principalement composée de sablons ( $< 200 \mu$ ). Ceci est en opposition avec la fraction sableuse des sédiments compacts à *Nucula turgida* et *Melinna palmata* représentée sur la figure 9. La figure 8 le montre également.

Afin d'expliquer la différenciation des peuplements, nous pouvons ainsi résumer ce que nous apporte l'étude sédimentologique.

1° Le pourcentage respectif de chaque fraction permet de diviser le « faciès » (1) meuble en unités sédimentologiques qui ont valeur de « sous-faciès » et sur lesquelles s'appuient les coupures biologiques.

2° A pourcentage égal de la fraction fine par rapport à la fraction sable, le coefficient de triage, la médiane des courbes de cette dernière fraction permettent de rediviser les sous-faciès. Ainsi les vases, selon leur degré de teneur en eau, sont séparables en vases compacts et en vases molles ; ces dernières, sans cesse remaniées par les courants, possèdent un sable mieux trié que les vases compacts. Entre ces deux types de substrat, la coupure biologique est très nette et le coefficient de triage de la fraction sableuse peut en rendre compte, comme le ferait d'ailleurs la teneur en eau de ces sédiments, qui n'a pas été mesurée.

3° Dans une région considérée, il semble que la fraction fine ne joue que par son pourcentage ; mais, à pourcentage égal de cette fraction fine, les sédiments de deux régions distinctes peuvent être très différents. Nous devons alors avoir recours à d'autres caractéristiques pour les différencier : la nature minéralogique par exemple.

(1) Ici le terme « faciès » est employé dans le sens défini par De Beauchamp, 1914.

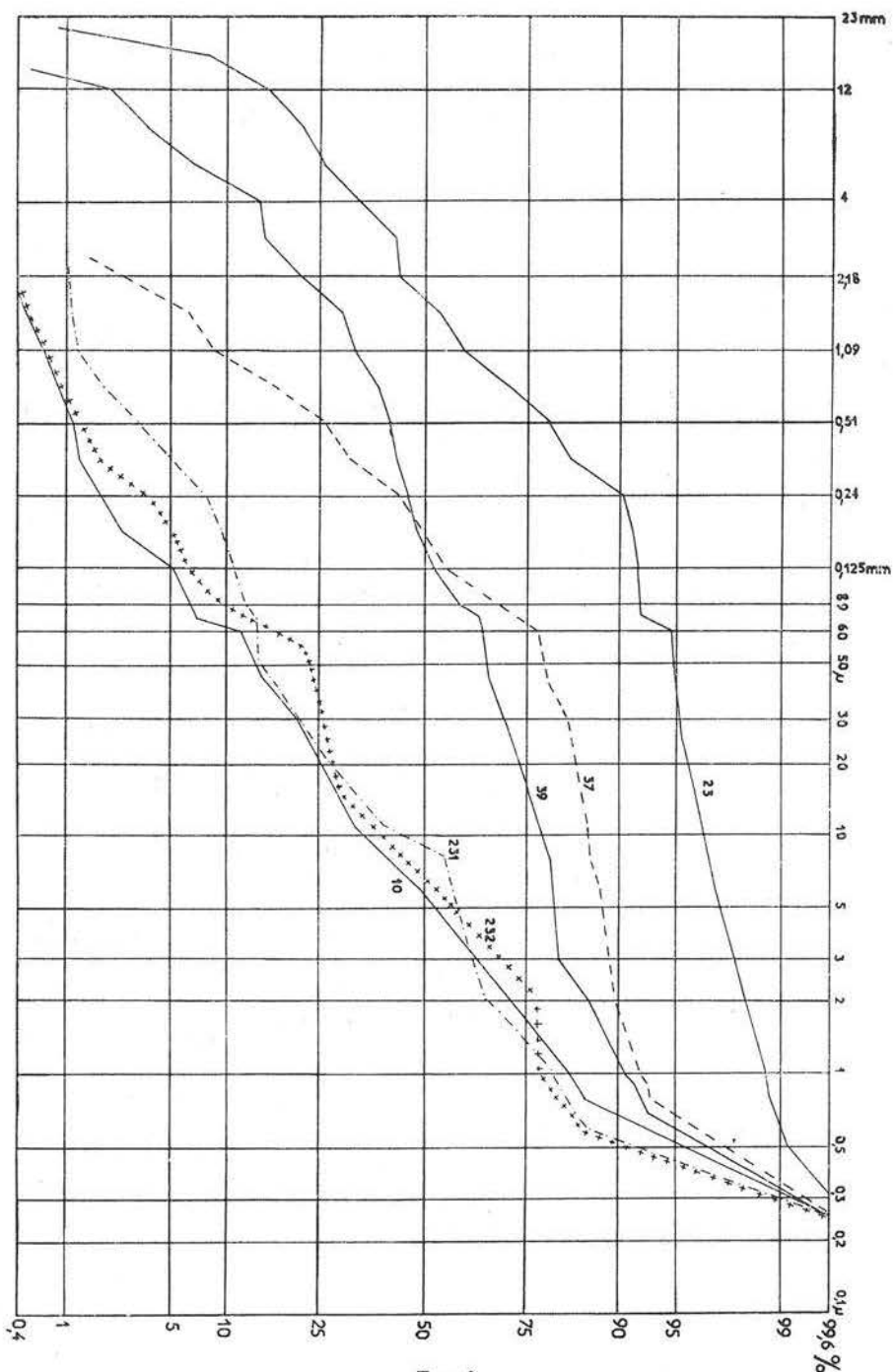


FIG. 9

Granulométrie des sédiments considérés dans leur ensemble.

Courbes cumulatives en coordonnées bilogarithmiques : en abscisses, le diamètre des particules ; en ordonnées, le poids en pourcentages cumulatifs.

Stations 23, 37, 39 : sédiments hétérogènes envasés - Stations 231, 232, 10 : vases compactes.

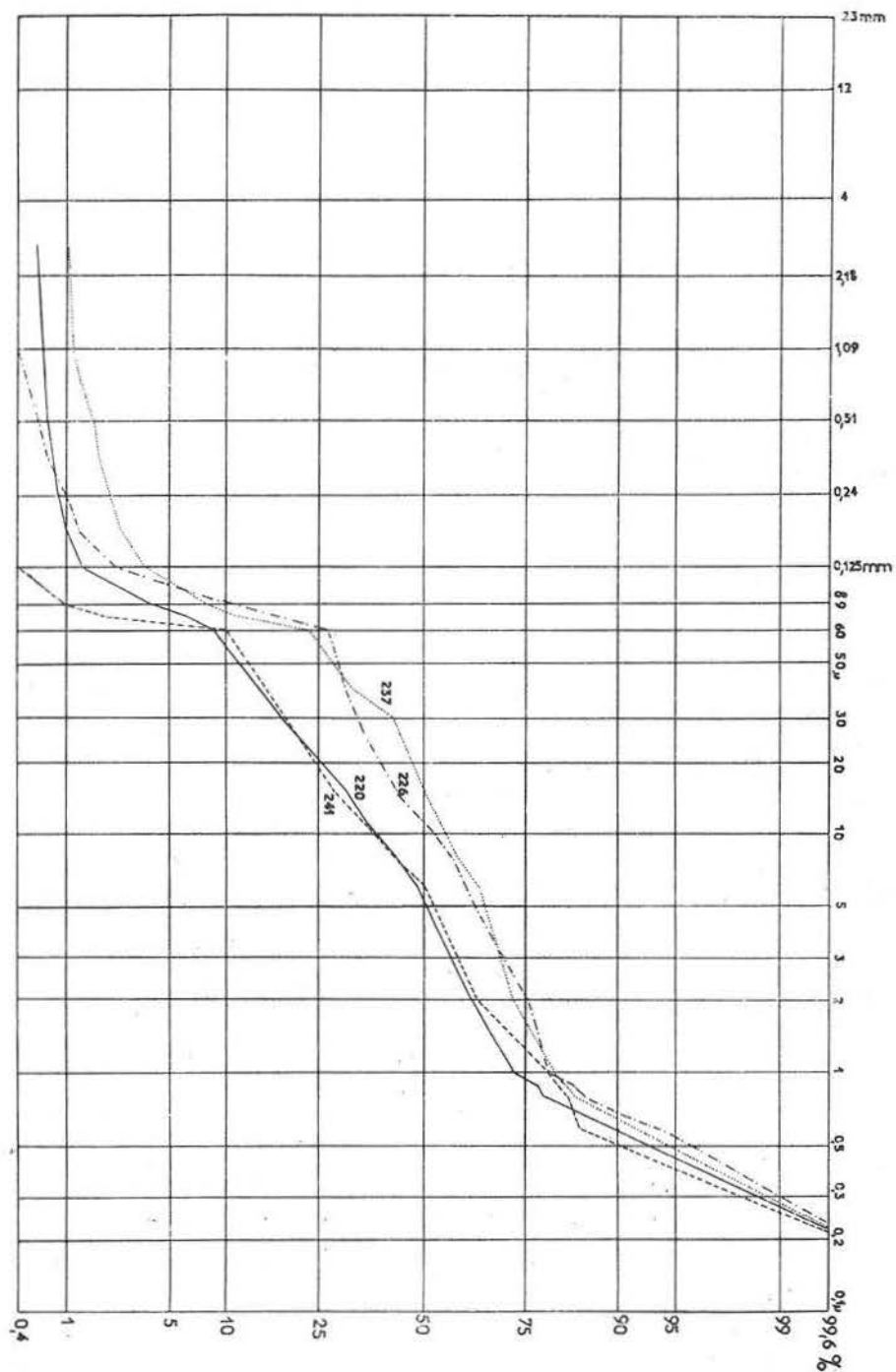


FIG. 10  
Granulométrie des sédiments considérés dans leur ensemble.  
Vases molles.  
(voir légende fig. 9).



## CHAPITRE IV

### LA MATIÈRE ORGANIQUE

La matière organique du sédiment est mesurée sous forme d'azote et de carbone organiques.

#### Mesure de l'azote organique.

Nous avons utilisé le micro-Kjeldahl de Parnas et Wagner. Les matières organiques sont minéralisées par action de l'acide sulfurique concentré en présence d'un catalyseur à base de sulfate de potassium, sulfate de cuivre et de sélénium. Pour les vases, cette minéralisation est toujours très longue (24 heures). La distillation est réalisée à l'aide de lessive de soude, en présence de phénol-phtaléine. L'ammoniac dégagé est reçu dans une solution diluée d'acide sulfurique dosé par la soude.

Les résultats sont exprimés en pourcentage de poids de matière sèche.

#### Mesure du carbone organique.

La méthode employée est celle de Anne. Le carbone est oxydé à l'aide du bichromate de potassium en milieu sulfurique. Le carbone, libéré sous forme de gaz carbonique, est dosé à l'aide d'une solution de sel de Mohr en présence de fluorure de sodium et de diphénylamine. Les résultats, ici aussi, sont exprimés en pourcentage de poids de matière sèche.

Ce sont, dans la plupart des cas, les mêmes échantillons qui ont servi aux analyses granulométriques et aux dosages de carbone et d'azote.

Nous avons évalué :

- 1) la matière organique totale à partir du carbone ; on considère en effet (Trask, 1931) que le carbone représente 58 p. 100 de la matière organique ;

- 2) le rapport C/N qui nous renseigne sur l'origine de la matière organique.

Tous ces résultats sont portés sur la figure 11 et sur le tableau ci-dessous, dans lequel les échantillons (correspondant chacun à une

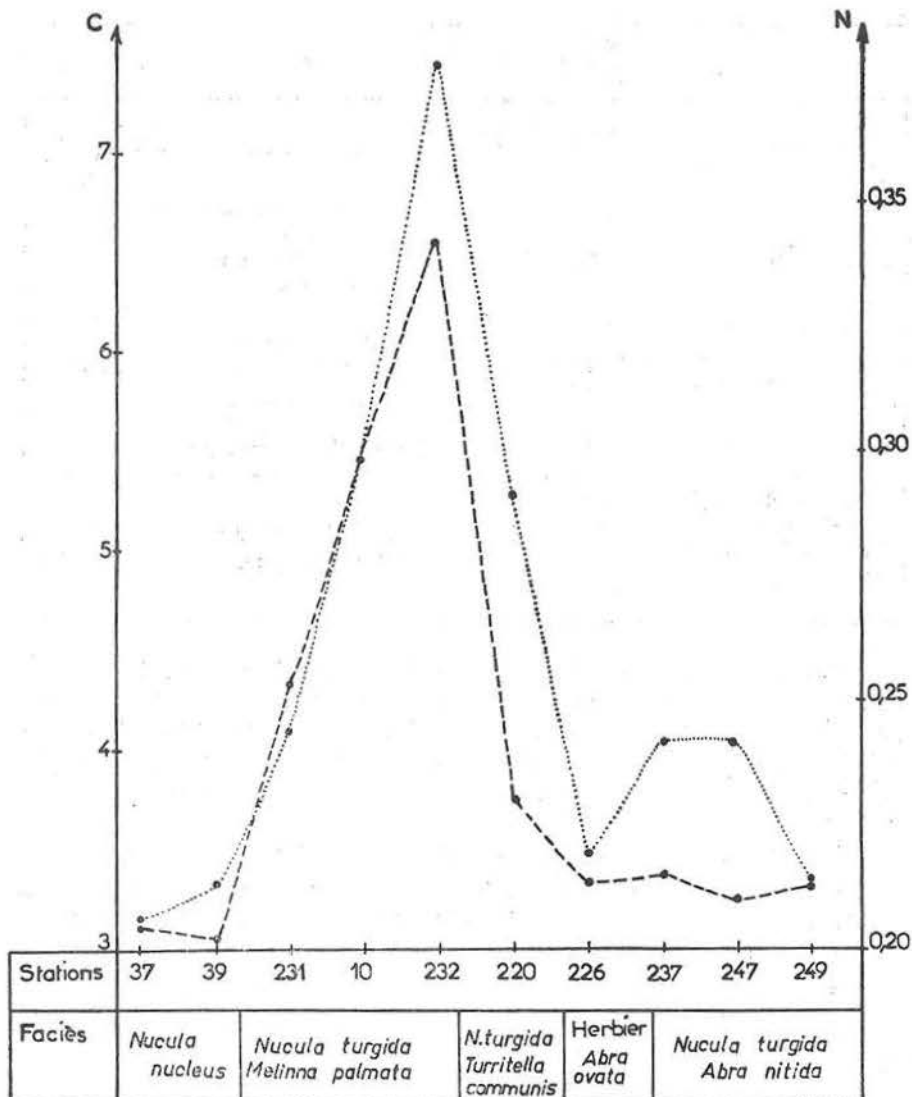


FIG. 11

Teneur des sédiments en carbone et en azote organiques, exprimée en pourcentage de poids de matière sèche.

..... azote      ----- carbone.

station) sont placés selon les valeurs croissantes du carbone organique. Les stations ainsi classées le sont aussi d'après :

- le taux de matière organique totale,
- le faciès biologique qu'elles abritent,
- leur nature sédimentologique.

Teneur des sédiments en carbone et en azote organiques, valeur du rapport  $\frac{C}{N}$  et teneur en matière organique totale.

C	N	$\frac{C}{N}$	Matière organique totale $C \times 1,72$	N° des stations	Faciès biologique	Nature du substrat
3,04	0,21	14	5,22	39	<i>Nucula nucleus</i>	Sédiments hétérogènes envasés
3,07	0,20	15	5,28	37		
3,32	0,21	15	5,71	226	Herbier à <i>Nucula turgida</i> et <i>Abra ovata</i>	Vases molles
3,25	0,24	14	5,59	247	<i>Nucula turgida</i> et <i>Abra nitida</i>	
3,38	0,24	15,5	5,81	237		
3,75	0,29	12,8	6,45	220	<i>Nucula turgida</i> <i>Turritella communis</i>	
4,36	0,24	18,7	8,50	231	<i>Nucula turgida</i> et <i>Melinna palmata</i>	Vases compactes
5,37	0,29	18,5	9,40	10		
6,58	0,37	17,1	11,31	232		

Une exception cependant en ce qui concerne la station d'herbier à *Nucula turgida* - *Abra ovata*, n° 226. Le pourcentage d'azote n'y est pas plus important que dans les sédiments hétérogènes envasés à *Nucula nucleus*, mais le pourcentage de carbone est intermédiaire entre les résultats obtenus pour les deux stations du faciès à *Nucula turgida* - *Abra nitida*.

Les conclusions à tirer de ce tableau sont les suivantes :

- 1) plus le sédiment est riche en éléments fins, plus il l'est en matière organique, les sédiments hétérogènes sont les moins riches,
- 2) le taux de matière organique est maximum là où la sédimentation est calme ; les vases compactes sont les plus riches, les vases molles toujours remaniées par les courants le sont moins,
- 3) les taux d'azote ont des valeurs moins dispersées que celles du carbone,
- 4) le rapport C/N est toujours supérieur à 12.

#### Discussion.

Il nous a semblé intéressant de comparer les résultats précédents avec ceux qui ont été obtenus dans des régions différentes. Le tableau ci-dessous résume quelques données exprimées en pourcentage de poids de matière sèche.

Ce tableau comparatif nous montre bien la richesse en matière organique de la région étudiée. Il existe à cela plusieurs raisons.

Teneur des sédiments en carbone et azote organiques,  
considérée dans diverses régions.

AUTEURS ET BIOTOPES		C	N
Golfe du Morbihan 10/1961 .....		3 - 6,58	0,20 - 0,37
Francis-Bœuf : Vases	Penzé .....	2,3 - 4,1	0,1 - 0,5
	Loire .....	1,5 - 7,9	0,07 - 0,28
Debyser :	Bassin d'Arcachon .....	1 - 5,2	0,1 - 0,6
	Vases sableuses Baie de l'Aiguillon .....	1,2 - 1,9	0,15 - 0,30
Mare :	Vase sableuse 45 m .....	1	o
Bernard :	Alger .....	0,6	0,13
Berthois :	Plateau continental Golfe de Gascogne .....	o	0,03 - 0,37
Blois et Collaborateurs : Roscoff - Herbiers <i>Z. marina</i> .....		1 - 5	0,1
Rullier :	Aber de Roscoff - sables	0,14	0,02
Callame :	Côtes charentaises - sables	o	0,003 - 0,070
o : Pas de donnée.			

Nota. — Ce tableau n'a qu'une valeur relative, car les dosages n'ont pas été réalisés à la même époque de l'année. Cela est important, comme nous le verrons.

D'une part, les sédiments sont très riches en éléments fins qui absorbent la matière organique (Francis-Bœuf, 1947). D'autre part, la matière organique et les éléments fins se déposent dans des régions abritées où la sédimentation est calme ; c'est le cas de toute mer fermée comme le Golfe du Morbihan. De plus, dans cette même région, les valeurs du carbone et de l'azote organiques sont maximales là où la turbulence est moindre, c'est-à-dire dans les vases compactes à *Nucula turgida* - *Melinna palmata*. Moore (1930) a noté également des taux d'azote moindres, là où la turbulence est plus importante. Matière organique et éléments fins sont donc intimement liés (Bader, 1954 ; Holme, 1949 ; Stephen, 1931 ; Bouchet, 1962).

Dans la région étudiée, les apports organiques sont très faibles : pas d'agglomération humaine proche, pas d'apports d'estuaires importants et rôle négligeable du plancton comme dans toute mer fermée. La matière organique a donc pour origine principale, sinon exclusive, la décomposition des animaux et des végétaux vivant sur place.

Le rapport C/N, toujours supérieur à 12, montre la dominance des peuplements végétaux sur les peuplements animaux (Rullier, 1959). La part des herbiers de *Zostera nana*, si étendus dans cette partie du Golfe, comme nous l'avons déjà signalé, est certainement très importante. Les herbiers de *Zostera marina* sont beaucoup plus restreints.

Blois et ses collaborateurs ont montré l'enrichissement du sédiment en matière organique, là où se fait le dépôt de débris de *Zostères*. Waksman (1936, cité par Debyser, 1961) a trouvé, pour le rapport C/N, des valeurs supérieures à 18, là où sont accumulés des débris végétaux.

Cela peut expliquer pourquoi les valeurs des taux de carbone, liées à ces dépôts locaux, sont plus dispersées que celles des taux d'azote. De même, le faciès d'herbier à *Abra ovata* n'est pas plus riche en azote que le faciès à *Nucula nucleus* sur sédiments hétérogènes, mais la valeur du taux de carbone est, par contre, plus importante.

Dans le tableau des teneurs en carbone et azote, p. 70, nous notons des valeurs du rapport C/N voisines de 18. C'est le cas du faciès à *Nucula turgida* - *Melinna palmata*, installé sur vases compactes où les débris de *Zostères* sont incorporés au sédiment. Les valeurs du rapport C/N, correspondant aux vases molles sur lesquelles s'accumulent les débris végétaux, ne dépassent pas 15,5. Cela peut s'expliquer par le fait que les débris de *Zostères* sont plus dégradés quand ils sont incorporés au sédiment que lorsqu'ils ne sont qu'accumulés.

Les variations au cours de l'année, des teneurs en carbone et en azote des sédiments, ont déjà été signalées (Lux, 1938). Le tableau p. 70 se rapporte à des prélèvements réalisés au mois d'octobre, c'est-à-dire à une saison où les herbiers intertidaux ont subi quelque dommage, à la suite des fortes chaleurs de l'été. De plus, leur reproduction ayant lieu en avril-mai, nous pouvons mettre en parallèle les résultats de ce tableau et les apports de débris de *Zostères* mortes qui n'ont pas cessé durant tout l'été.

Des prélèvements, malheureusement trop peu importants, réalisés au mois de mai présentent des taux de carbone et d'azote organiques moins élevés, sauf justement là où se sont déposées les *Zostères* mortes, c'est-à-dire dans les chenaux à *Nucula turgida* et *Abra nitida* (station 249).

Taux de carbone et d'azote organiques (mai, 1962)

C	N	Stations	Faciès
1,72	0,14	264	<i>Nucula nucleus</i>
2,98	0,17	244	<i>Nucula turgida</i> <i>Melinna palmata</i>
3,32	0,21	249	<i>Nucula turgida</i> <i>Abra nitida</i>

Malgré la faiblesse des données, nous n'hésitons pas à signaler ce fait intéressant qui mériterait d'être étudié d'une façon plus détaillée et tout au long de l'année. Les variations saisonnières des taux de carbone et d'azote pourraient sans doute alors être mises en relation directe avec la dégradation annuelle des herbiers et montreraient la part réelle de ceux-ci dans l'apport de matière organique.

On peut se demander si la richesse des peuplements en individus est liée à la forte teneur en matière organique du sédiment. Tous les

auteurs ont souligné cette liaison, en particulier pour les Lamellibranches (Bader, 1954). Dans la région étudiée, les vases compactes à *Nucula turgida* - *Melinna palmata*, où la teneur en matière organique est maximale, sont aussi les plus riches en Invertébrés (6.000 par m<sup>2</sup>).

En effet 69 p. 100 des Invertébrés, ou plus précisément 95 p. 100 en poids, selon Mac Ginitie (1935), se nourrissent de détritus dont fait partie la matière organique (Blegvad, 1914). Le terme de détritus signifiant, selon Mare (1943), tout matériel d'origine vivante à quelque degré de décomposition que ce soit, en solutions vraies ou colloïdales.

Le problème a ensuite été posé de savoir si les Invertébrés pouvaient digérer les pentoses, produits de dégradation des Zostères (Hunt, 1923). En fait, ces Zostères sont le support d'une abondante flore bactérienne qui est une source principale, sinon exclusive, de nourriture pour les Invertébrés (Zobell, 1946). Cela ne veut pas toujours dire qu'un sédiment riche en matière organique sera bien peuplé. Bader a souligné l'importance de l'état de décomposition de la matière organique. Plus la décomposition est avancée, plus les bactéries sont nombreuses.

Dans la vase, la réduction des sulfates est un fait général ; elle se traduit par la libération de soufre à l'état d'hydrogène sulfuré. Les vases constituent un milieu clos, dépourvu d'oxygène où, seules, les bactéries anaérobies sont présentes (Debyser, 1961). A l'interface eau-sédiment, les germes aérobies sont actifs et il en résulte une baisse d'oxygène disponible pour les populations d'Invertébrés. Cela peut expliquer la chute brutale des populations de *Nucula turgida* et *Abra nitida* là où les débris de Zostères, support de nombreuses bactéries, sont les plus nombreux et où, parallèlement, le dégagement d'hydrogène sulfuré est considérable.

## VUE D'ENSEMBLE SUR L'ENDOFAUNE.

Les chapitres précédents nous montrent combien le taux de matière organique, la teneur en éléments fins, sédimentés en milieu calme, la richesse des peuplements en individus, sont des facteurs intimement liés les uns aux autres. Le tableau IV récapitule ce que sont les peuplements de l'endofaune et les conditions dans lesquelles ils vivent. Pour chaque faciès, les peuplements sont exprimés par le nombre moyen d'individus capturés dans un prélèvement. Afin d'évaluer la place occupée par ce nombre moyen d'individus, nous avons mesuré le volume occupé par ceux-ci et, en utilisant le tableau des dominances, nous définissons pour chaque faciès un biovolume (le volume des Lamellibranches est mesuré avec la coquille vidée de son eau).

Ces biovolumes traduisent donc le problème de la place disponible. Ils montrent qu'à un nombre élevé d'individus par prise correspond un volume élevé (faciès à *Melinna*) et inversement (faciès d'herbier à *Zostera marina* et faciès à *Nucula nucleus*). Mais, à nombre égal d'individus, le volume occupé peut être tout différent (faciès exondable à *Ampharete* et faciès à *Nucula turgida* et *Abra nitida*). Ce dernier faciès est très mal « occupé » puisque le faciès à *Tapes aureus* et les faciès à *Turritella*, où le nombre d'individus est moindre, présentent

un volume d'individus plus élevés. Les faciès à *Turritella* présentent des biovolumes plus élevés car les volumes occupés par une *Turritella* et une *Nucula* ou un *Abra* sont bien différents.

Ces biovolumes nous permettent néanmoins d'exprimer plus nettement qu'en nombre d'individus, ce que sont les possibilités d'habitat des faciès.

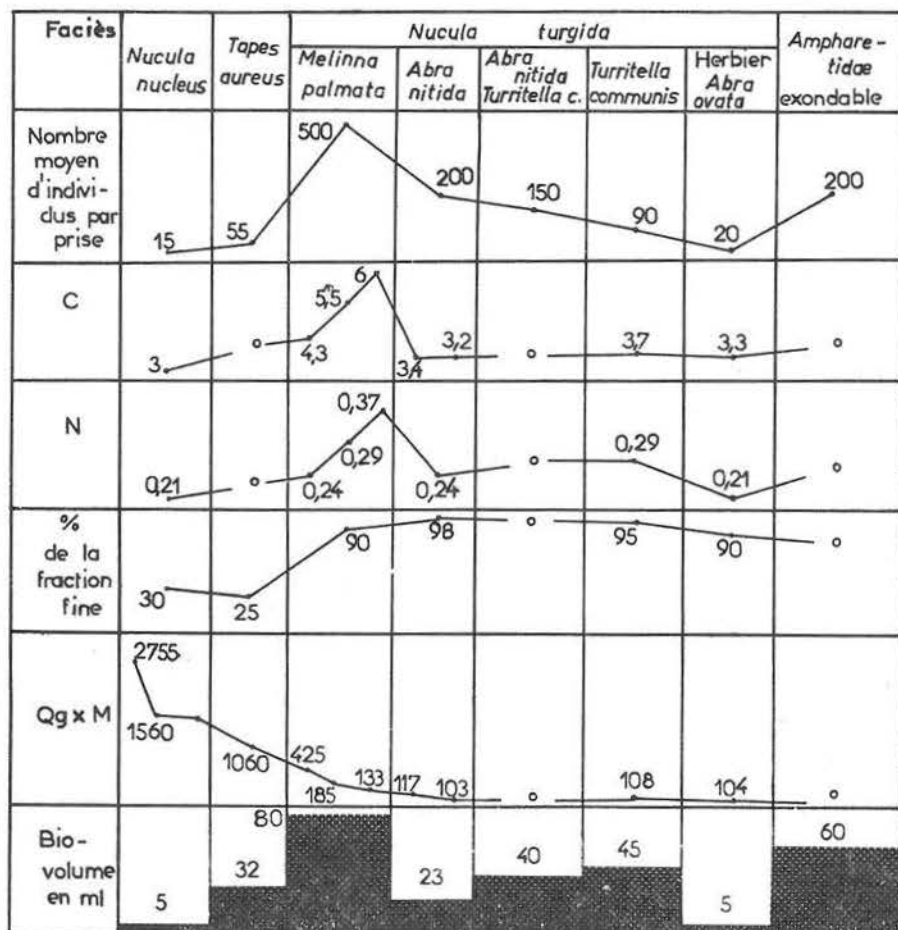


TABLEAU IV

Ce tableau montre les liaisons entre la richesse des peuplements en individus, le taux de matière organique et la teneur en éléments fins sédimentés en milieu calme.

Les substrats présentant un biovolume maximum sont les vases compactes à *Ampharetidae*, ceux qui présentent un biovolume minimum sont les sédiments hétérogènes à *Nucula nucleus* et les vases molles d'herbier.

° : pas de donnée.

Dans ce sens nous pouvons dire que les substrats les plus peuplés sont les vases compactes à *Ampharetidae* exondable ou non, et les vases molles où *Turritella communis* est préférante. Les sédiments les moins peuplés sont surtout les graviers envasés à *Nucula nucleus* et les vases molles d'herbiers.



La figure 12 replace les différents faciès et leur sous-faciès dans une échelle granulométrique et d'autre part dans une échelle bathymétrique. Les flèches indiquent comment on peut passer d'un faciès à un autre, en descendant l'échelle marégraphique. Chaque faciès est accompagné de deux chiffres qui représentent en mètres leurs limites supérieure et inférieure par rapport au 0 des cartes.

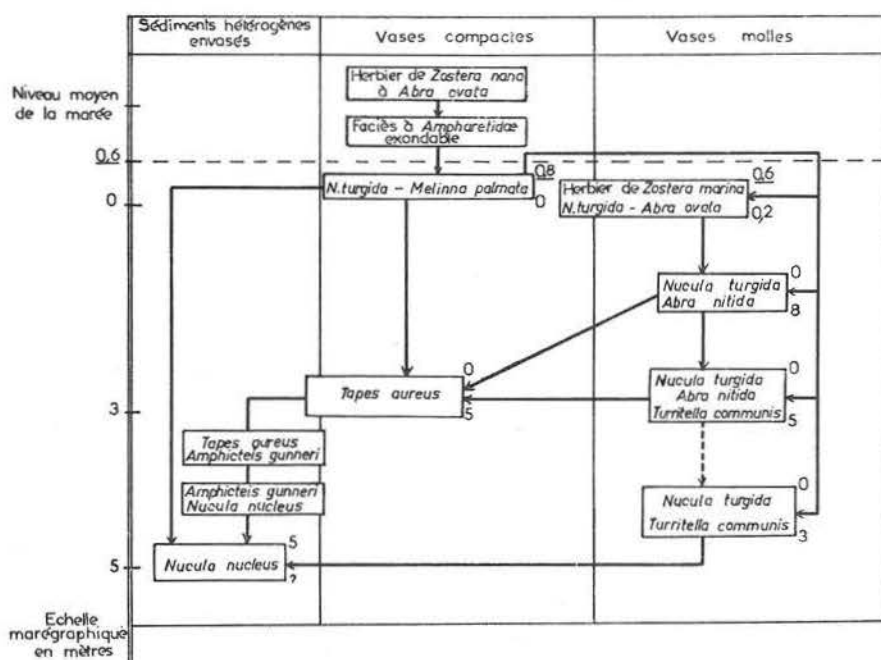


FIG. 12

Peuplements benthiques dans la partie orientale du Golfe du Morbihan.  
Représentation schématisée des relations entre les faciès.

## CHAPITRE V

### L'ÉPIFLORE ET L'ÉPIFAUNE

Afin de considérer les biocénoses dans leur ensemble, il nous reste à étudier la flore et la faune qui vivent à la surface du sédiment.

#### A - LA FLORE.

Nous avons déjà dit ce que sont les herbiers de *Zostères* dans cette région.

Les peuplements algaux sont limités aux fonds présentant des substrats durs nécessaires à la fixation des spores et où les courants

doivent être assez forts pour éviter l'envasement. A l'exception du « passage de Saint-Armel » où la turbidité est trop importante, les fonds à *Nucula nucleus* permettent l'installation de peuplements algaux et notamment de Rhodophycées. Comme pour les espèces animales, les espèces sont très peu nombreuses, mais existent en grande abondance.

Citons principalement : *Gracilaria verrucosa* (Hudson) Papenfus, *Gracilaria foliifera* (Forskal) Boetgesen, *Halopitys incurvus* (Hudson) Batters, *Solieria chordalis* (C. Agardh) J. Agardh, *Calliblepharis ciliata* (Hudson) Kützing.

Les champs de Laminaires limités aux pointes rocheuses sont très restreints. Partout ailleurs, ces espèces existent isolément. Le maërl est vivant sur ces mêmes fonds, mais on ne peut dire qu'il soit florissant. Susceptible d'être roulé par les courants assez forts, il s'envase très vite.

## B. - L'ÉPIFAUNE.

Il n'est pas toujours facile de distinguer endofaune et épifaune. Nous avons ainsi placé dans l'endofaune les formes pivotantes, qui nous semblent plus inféodées au substrat qu'à la surface : *Sabella pavonina* sur sédiment vaseux, *Branchiomma vesiculosum* sur sédiment hétérogène, et en zone intertidale, sur substrat vaseux mais un peu coquillier.

Dans la région étudiée, la majorité des espèces de l'épifaune sont sessiles, c'est-à-dire qu'elles nécessitent la présence de substrats durs. Ceux-ci sont limités aux fonds à *Nucula nucleus* et dès lors partout ailleurs, l'épifaune n'est représentée que par des formes vagiles dont la localisation peut s'expliquer par le mode d'alimentation que nous étudions parallèlement :

### 1° Les formes sessiles, limitées aux cailloux et coquilles :

#### — des *Hydrides* parmi lesquels :

*Perigonimus repens* Allman  
*Syncoryne sarsi* Loven  
*Cladocoryne floccosa* Rotch  
*Halcium beani* (Johnston)  
*Podocoryne carnea* Sars  
*Hydractinia echinata* (Fleming)  
*Obelia plicata* Hincks  
*Gonothyrea loveni* Allman  
*Sertularia gracilis* Hassall  
*Amphisbetia operculata* (Linné)  
*Hydrallmania falcata* (Linné)  
*Plumularia setacea* (Linné).

#### — des *Actiniaires* : notamment *Actinothoe anguicoma* (Price) qui est très abondante ;

#### — des *Spongiaires* : les deux premières espèces sont particulièrement florissantes :

*Halichondria panicea* (Pallas)  
*Suberites massa* Nardo  
*Duseideia fragilis* (Montagu)  
*Stelligera rigida* (Montagu)

et sur les *Chlamys varia* :

*Mycale macilenta* (Bowerbank)  
*Microciona armata* (Bowerbank)  
*Stylopus dujardini* (Bowerbank)

— des *Bryozoaires* :

*Anguinella palmata* Van Beneden  
*Bowerbankia gracilis* Leidy  
*Bicellaria ciliata* (Linné)  
*Scrupocellaria reptans* (Linné)  
*Scrupocellaria scruposa* (Linné)  
*Membranipora aurita* Hincks  
*Callopora lineata* Linné  
*Hippothoa divaricata* Lamouroux  
*Chorizopora brongniartii* (Audouin)  
*Schizopodrella unicornis* (Johnston)  
*Cryptosula pallasiana* (Hincks)  
*Mucronella peachii* (Johnston)  
*Microporella ciliata* (Linné)  
*Schismopora pumicosa* (Linné)  
*Tubulipora flabellaris* (Fabricius)  
*Berenicea patina* (Lamarek)  
*Lichenopora hispida* (Flemming)

— des *Endoproctes* : surtout *Barentsia gracilis* (Sars) ;

— des *Ascidies* ; nombreuses espèces, parmi lesquelles nous avons noté plus particulièrement :

*Perophora listeri* Wiegmann  
*Ascidia mentula* Müller  
*Dendrodoa grossularia* Van Beneden (forme solitaire)  
*Pyura savignyi* (Philippi).

— des *Cirripèdes* :

*Balanus crenatus* Brugn.  
*Balanus improvisus* Darwin selon Fischer 1958  
*Verruca strömi* O.F. Müller.

— des *Polychètes* :

*Hydroides norvegica* (Gunnerus)  
*Apomatus similis* Marion et Bobretzky  
*Serpula vermicularis* Linné  
*Pomatoceros triqueter* Linné  
*Spirorbis* spp.  
*Sabellaria spinulosa* (Leuckart).

Notons aussi une espèce endolithe :

*Marphysa fallax* Marion et Bobretzky.

— Les *Lamellibranches* sont représentés par des formes *semi-sessiles* :

*Chlamys varia* (Linné)  
*Modiolus barbatus* (Linné)

*Mytilus edulis* Linné est limitée par contre à la zone intertidale.

*Ostrea edulis* Linné : cette espèce se fixe sur les fonds à *Nucula nucleus*, parce qu'elle ne peut le faire qu'exceptionnellement ailleurs. Par la suite, l'huître peut être entraînée par les courants et peuple en fait tous les platiers vaseux. Au cours des tempêtes, elle est poussée à la côte sur les vasières intertidales. Les bancs les plus importants sont situés à l'accroche des chenaux. Marteil (1960) a déjà souligné cette répartition topographique entre la ligne de sonde — 3 et — 4 m et la laisse des basses mers de vive eau.

L'huître sert de substrat pour beaucoup d'espèces sessiles et certaines lui sont même inféodées, mais nous ne développerons pas ici ce faciès particulier.

Toutes les espèces citées, à l'exception des Cnidaires, se nourrissent de petites particules alimentaires en suspension, ce sont des microphages ciliaires. *Calyptraea chinensis*, bien qu'étant un Gastéropode, se nourrit de la même façon et est extrêmement abondant.

Dans les listes ci-dessus, qui sont d'ailleurs incomplètes, nous n'avons pas tenu compte des espèces prédatrices ou commensales de cette épifaune. Nous citerons simplement :

*Ocenebra erinacea* Linné  
*Asterias rubens* Linné, prédateurs de l'huître.

Phyllodocidés et Syllidés sont en grand nombre parmi cette épifaune, notons :

*Syllis atlantica* Cognetti  
*Exogone gemmifera* (Pagenstecher)  
*Eteone longa* (Fabricius)  
*Eulalia bilineata* Johnston  
*Syllis gracilis* Grube  
*Syllis spongicola* Grube  
*Grubea limbata* Claparède.

2° Les formes semi-sédentaires, sur les cailloux et dans les anfractuosités d'un sédiment hétérogène :

*Apseudes latreillei* Mildne-Edwards  
*Gnathia vorax* Lucas  
*Maera grossimana* (Montagu)  
*Cheirocratus sundevalli* (Rathke)  
*Porcellana longicornis* Pennant  
*Galathea strigosa* Linné  
*Amphipholis squamata* (Delle Chiaje)  
*Ophiura albida* Forbes  
*Ophiothrix fragilis* (Abildgaard).

Toutes ces espèces sont détritivores.

3° Les formes sédentaires, brouteuses d'algues pour la plupart.

Ce sont des *Gastéropodes* :

*Scalaria communis* Lamarck  
*Diodora apertura* (Montagu)  
*Gibbula magus* (Linné)  
*Gibbula cineraria* (Linné),

des *Isopodes* :

*Anthura nigropunctata* Lucas  
*Astacilla deshayesi* Lucas, sur maërl.

Certaines formes sont détritivores phytophages parmi les Polychètes :

*Platynereis dumerilii* (Audouin et M. Edwards)  
*Lepidonotus squamatus* (Linné)  
*Harmothoe imbricata* (Linné) et autres espèces  
*Pholoe minuta* Fabricius.

Cailloux et coquilles étant les supports des peuplements algaux, il est normal que ces trois types de formes soient inféodés au faciès à *Nucula nucleus*. Certains éléments de l'épifaune peuvent cependant exister là où les platiers à *Melinna* sont appauvris à proximité des pointes rocheuses. Il y a, dans ce cas, apport de gravier, permettant l'installation de quelques algues et animaux.

*Actinothoe anguicoma* se fixe notamment sur des graviers ou débris de coquilles, si petits soient-ils.

4° Les formes vagiles de l'épifaune sont beaucoup moins nombreuses :

a) certaines sont communes à tous les faciès de l'endofaune :

*Portunus arcuatus* Leach  
*Macropodia rostrata* (Linné)  
*Inachus dorsettensis* (Pennant)  
*Eupagurus bernhardus* (Linné)  
*Nassarius reticulatus* (Linné) et ses épibiontes.

Outre ces espèces prédatrices ou nécrophages, quelques-unes présentent une affinité plus particulière pour certains faciès ; elles sont alors détritivores :

*Anoplodactylus petiolatus* Kröyer  
*Ammothella longipes* Hodge.

Ces deux espèces vivent là surtout où abondent les Zostères mortes.

Deux Amphipodes affectionnent les vases à *Melinna palmata* :

*Ampelisca tenuicornis* Lillj  
*Ampelisca brevicornis* (A. Costa).

Notons ici que ces espèces peuvent être aussi classées dans l'endofaune. C'est le cas du *Siphonoecetes sabatieri* qui est localisé à un type de substrat plus particulier.

b) Certaines espèces sont limitées de façon plus précise à l'endofaune. Ainsi pour le faciès à *Nucula nucleus* :

*Nassarius pygmaeus* (Lamarck)  
*Anapagurus hyndmanni* (Thompson).

*Ophiura texturata* Lamarck est inféodée aux vases molles où *Nucula turgida* et *Abra nitida* abondent. Il s'agit vraisemblablement d'un rapport de prédation.

*Molgula manhattensis* (de Kay) est limitée aux vases à *Melinna* ou intertidales (sporadiquement dans les herbiers de *Zostera nana*).

### Cas particulier des herbiers.

Ils entretiennent, d'une part une faune d'espèces sédentaires de Gastéropodes phytophages râcleurs :

*Rissoa membranacea* (Adams)  
*Bittium reticulatum* (da Costa),

d'autre part une faune vagile détritivore, constituée de nombreuses crevettes, Mysidacés et Syngnathidés (*Hippocampus guttulatus* Cuv.).

L'épifaune est donc avant tout limitée au faciès à *Nucula nucleus* où elle masque l'endofaune. Partout ailleurs les substrats font défaut, l'épifaune n'est représentée que par des formes vagiles ou sédentaires qui entretiennent avec l'endofaune des rapports de prédation bien précis.

L'épifaune, telle que nous l'avons décrite sur les fonds hétérogènes, est donc relativement importante. Elle peut être définie comme étant le faciès à *Sabellaria spinulosa* signalé par Cabioch (1961) sur les fonds de moins de 40 m au large de Roscoff ; c'est plus précisément le faciès d'horizon supérieur de la communauté à *Dendrodoa grossularia* et *Smittina trispinosa*.

Dans le Golfe du Morbihan, ce faciès recouvre donc le faciès à *Nucula nucleus*. Les espèces caractéristiques sont :

*Dendrodoa grossularia* Van Beneden (forme solitaire)  
*Modiolus barbatus* (Linné)  
*Chlamys varia* (Linné)  
*Ostrea edulis* Linné  
*Calyptrea chinensis* (Linné)  
*Gibbula magus* (Linné)  
*Balanus crenatus* Brugn.  
*Portunus arcuatus* Leach  
*Sabellaria spinulosa* (Leuckart)  
*Apomatus similis* Marion et Bobretzky  
*Hydroides norvegica* (Gunnerus)  
*Pomatoceros triqueter* Linné  
*Halecium beani* (Johnston)  
*Hydrallmania falcata* (Linné)  
*Suberites massa* Nardo  
*Stelligera rigida* (Montagu).

C'est le faciès des graviers grossiers et irréguliers à *Chlamys varia*, de la biocoenose des fonds détritiques côtiers, décrits par Pérès et Picard (1958). Il appartient aussi à la communauté à *Modiolus barbatus* décrite par Petersen (1918), en zone marine où les courants sont forts.

Au « Passage de Saint-Armel », où la turbidité est plus élevée, les fonds à *Nucula nucleus* (d'ailleurs appauvris) sont dépourvus de peuplements algaux. Les courants sont forts et la salinité est sans aucun doute quelque peu diminuée l'hiver. Certaines formes de l'épifaune prennent une importance primordiale sinon exclusive, ce sont les Bryozoaires et les Hydriaires. En ce qui concerne ces deux groupes, nous retrouvons les espèces déjà citées, mais d'autres font leur apparition et sont particulièrement abondantes. Deux espèces sont majeures et se succèdent au cours de l'année, sur les mêmes supports.

\**Bugula plumosa* (Pallas) l'été

\**Sertularia cupressina* (Linné) forma *typica* Broch l'hiver.

Cette dernière espèce est le support de deux Bryozoaires :

*Brettia tubaeformis* (Norman)

*Hippothoa hyalina* (Linné).

Les autres espèces sont :

\**Bougainvillia ramosa* (Van Beneden) forma *typica* Brink

\**Eudendrium ramosum* (Linné)

\**Coryne muscoïdes* (Linné)

\**Dicoryne conybearei* (Allman)

\**Sertularia gracilis* (Hassal).

Parmi les Bryozoaires :

\**Bowerbankia citrina* Hincks

\**Bowerbankia imbricata* (Adams)

\**Bowerbankia gracillima* Hincks.

Trois espèces sont épibiontes sur les autres espèces :

*Mimosella verticillata* (Heller)

*Valkeria uva* (Linné)

*Scruparia chelata* (Linné).

Notons aussi la présence des Scyphistomes de *Chrysaora hysoscelles* (Linné).

Dans cette liste d'espèces, certaines sont accompagnées d'une astérisque, d'autres pas. Ces dernières sont caractéristiques des eaux troubles ou d'eaux saumâtres. Les espèces accompagnées d'une astérisque sont signalées dans la région de Roscoff, à l'Aber Benoît, en

particulier, à la « cale du Passeur ». Certaines n'existent que dans cette localité, d'autres sont aussi présentes à des profondeurs parfois importantes (80 m), c'est-à-dire toujours là où les courants sont forts.

Certaines espèces existent aussi en Rance et en rivière de Tréguier dans des « stations balayées par le courant » (Fischer, 1928).

Toute « bouche » d'estuaire, correspondant à des courants forts, à une dessalure et à une turbidité importante, peut donc être caractérisée par une épifaune bien spéciale. Nous en donnons pour preuve la présence au « Passage de Saint-Armel », à l'Aber Benoît, et à Port-Saint-Jean en Rance, d'un Opisthobranche assez rare en France : *Thecacera pennigera* (Montagu), qui pond sur les *Bugula plumosa* et dont il est certainement le prédateur. Cette épifaune caractéristique des « bouches » d'estuaire est donc définie par quelques espèces électives, sinon exclusives. Nous serions tentés d'en faire une communauté spéciale, mais beaucoup d'espèces de la communauté à *Dendrodia grossularia* et *Smittina trispinosa* se retrouvent dans ce faciès. Cette unité de l'épifaune n'a donc valeur que de faciès.

#### VUE D'ENSEMBLE SUR LES PEUPELEMENTS BENTHIQUES ET LA CHAÎNE ALIMENTAIRE.

Nous avons exposé brièvement ce que sont les rapports de prédation au sein de l'épifaune et nous avons montré que les rapports existant entre l'endofaune et l'épifaune sont d'ordre alimentaire. Dans cette endofaune on distingue :

- des formes *limivores* se nourrissant de débris organiques et de microbenthos. Elles sont ici bien représentées ; les espèces sont nombreuses, mais relativement assez pauvres en individus : *Clymene*, *Terebellides*, *Notomastus*, *Scalibregma*, *Audouinia* ;

- des *mangeurs de film superficiel* se nourrissant aussi de microbenthos et de débris organiques déposés. Ils sont très nombreux et limités aux vases molles : *Abra nitida*, *Nucula turgida*, *Turritella communis*, *Pectinaria koreni* ;

- les *Ampharetidae* sont à la fois mangeurs de film et de matières en suspension. Comme tous les « *suspensit-feeders* » ils peuplent de préférence les vases compactes : *Tapes aureus*, *Corbula gibba*, *Solen marginatus*, *Spisula subtruncata*, *Cardium*, etc. Le microplancton fait aussi partie de l'alimentation de ces derniers.

Pour établir une « pyramide » illustrant la structure trophique des peuplements étudiés, il faudrait définir « l'appartenance de chaque espèce à telle ou telle catégorie trophique » (Lamotte, 1962), et pouvoir distinguer, au point de vue alimentaire, débris organiques et organismes vivants. En fait, dans la région étudiée, la matière organique est si importante que nous pouvons dire que la plus grande partie des animaux constituant les trois catégories établies ci-dessus sont détritivores. Le rôle alimentaire du microbenthos et du microplancton qui n'ont pas fait l'objet d'une étude particulière n'est cependant pas négligeable. Ces trois catégories forment donc un premier maillon des consommateurs, les *consommateurs primaires*.



Les herbivores *sensu stricto*, beaucoup moins abondants, sont représentés par des formes brouteuses de Zostères ou de Rhodophycées, ces végétaux étant des *producteurs*.

Tous ces consommateurs sont attaqués par des prédateurs et notamment des **Polychètes errantes** : *Phyllodoce*, *Glycera*, *Nephtys*, *Eunicidae*, etc. Ces formes vagiles ne sont pas limitées seulement à l'endofaune et attaquent aussi l'épifaune. Ce peut être également :

des **Némertes**, qui échappent à nos investigations et sont le plus souvent ramenés à l'état de fragments ;

des **Opisthobranches** :

*Philine quadripartita* Ascanius, très commune et très vorace,

*Haminaea navicula* (da Costa), de préférence sur les vasières intertidales,

*Acera bullata* O.F. Muller, beaucoup plus rare,

*Gobius minutus* se joint aussi à ces formes prédatrices.

Tous les prédateurs de l'épifaune ou de l'endofaune, *consommateurs secondaires*, sont attaqués par des animaux plus grands, *consommateurs tertiaires* tels que les Poissons. Trois espèces dominent :

*Conger conger* (Linné) très abondant et de grande taille,

*Anguilla anguilla* (Linné) prédateur d'*Acera*, *Philine* et qui se nourrit aussi de *Corbula*, *Nucula turgida* lors des « disettes » (Petersen, 1918).

*Pleuronectes platessa* (Linné).

Les Mulets (*Mugil auratus* Risso) sont nombreux, mais herbivores et détritivores.

De nombreuses Seiches (*Sepia filliouxii* Lafont) pénètrent le Golfe au printemps, prêtes à pondre. Seules les jeunes, avant de retourner à l'Océan, sont donc susceptibles d'avoir un rôle prédateur et se joignent aux Seiches plus communes, *Sepia officinalis* Linné.

Nous pouvons supposer, comme nous l'avons déjà fait, que les bactéries sont extrêmement nombreuses dans la région étudiée, notamment sur les débris de Zostères mortes. Ces *décomposeurs* vivent aux dépens des producteurs et consommateurs (Lamotte, 1962).

Dans cette chaîne alimentaire brièvement ébauchée où nous n'avons tenu compte que du macrobenthos, la place dominante revient aux détritivores, source de nourriture pour leurs espèces prédatrices. C'est un fait général dans toute région abritée où les courants sont faibles et permettent le dépôt de détritus parallèlement à celui de la vase (Mac Ginitie, 1935 et Day, 1951). A ceci s'ajoute évidemment l'abondance des herbiers, source majeure des détritus dans notre région. Marc (1943) a établi une chaîne alimentaire complète (Macro, Meio et Microbenthos) dans une région bien ouverte à la mer, au large de Plymouth, dans une station assez profonde (45 m) parfois troublée par les tempêtes, mais toujours sur substrat vaseux. Là aussi, ce sont les détritivores qui dominent. Région abritée et faible profondeur ne sont donc pas des conditions nécessaires au dépôt commun d'éléments fins et de détritus.

## DISCUSSION

Petersen (1918), travaillant sur le benthos de la mer du Danemark, ouvrait la voie à de nombreux chercheurs. Depuis, il est apparu que la méthode inaugurée par Petersen n'avait de valeur que si les communautés étaient décrites à une échelle assez grande, et c'est le tort de trop de chercheurs de s'être sentis obligés de définir de nouveaux peuplements. Cela est en désaccord même avec la méthode. Comme le prétend Lindroth (1935), il n'y a aucune raison de penser que les animaux se groupent en unités. Bien que les facteurs biologiques aient un rôle certain (prédation et surtout compétition), les espèces sont directement influencées par le milieu et leur répartition est fonction de barrières physiques. Les communautés ont donc une base écologique et tout système de classification de celles-ci doit reposer sur les conditions de milieu qui agissent sur les possibilités biologiques et morphologiques des espèces. Selon ces principes, Jones (1950), s'inspirant d'ailleurs des principes émis par Ekman, Clements, Shelford et Mölander, a préconisé un système de classification des communautés qui nous semble satisfaisant.

En région littorale, température, salinité et nature du sédiment sont trois facteurs qui se recoupent : si les deux premiers sont uniformes, comme pratiquement c'est le cas dans la partie orientale du Golfe du Morbihan, la nature du substrat prend une place primordiale (Mölander, 1928). Elle nous permet de classer les unités biologiques que nous avons appelées *faciès*.

La nature du substrat a été définie par le taux de la fraction fine et par les paramètres exprimant le triage de la fraction sableuse et, traduisant les actions hydrodynamiques que subit le sédiment, comme l'exprimerait aussi la plasticité du substrat (étude en cours).

Nous pouvons ainsi résumer ce que sont les peuplements benthiques dans la partie orientale du Golfe du Morbihan, région où la salinité oscille entre 30 et 35 p. 100 et où la température varie peu :

I - Sur sédiment hétérogène envasé : le faciès à *Nucula nucleus*.

Il est masqué par un faciès de l'épifaune à *Dendrodia grossularia* et *Sabellaria spinulosa*. Ces deux faciès définissent une biocénose dont la séparation en endofaune et épifaune est pratique mais artificielle, certaines formes de l'endofaune se nourrissant d'éléments de l'épifaune, et inversement.

II - Sur sédiment vaseux : les faciès à *Nucula turgida*.

1) Sur vase compacte : le faciès à *Ampharetidae* exondable ou non. Dans le premier cas, il s'agit de *Melinna palmata* et d'*Ampharete grubei*, dans le deuxième, de *Melinna palmata* seulement.

## 2) Sur vase molle :

a) en présence de Zostères mortes, déterminant des conditions anaérobies : faciès à *Nucula turgida* et *Abra nitida*.

b) en l'absence de Zostères mortes : faciès à *Nucula turgida* - *Turritella communis*. Dans des conditions intermédiaires, le faciès à *Nucula turgida*, *Abra nitida* et *Turritella communis* dont nous pouvons ne pas tenir compte. Comme nous l'avons vu, il se rattache avant tout au faciès *Nucula turgida* - *Abra nitida*.

3) Faciès d'herbier à *Abra ovata*.

Qu'ils soient exondables ou non, ces herbiers réalisent des conditions peu favorables pour l'endofaune (tableau IV). Elle est caractérisée par *Abra ovata* et *Loripes lucinalis*. En ce qui concerne cette dernière espèce, Allen (1958) a noté la tendance des *Lucinacea* à s'installer parmi les rhizomes de Phanérogames (*Zostera*, *Thalassia*) ; à Roscoff, *Loripes lucinalis* est récoltée dans une vase sableuse noire où se forme de l'hydrogène sulfuré. Les *Lucinacea* et notamment *Loripes lucinalis*, survivent à des conditions défavorables pour d'autres espèces ; ils caractérisent donc des fonds où la compétition est très affaiblie. Ainsi, l'endofaune des herbiers est dispersée et le manque de compétition qui en résulte permet alors l'installation d'espèces euryhalines comme *Abra ovata*.

Ces 5 faciès sont tous, en fait, des peuplements à *Abra* - *Corbula* et peuvent être considérés comme « faciès » d'envasement des sables terrigènes infralittoraux (Pérès, 1958, Vatoa, 1949). Ils appartiennent à la communauté à *Abra alba* décrite par Petersen (1918) et redéfinie par Thorson (1957).

— Le faciès à *Nucula nucleus*, *Scalibregma inflatum*, *Aonides oxycephala*, etc., assure le passage entre la communauté à *Abra alba*, dont il fait partie intégrante, et les communautés à *Venus* sur sédiments hétérogènes non envasés. Les deux espèces *Solen marginatus* et *Spisula subtruncata* assurent plus particulièrement le passage avec la communauté à *Venus gallina* sur sédiments fins (Hagmeier, 1951).

Communauté à *Abra alba* dans la région étudiée et les communautés avoisinantes.

Sédiment hétérogène	Sédiment vaseux	
" Venus "	<i>Abra alba</i> en milieu marin	<i>Macoma balthica</i> en milieu saumâtre
Faciès à <i>Nucula nucleus</i>	sur vase compacte : Faciès à <i>Ampharetidae</i> Herbiers à <i>Nucula turgida</i> <i>Abra ovata</i>	
	sur vase molle : en conditions anaérobies : Faciès à <i>Nucula turgida</i> <i>Abra nitida</i>	
	en conditions aérobies : Faciès à <i>Nucula turgida</i> <i>Turritella communis</i>	

— Le faciès d'herbier de *Zostera nana* effectue la transition avec la communauté à *Macoma balthica* en milieu saumâtre (1).

Les peuplements à *Abra-Corbula* sont avant tout caractérisés par des espèces vasicoles. La majorité d'entre elles n'ont pas de frontière bathymétrique, du moins dans le système littoral (*Abra nitida*, *Thyasira flexuosa*, *Chaetozone setosa*, etc.), et ces espèces rapprochent la communauté à *Abra alba* d'autres communautés vaseuses :

b+Ec+Fil et Ec—Vg (Ford, 1923) ; B. Ch. (Petersen, 1918).

Le faciès à *Turritella communis* fait ainsi transition avec les vases terrigènes côtières circalittorales.

La communauté à *Abra alba* est donc caractérisée par :

1) *Abra alba* qui semble indifférente à la granulométrie pourvu que le sédiment soit un tant soit peu envasé. Elle préfère en fait les sédiments fins homogènes.

2) *Corbula gibba* est aussi une espèce vasicole, prospérant là où les autres espèces sont limitées par un facteur quelconque.

*Tapes aureus* nous a servi à définir un faciès qui peut exister sur différents substrats comme nous l'avons vu. *Tapes aureus* s'installe lorsque les conditions ne semblent guère propices aux espèces habituelles. *Tapes aureus* caractérise un substrat : trop coquillier, graveleux ou sableux pour *Melinna palmata*, pas assez hétérogène pour *Nucula nucleus*, *Scalibregma inflatum*, *Aonides oxycephala* et les Euni-ciens prédateurs d'une épifaune qui ne peut s'y installer, pas assez mou pour *Abra nitida* ou *Turritella communis*.

*Tapes aureus*, préférante des faciès à *Nucula nucleus* et *Melinna palmata*, est donc une espèce néanmoins limitée par la compétition ; lorsqu'elle ne joue plus, ce Lamellibranche atteint un développement exceptionnel et le faciès qu'il caractérise est difficilement comparable à ceux définis ci-dessus, tout en faisant bien partie intégrante de la communauté à *Abra alba*. Ce faciès « à Lamellibranches » représente le caractère « moyen » des cinq faciès de la communauté à *Abra alba* étudiés dans notre région. Il est installé sur un sédiment graveleux et sableux envasé « moyen » qui, selon les actions hydrodynamiques locales, se différencie en divers substrats nettement tranchés. Selon la nature du substrat, le « fonds commun » d'espèces caractérisant ce peuplement à *Tapes aureus* laisse prédominer une ou plusieurs espèces, préférantes de tel ou tel caractère du sédiment.

Dans la région étudiée, la communauté à *Abra alba* (Thorson, 1957) est caractérisée par *Abra alba*, *Corbula gibba* et *Tapes aureus*.

Ainsi définie, cette communauté se rapproche de la communauté lusitanienne à *Tapes aureus* établie par Vatova (1931) à Venise et rapportée par Sparck (1935). La communauté à *Abra alba* est donc susceptible de s'installer partout où les sables terrigènes s'envasent en zone marine. C'est l'« offshore sandy mud community » de Jones (1950). Elle appartient au système littoral. Dans la région étudiée, elle est limitée par les fonds détritiques hétérogènes non envasés et par les milieux saumâtres. Dans d'autres régions, elle peut entrer en

(1) La communauté à *Macoma balthica* peuple des fonds vaseux parfois profonds, mais en conditions saumâtres. La communauté à *Abra alba* en est exclue, montrant bien par là que les conditions saumâtres ne sont pas favorables par elles-mêmes aux espèces qui vivent sur ces fonds, mais servent à limiter la compétition de celles appartenant à la communauté à *Abra alba* par exemple (Smith, 1955, à propos de *Nereis diversicolor*).

compétition avec des communautés vaseuses circalittorales (étude en cours dans le Morbraz). Dès lors, une telle communauté, « faciès » d'envasement des sables terrigènes, pourra, selon le degré d'envasement, présenter des régions homogènes composantes appelées faciès. Dans la région étudiée, ils sont au nombre de cinq et représentent des sédiments où le taux de vase (particules  $< 50 \mu$ ) est supérieur à 25 p. 100. De tels sédiments ne sont pas rares en profondeur ou en milieu saumâtre, mais les vases peu profondes en milieu marin sont beaucoup moins fréquentes.

Les faciès décrits ont-ils seulement une valeur locale ?

1°) Spooner et Moore (1940) ont été les premiers à décrire des peuplements d'*Ampharetidae* en zone intertidale. Ils insistent aussi sur le fait que peu de vasières intertidales sont marines. Dans l'estuaire de la Tamar, ils étudient la pénétration des espèces en fonction des conditions saumâtres. Des herbiers de *Zostera nana* et *hornemanniana* couvrent en partie les vasières, mais les limites marégraphiques ne sont pas précisées. Dans la partie marine de l'estuaire, *Ampharete grubei* atteint la densité de 4.000 par  $m^2$  ; *Melinna palmata* l'accompagne, tout en pénétrant plus haut dans l'estuaire, et s'installe de préférence à un niveau moins élevé. Les *Ampharetidae* occupent toute la partie inférieure de la zone intertidale. Cette distribution est absolument identique à celle observée dans notre région.

Holme (1949) décrit aussi des peuplements à *Ampharetidae* près de la bouche de l'estuaire Exe, en zone intertidale. Là aussi, les herbiers de *Zostera nana* et *hornemanniana* sont abondants. Cet auteur donne des précisions sur le taux de vase. *Ampharete grubei* peut atteindre une densité de 9.200 par  $m^2$ , là où le taux d'éléments fins ( $< 20 \mu$ ) est maximum : 22,6 p. 100 ; s'il est inférieur à 22,6 p. 100, elle n'est plus que de 4.000 par  $m^2$ . *Ampharete grubei* et *Melinna palmata* sont présents dès que le taux d'éléments fins atteint 6,5 p. 100. Dans la partie orientale du Golfe du Morbihan, le faciès à *Ampharetidae* s'installe sur un sédiment où ce taux est supérieur à 60 p. 100. S'il est moins riche, il est aussi beaucoup plus vaseux. Mare (1942) travaille au large de Plymouth dans une région déjà explorée par Ford et Hunt (1923). Dans une station à 45 m de profondeur, la vase atteint 25 p. 100 (éléments fins  $< 40 \mu$ ). Ce sédiment est donc beaucoup moins vaseux que celui qui correspond à notre faciès à *Ampharetidae* (70 à 85 p. 100). Par contre, un tel sédiment est identique à celui qui supporte le faciès à *Nucula nucleus* (5 à 30 p. 100). Ce fait se retrouve dans la faune : dans la liste d'espèces caractérisant cette station, nous notons la présence d'*Ampharete grubei* et de *Melinna palmata* (= *Melinna adriatica* signalée par Ford au même endroit), mais ils sont dominés par *Scalibregma inflatum* et *Aonides oxycephala*. Parmi les espèces communes à notre région, nous notons aussi : *Cucumaria elongata*, *Abra alba*, *Thyasira flexuosa*, *Nephtys hystrix*.

Holme (1953), travaillant dans la même région, précise que les *Ampharetidae* peuvent s'installer sur un sédiment légèrement vaseux. Ils font donc suite en zone intertidale aux peuplements à *Tellina tenuis*. En zone plus profonde, ils font place à des peuplements de *Scalibregma inflatum* et *Aonides oxycephala* (Mare, 1942) ; *Nucula nucleus*, jointe à ces deux espèces définit un substrat hétérogène.

Raymont (1950) décrit en milieu bien marin (Loch Kyle Scotnish) des peuplements assez semblables aux nôtres. Les herbiers sont nom-



breux et leur dégradation peut provoquer la présence locale d'hydrogène sulfuré. Sur les fonds plus ou moins vaseux (il ne donne aucune précision), dans les stations les moins profondes, *Ampharete grubei* représente 50 p. 100 des individus. L'auteur souligne d'ailleurs la ressemblance des peuplements avec ceux décrits par Spooner et Moore et par Ford en tant que « black mud community ».

Lorsque le fond est sableux ou graveleux (sortie du loch correspondant à un resserrement), la faune est caractérisée par :

*Lumbriconereis gracilis*,  
*Clymene* sp.  
*Stylarioides* sp.  
*Platynereis dumerilii*  
*Syllidae*  
 Ascidies avec *Crenella marmorata*  
*Phascolosoma minutum*.

Ce faciès est donc bien proche de celui à *Nucula nucleus*. Raymond donne d'ailleurs une liste générale d'espèces parmi lesquelles de nombreuses espèces communes avec celles du Golfe du Morbihan. Citons :

<i>Chaetozone setosa</i>	<i>Phoronis</i> sp.
<i>Melinna palmata</i>	<i>Clymene lumbricoïdes</i>
<i>Pectinaria koreni</i>	<i>Terebellides stroëmi</i>
<i>Scaligregma inflatum</i>	<i>Philine aperta</i>
<i>Turritella communis</i>	<i>Abra alba</i>
<i>Corbula gibba</i>	<i>Nucula nucleus</i>
<i>Macropodia rostrata</i>	<i>Anguilla anguilla</i> .

Le faciès à *Ampharetidae* est donc caractéristique des sables vaseux et des vases sableuses, en milieu marin. Dans la région étudiée, le substrat est extrêmement vaseux et, en zone intertidale, les *Ampharetidae* entrent en compétition avec *Audouinia tentaculata*. Ce sont les conditions limites d'extension de ce faciès. Il est difficile de définir les exigences particulières d'*Ampharete grubei* et de *Melinna palmata*. Cette espèce serait plus euryhaline que la première, tolérant un substrat très vaseux. *Ampharete grubei* s'installerait sur un sédiment moins vaseux, sur les sables vaseux en quelque sorte. Raymond signale que dans certaines localités *Ampharete grubei* et *Abra prismatica* forment 75 p. 100 de la population, or cette dernière espèce est caractéristique des sables vaseux.

2°) Le faciès à *Nucula nucleus* semble aussi assez général mais, masqué par une épifaune abondante et bien souvent par du maërl, il n'a pas été toujours bien discerné.

3°) Le faciès à *Nucula turgida* - *Abra nitida* collecte les débris de Zostères mortes et doit exister dans bien des régions, mais il semble trop limité pour avoir été étudié plus particulièrement. Il est bien défini par des espèces aimant la vase molle (« deposit-feeders ») et supportant certaines conditions anaérobies.

4°) Les faciès d'herbiers se retrouvent bien souvent ailleurs, mais leurs limites marégraphiques n'ont été que rarement précisées. A Arcachon, Lubet (1958) limite les herbiers de *Zostera nana* et *horne-manniana* à la partie inférieure de la zone de balancement des marées, c'est-à-dire entre les niveaux de basse mer de morte-eau et basse mer de vive-eau. Ils occupent donc la place théoriquement réservée au faciès exondable à *Ampharetidae*.

Dans le Golfe du Morbihan, selon des renseignements recueillis

oralement, les herbiers de *Zostera marina* occupaient avant leur disparition les platiers vaseux peuplés aujourd'hui par le faciès à *Nucula turgida* - *Melinna palmata*. Si actuellement ces herbiers sont encore très limités nous pouvons supposer que leur extension se traduira par l'envahissement progressif des faciès voisins avec lesquels ils sont en compétition : le faciès à *Ampharetidae* prisonnier entre les deux types d'herbier et aussi le faciès à *Turritella communis* sur vase molle.

5°) Le faciès à *Turritella communis*, installé sur vase molle, est caractérisé, comme nous l'avons vu, par un peuplement instable. Il est limité à des croissants de vase à l'accorde des chenaux, dans des régions correspondant à un ralentissement du courant. Il est en effet limité, vers le haut, par les herbiers en baie abritée ou par le peuplement à *Ampharetidae*, vers le bas, par le faciès à *Nucula nucleus*, c'est-à-dire par la vitesse des courants. Ceux-ci peuvent, selon leur force, éroder ce faciès. Celui-ci est donc bien en situation instable. *Turritella communis* peut aussi s'installer sur des sédiments beaucoup plus sableux, avec *Lanice conchylega*, par exemple ; c'est sous cet aspect qu'a été étudiée le plus souvent *Turritella communis*.

Un tel faciès a été trouvé dans la partie occidentale du Golfe du Morbihan. L'étude de cette région va nous permettre de définir des faciès plus sableux de la communauté à *Abra alba*, puisque nous assistons de l'Ouest vers l'Est à un envasement progressif des sédiments.

Les listes qualitatives d'espèces définissant les faciès étudiés n'ont donc qu'une valeur relative et non définitive. Une espèce qui a été établie préférante dans un faciès pourra n'être en fait qu'accessoire lorsque nous aurons envisagé l'étude complète de la communauté à *Abra alba*. Les coefficients quantitatifs attribués à chaque espèce devront être, du moins pour un certain nombre d'entre elles, modifiés.

## CONCLUSION

La partie orientale du Golfe du Morbihan est donc caractérisée par des faciès de la communauté à *Abra alba* - *Corbula gibba* - *Tapes aureus*. Ils sont installés sur des sédiments où le taux d'éléments inférieurs à 50  $\mu$  est supérieur à 25 p. 100 (*Nucula nucleus*), mais où il est le plus souvent égal à 85 p. 100 (*Nucula turgida*). Cela en milieu marin. Pour que ce type de « faciès » puisse exister, il a fallu des conditions hydrodynamiques spéciales qui ne se rencontrent pas dans les estuaires plus importants où l'on passe directement de la « bouche » d'estuaire (« Passage de Saint-Armel ») aux fonds détritiques plus ou moins envasés et le plus souvent recouverts de maërl. Dans de telles conditions, le faciès à *Ampharetidae*, notamment, ne peut s'épanouir comme il peut le faire dans la région étudiée, qui est une mer fermée. Les faciès décrits sont susceptibles d'être retrouvés souvent ; bien que certains puissent être assez profonds, ils sont généralement localisés à de faibles profondeurs. La navigation y est difficile pour de fortes embarcations, ce qui explique pourquoi une telle étude se réfère le plus souvent à des travaux intertidaux.



## ANNEXE :

## DONNÉES ÉCOLOGIQUES SUR DIVERSES ESPÈCES

L'étude de l'endofaune de la partie orientale du Golfe du Morbihan, met en valeur certains facteurs écologiques régissant la répartition des espèces. Nous ne citons ici que les espèces présentant un intérêt écologique ou biogéographique.

*Abra alba* : espèce intertidale et eurybathe dans le système littoral ; elle tolère des sédiments de triage granulométrique varié, mais toujours envasés. Dans la région étudiée, elle est préférante des vases molles à *Turritella communis* et accessoire dans les vases molles présentant des débris de *Zostères* mortes ; cela s'explique par une faible tolérance aux conditions anaérobies (Moore, 1931).

*Abra nitida* : espèce élective des vases molles, d'autant plus rare que le sédiment est plus solide (Ekman, 1947). Cela à quelque profondeur que ce soit, mais jamais intertidale. Indifférente aux conditions anaérobies.

*Abra ovata* : espèce limitée aux milieux euryhalins, mais aussi aux herbiers, notamment dans l'infralittoral.

*Amphicleis gunneri* : toujours sur sédiments envasés, présentant avant tout des graviers : sous-faciès des faciès à *Nucula nucleus*, *Tapes aureus* et aussi faciès à *Melinna* appauvri à proximité des pointements rocheux. Espèce infra- et circolittorale, ubiquiste selon Thorson, 1957.

*Audouinia tentaculata* : abondante dans le faciès à *Melinna palmata* appauvri à proximité des pointements rocheux (cf. *Amphicleis*). Extrêmement abondante en zone intertidale dans le faciès à *Ampharetidae* exondable et dans les herbiers. Présente aussi sur les fonds détritiques hétérogènes à *Nucula nucleus*.

*Branchiommata vesiculosum* : espèce infralittorale, souvent intertidale, sur sédiment hétérogène ou coquillier envasé. La construction du tube nécessite la présence de débris de coquilles comme c'est le cas pour *Ampharete*.

*Cardium edule* : espèce médio- et infralittorale ; c'est en fait *Cardium edule* var. *rusticum* (= *Cardium rusticum* Chemn.) qui définit avec *Pandora albida* le sous-faciès du faciès *Nucula turgida* - *Abra nitida* sur vase molle en l'absence de *Zostères* mortes.

*Corbula gibba* : de préférence dans les vases graveleuses ou coquillières, permettant la fixation de son byssus. Jamais intertidale.

*Cucumaria elongata* : sur sables vaseux et vases molles. C'est une espèce vasicole possédant des hématies chargées d'érythrocrurine. Non exondable.

*Lumbriconereis impatiens* et *latreilli* : espèces infralittorales ; sur sédiments hétérogènes envasés et sur les platiers à *Melinna* appauvris par la présence de gravier à proximité des pointements rocheux (cf. *Amphicleis gunneri* et *Audouinia tentaculata*).

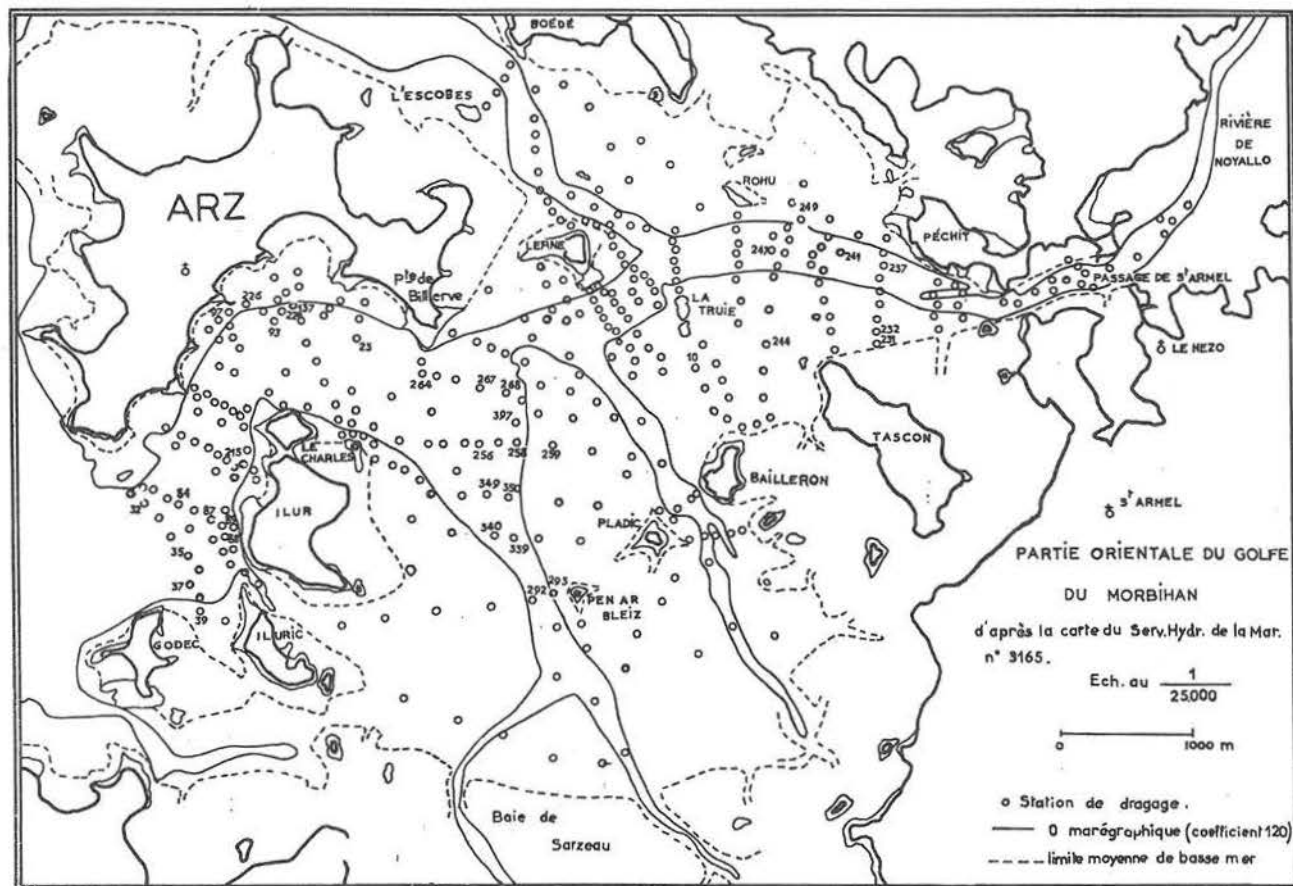
*Marphysa sanguinea* : limitée dans l'infralittoral aux vases compactes durcies.

*Nephtys hystrix* : espèce préférante des vases molles, indifférente aux conditions anaérobies.

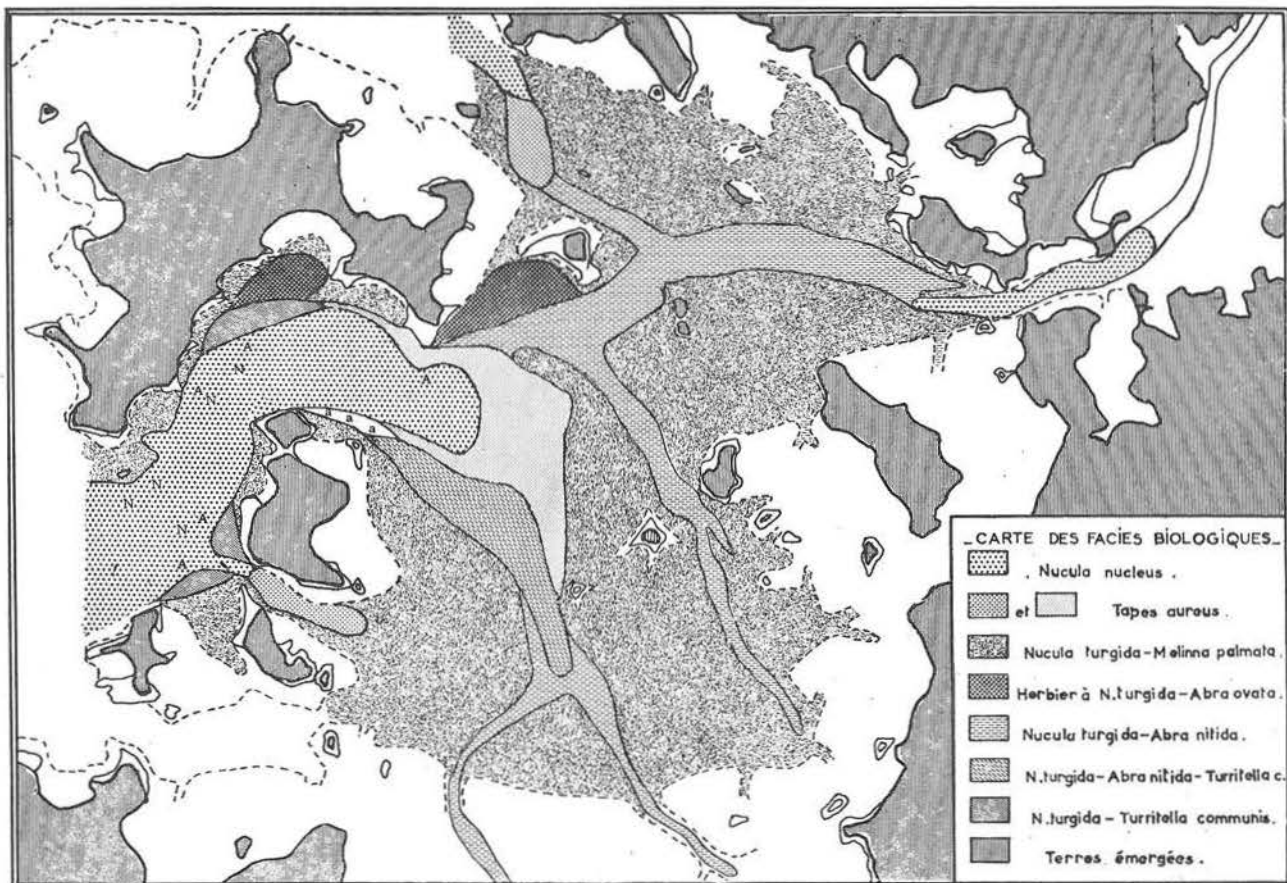
*Nucula nucleus* : caractérise les graviers coquilliers envasés de l'étage infralittoral.

*Nucula turgida* : préférante des sables vaseux et vases molles. Elle supporte bien les conditions anaérobies. Espèce non exondable.

CARTE II.



CARTE III



- Pandora albida* : espèce infralittorale sur vases compactes ou molles, souvent intertidale. Jamais en présence de *Zostères* mortes.
- Pectinaria koreni* : espèce infralittorale, parfois exondable, de préférence sur vases molles.
- Philine quadripartita* : espèce prédatrice sur vases molles ou compactes, toujours dans un fourreau muqueux.
- Phyllodoce lineata* : préférante des fonds à *Tapes aureus* et du sous-faciès intermédiaire entre les platiers à *Melinna palmata* et les chenaux à *Abra nitida*. Répartition en rapport certain avec son alimentation (jeunes Lamellibranches). Non exondable.
- Platynereis dumerilii* : espèce fréquente partout où sont déposés des débris algaux dont elle se nourrit.
- Phoronis sabatieri* : espèce saisonnière limitée aux platiers à *Melinna palmata*. Elle vit en groupes unispécifiques très denses. Non exondable.
- Solen marginatus* : espèce médio et infralittorale sur vases et sables vaseux.
- Spisula subtruncata* : sables vaseux et vases. Non exondable.
- Scalibregma inflatum* : caractérise les sédiments hétérogènes envasés, non exondables (1).
- Siphonocetes sabatieri* : espèce lusitanienne. C'est la station la plus septentrionale connue (Thau, Alger, côtes charentaises : Callame, 1956). Nous l'avons trouvée également hors du Golfe, le long de la presqu'île de Rhuy, à Penvins. Cet Amphipode habite les coquilles vides de Rissoa, sur sable vaseux. Sa présence est toujours liée aux débris végétaux. Ce fait a déjà été noté pour *S. dellavallei* (Clark et Milne, Firth of Clyde, 1931).
- Terebellides stroemi* : sur vases compactes et vases molles d'herbier. Très large répartition verticale et mondiale (Mölander, 1930, Thorson, 1957).
- Thyasira flexuosa* : seulement dans les vases molles couvertes de *Zostères* mortes ; comme tous les *Lucinacea*, elle supporte très bien les conditions anaérobies (cf. page 84). Espèce circalittorale élective des vases molles.
- Turritella communis* : dans la région considérée, les sédiments caractérisés par cette espèce sont des vases molles, où la fraction sableuse est insignifiante, dépourvues de coquilles. Cela est en opposition avec d'autres biotopes caractérisés également par *Turritella communis*.

### Summary

The oriental part of the Gulf of Morbihan is defined by its marine characteristics, its small depth and silty sediments. The infauna units all belong to the *Abra alba* community (Thorson, 1957) locally characterised by *Abra alba*, *Corbula gibba* and *Tapes aureus*. The qualitative study of the populations is accompanied by quantitative appreciations, of which a presence coefficient is used to compare the gattering frequency of a same species in different facies.

The heterogeneous bottoms, where the total of fine elements inferior to 50  $\mu$  is superior to 25 p. 100, is characterised by a *Nucula nucleus* population. The other sediments, where this ratio equals 85 p. 100, are defined by a *Nucula turgida* population. On compact silt, an *Ampharetidae* facies, under or between tidemarks, settles there where before were the *Zostera marina* beds, very reduced today. Between tidemarks (*Zostera nana* and *hornemanniana*) or lower (*Zostera marina*), those beds do not realise very good conditions for the infauna; they are characterised by *Abra ovata* and *Loripes lucinalis*. They make the transition with the *Macoma balthica* community in brackish waters. On soft silt of channels, which collects dead *Zostera*, giving anaerobical conditions, the *Nucula turgida* - *Abra nitida* population is studied in a detailed way. A *Turritella communis* population on not stabilised soft silt, is characterised by dominating competitive species.

The sedimentological study and that of the organic carbon and nitrogen rates shows how the great number of individuals in the population is related to the high presence of organic matter and of fine elements sedimented in calm

(1) Tous les exemplaires récoltés possèdent deux taches oculiformes comme ceux de Concarneau, Plymouth (Faune de France 1927).

areas. The different values of the sorting coefficient of the sanded part, even very small, are to be considered parallel with the number of individuals. The high values of the C/N ratio correspond to the channels where there are amounts of dead *Zostera* and to the silty shelves where they are incorporated to the sediment. The biovolumes show more exactly than a simple number of individuals what are the real possibilities of inhabiting these grounds.

The flora is briefly described and the epifauna is mainly limited to the heterogeneous grounds with *Nucula nucleus* populations; it is the higher level of the *Dendrodoa grossularia* and *Smittina trispinosa* community. There is a definition of the epifauna of the estuary mouths.

An alimentary cycle, briefly outlined, shows that the dominant place goes to the detritus feeders as in all closed sea where the detritus are deposited parallelly to the fine elements. The relations between the different populations and the possibilities to find them elsewhere, are discussed in a last chapter. This work shows at last a few ecological datas concerning different species of the infauna.

### Zusammenfassung

Der östliche Teil des Golfes von Morbihan ist durch seine marinen Merkmale, seine geringe Wassertiefe und seine verschlammten Sedimente charakterisiert. Fünf Einheiten der Endofauna werden qualitativ und quantitativ untersucht; sie sind der *Abra alba* Gemeinschaft (Thorson, 1957) zugeordnet, die hier durch *Abra alba*, *Corbula gibba* und *Tapes aureus* definiert ist. Das Studium der Sedimente und ihres Gehaltes an Kohlenstoff und an organischem Stickstoff zeigt, in welchem starkem Masse der Individuenreichtum der Populationen von einem hohen Gehalte an organischer Materie und an feinkörnigen Bestandteilen abhängt, die in ruhigem Milieu abgelagert werden.

Wenn die Endofauna in der Form des Biovolumens ausgedrückt wird, zeigt es sich, welches die wirklichen Bevölkerungsmöglichkeiten des Substrates sind. Die Flora und die Epifauna werden beschrieben und gestatten es, eine Ernährungskette aufzustellen, in der die Detritivoren eine dominante Stellung einnehmen. Es wird eine für die « bouches d'estuaire » charakteristische Epifauna definiert.

In einem letzten Kapitel wird die Möglichkeit, andernorts die beschriebenen biologischen Einheiten wieder zu finden, diskutiert. Schliesslich gibt diese Arbeit einige, verschiedene Arten der Endofauna betreffende Daten.

### INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

Service Hydrographique de la Marine - Côte Ouest de France : n° 3 165  
n° 5 439

Cartes aériennes de l'Institut Géographique National.

- ALLEN, E.J., 1899. — On the fauna and bottom-deposits near the thirty fathoms line from the Eddystone Grounds to Start Point. *J. Mar. Biol. Ass.* 5, pp. 365-542.  
pp. 365-542.
- ALLEN, J.A., 1954. — A comparative study of the British species of *Nucula* and *Nuculana*. *J. Mar. Biol. Ass.*, 33, pp. 457-72.
- ALLEN, J.A., 1958. — On the basic form and adaptation to habitat in the *Lucinacea*. *Phil. Trans. B.*, vol. 241, pp. 421-481.
- BADER, R.C., 1954. — The role of organic matter in determining the distribution of Pelecypods in marine sediments. *Journ. of Mar. Research*, 13, 1, pp. 32-47.
- BARROIS, CH., 1893. — Sur les phénomènes littoraux actuels du Morbihan. *Annales Soc. Géol. du Nord*, XXIV, p. 196.
- BASSINDALE, R., 1938. — The intertidal fauna of the Mersey estuary. *J. Mar. Biol. Ass.*, 23, pp. 83-98.
- BEAUCHAMP, P. DE et ZACHS, I., 1914. — Esquisse d'une monographie bionomique de la plage de Terrénès. *Mém. Soc. Zool., Fr.*, 26, pp. 197-237.
- BERNARD, FR., LECAL, J. et CODINAT, R., 1950. — Etude des sédiments marins au large d'Alger. I. - Teneur en azote et carbone organique. *Bull. Inst. Océan. Monaco*, 963.
- BERTHOIS, L., 1951. — Note sur la précision des tamisages mécaniques. *Bull. Soc. Géol. de France*, 6<sup>e</sup> série, t. I, pp. 87-92.
- BERTHOIS, L., 1955. — Contribution à l'étude de la sédimentation et de la géologie sous-marine dans le Golfe de Gascogne. *Rev. Trav. Inst. Pêches Maritimes*, 19 (4), pp. 501-579.

- BLEGVAD, 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. Stat.*, 22, pp. 41-78.
- BLEGVAD, H., 1926. — Continued studies on the quantity of fish-food in the sea-bottom. *Rep. Dan. Biol. Stat.*, 31, pp. 27-63.
- BLOIS, J.-C., FRANCAZ, J.M., GAUDICHON, M. et S., LE BRIS, L., 1961. — Observations sur les herbiers à Zostères de la région de Roscoff. *Cah. Biol. Mar.*, 2, pp. 223-262.
- BOUCHET, J.M., 1962. — Etude préliminaire des conditions sédimentologiques d'un chenal du Bassin d'Arcachon. *Bull. Inst. Océan.*, Mai.
- BOUGIS, P., 1946. — Méthode pour l'étude quantitative des Diatomées vivant sur les fonds de vase. *C.R. Acad. Sc. Paris*, 223, p. 1166.
- BOURCART, J. et FRANCIS-BŒUF, C., 1939. — Sur la véritable signification des sables vaseux et des vases sableuses. *C.R. Acad. Sci. Paris*, 209, pp. 568-70.
- BOURCART, J., 1941. — Essai d'une classification raisonnée des matériaux meubles. *Bull. Soc. Géol. France*, 5, 11, pp. 117-53.
- BOURCART, J. et FRANCIS-BŒUF, C., 1942. — La vase. *Act. Scient. et Industr.* Hermann éd., Paris.
- BOYSEN-JENSEN, J., 1914. — Studies concerning the organic matter of the sea bottom. *Rep. Dan. Biol. Stat.*, 22, pp. 3-39.
- BRAJNIKOV, B., FRANCIS-BŒUF, C. et ROMANOVSKY, V., 1943. — Techniques d'étude des sédiments et des eaux qui leur sont associées. *Act. Scient. et Industr.* Hermann éd., Paris.
- CABIOCH, L., 1961. — Etude de la répartition des peuplements benthiques au large de Roscoff. *Cah. Biol. Mar.*, 2, pp. 1-40.
- CALLAME, B., 1956. — *Siphonæcetes Sabatieri* de Rouville sur le littoral atlantique. *Bull. Soc. Zool. France*, 81, 1, p. 23.
- CALLAME, B., 1961. — Contribution à l'étude du milieu meuble intertidal (Côtes charentaises). *Centre Rech. Et. Océan.* 6, 1, pp. 1-118.
- CLARK, R.B. et MILNE, A., 1955. — Sublittoral fauna of two sandy bays on the isle of Cumbrae, firth of Clyde. *J. Mar. Biol. Ass.*, 34, pp. 161-180.
- CLEMENTS, F.E. et SHELFORD, E.V., 1939. — Bio-ecology. *New-York*.
- CRISP, Y. et FISCHER-PIETTE, E., 1959. — Répartition des principales espèces intercotidales de la côte atlantique française. *Ann. Inst. Océan. Monaco*, 36, pp. 257-388.
- CUÉNOT, L., 1927. — Contributions à la faune du Bassin d'Arcachon. Revue générale de la faune et bibliographie. *Bull. St. Biol. Arcachon*, 24, Mollusques, pp. 254-282.
- DALES, R.P., 1955. — Feeding and digestion in Terebellids. *J. Mar. Biol. Ass.*, 34, pp. 55-79.
- DAVANT, P. et SALVAT, B., 1961. — Recherches écologiques sur la macrofaune intercotidale du Bassin d'Arcachon. I. - Le milieu physique. *Vie et Milieu*, XII, 3, pp. 405-471.
- DAY, J.H., 1951. — The ecology of South Africa estuaries. A review of estuarine conditions in general. *Trans. Roy. Soc. South Africa*, 33, pp. 53-91.
- DEBYSER, J., 1961. — Contribution à l'étude géochimique des vases marines. *Thèse. Paris. Soc. Ed. Technip.*, 250 p.
- DEBYSER, J., 1957. — La sédimentation dans le Bassin d'Arcachon. *Bull. C.E.R.S. Biarritz*, 3, pp. 405-418.
- DRACH, P., 1951. — Les peuplements des fonds rocheux en zone littorale profonde. *Ann. Biol.*, 27, 7, pp. 271-279.
- EKMAN, S., 1947. — Über die Festigkeit der marinen Sedimente als Faktor der Tierverbreitung ein Beitrag zur Associations-analyse. *Zool. Bidrag Uppsala*, 25, 1, pp. 10-20.
- EKMAN, S., 1953. — Zoogeography of the Sea. *London*, pp. 1-417.
- FAGE, L., 1951. — Influence de la teneur en matière organique des sédiments marins sur la répartition et la densité de la faune benthique profonde. *Ann. Biol.*, 27, 7, pp. 525-31.
- FISCHER, E., 1928. — Sur la faune littorale du faciès rocheux en particulier dans un milieu à salure très variable. *Bull. Inst. Océan. Monaco*, 511, pp. 1-18.
- FISCHER, E., 1929. — Recherches de bionomie et d'océanographie littorales sur la Rance et le littoral de la Manche. *Thèse, E. Blondel La Rougerie, Ed. Paris*.
- FORD, E., 1923. — Animals communities of the level sea-bottom in the waters adjacent to Plymouth. *J. Mar. Biol. Ass.*, 13, pp. 164-224.
- FRANCIS-BŒUF, C., 1947. — Recherches sur le milieu fluvio-marin et les dépôts d'estuaires. *Ann. Inst. Océan., Monaco*, 23, 3, pp. 149-344.



- GISLEN, T., 1930. — Epibioses of the Gullmar Fjord. II. - Marine Sociology. *Skrift. utg. av. K. Svenska Vetenskapakad., Kristinebergs Zool. Stat.*, 1877-1927, 4, pp. 1-380.
- GUÉRIN, M., 1961. — Etude de biotopes à *Scrobicularia plana* da Costa. *Cah. Biol. Mar.*, 2, pp. 417-36.
- GUILCHER, A., 1948. — Le relief de la Bretagne méridionale. *Thèse. Paris*. 682 p.
- HANCOCK, D.A., DRINNAN, R.E. et HARRIS, W.M., 1956. — Notes on the biology of *Sertularia argentea* L., *J. Mar. Biol. Ass.*, 35, pp. 307-325.
- HARTLEY, P.M.T., 1940. — The Saltash tuck-net fishery and the ecology of some estuarine fishes. *J. Mar. Biol. Ass.*, 24, 1, pp. 1-68.
- HOLME, N.A., 1949. — The fauna of sand and mud banks near the mouth of the Exe estuary. *J. Mar. Biol. Ass.*, 28, 1, pp. 189-237.
- HOLME, N.A., 1950. — The bottom fauna of Great West Bay. *J. Mar. Biol., Ass.*, 29, pp. 163-183.
- HOLME, N.A., 1953. — The biomass of the bottom fauna in the English Channel off Plymouth. *J. Mar. Biol. Ass.*, 32, pp. 1-42.
- HUNT, O.D., 1923. — The food of the bottom fauna of the Plymouth Fishing Grounds. *J. Mar. Biol. Ass.*, 13, pp. 560-600.
- JONES, N.S., 1950. — Marine bottom communities. *Biol. Rev.*, 25, 3, pp. 283-313.
- LAMOTTE, M., 1962. — Les concepts fondamentaux de la Synécologie quantitative. La terre et la vie, 4, pp. 329-349.
- L'HARDY, J.-P., 1962. — Observations sur le peuplement épiphyte des lames de *Laminaria saccharina* (Linné) Lamouroux en Baie de Morlaix (Finistère). *Cah. Biol. Mar.*, 3, pp. 115-127.
- LUBET, P., 1957. — Aperçu sommaire sur la macrofaune benthique des chenaux du Bassin d'Arcachon. *P.V. Soc. Lin. Bordeaux*, 96.
- LUBET, P., 1957. — Considérations écologiques sur les herbiers du Bassin d'Arcachon. *P.V. Soc. Lin. Bordeaux*, 96.
- LUX, R., 1938. — Sur la teneur en matière organique des sédiments marins à Monaco et à Concarneau. *Bull. Inst. Océan.*, 760, pp. 1-14.
- MAC GINITIE, G.E., 1935. — Ecological aspects of a Californian Marine Estuary. *Amer. Mid. Nat.*, 16, 5, pp. 629-765.
- MARE, M., 1942. — A study of a marine benthic community with special reference to the microorganisms. *J. Mar. Biol. Ass.*, 25, pp. 517-554.
- MARTEIL, L., 1960. — Ecologie des huitres du Morbihan *Ostrea edulis* L. et *Gryphaea angulata* Lamarck. *Rev. Trav. Inst. Pêches*, pp. 1-120.
- MÖLANDER, A.R., 1930. — Animal communities on soft bottom areas in the Gullmar Fjord. *Skrift. utg. av. Svenska Vetenskapakad., Kristinebergs Zool. Stat.* 1877-1927, 2, pp. 1-90.
- MOORE, H.B., 1931. — The muds of the Clyde Sea Area. *J. Mar. Biol. Ass.*, 17, 2, pp. 325-358.
- NYHOLM, K.G., 1952. — Contributions to the life-history of the Ampharetid *Melinna cristata*. *Zool. Bidr Uppsala*, 29, pp. 255-59.
- PÉRÈS, J.M., 1958. — Essai de classement des communautés benthiques marines du globe. *Rec. Trav. Stat. Mar. Endoume*, 22, pp. 23-54.
- PÉRÈS, J.M. et PICARD, J., 1958. — Manuel de bionomie benthique de la Mer Méditerranée. *Rec. Trav. Stat. Mar. Endoume*, 24, pp. 5-122.
- PÉRÈS, J.M., 1961. — Océanographie biologique et biologie marine. La vie benthique. *P.U.F. Paris*, pp. 1-540.
- PETERSEN, C.G.J., 1913. — Valuation of the sea. II. The animal communities of the sea-bottom and their importance for marine zoogeography. *Rep. Dan. Biol. Stat.*, 21, pp. 3-68.
- PETERSEN, C.G.J., 1915. — On the animal communities of the sea-bottom in the Skagerrak, the Christiania Fjord and the Danish waters. *Rep. Dan. Biol. Stat.*, 23, pp. 3-28.
- PETERSEN, C.G.J., 1918. — The sea-bottom and its production of fish-food. *Rep. Dan. Biol. Stat.*, 25, pp. 1-62.
- PRENANT, M., 1927. — Notes éthologiques sur la faune marine sessile des environs de Roscoff. Spongiaires, Tuniciers, Anthozoaires. Associations de la faune fixée. *Trav. Stat. Biol. Roscoff*, 6, pp. 3-58.
- PRENANT, M., 1932. — Etudes de bionomie intercotidale. La baie et la pointe de Quiberon. *Trav. Stat. Biol. Roscoff*, 10, pp. 37-103.
- PRENANT, M., 1934. — Modifications récentes de flore et de faune marines dans le Morbihan et la baie de Quiberon. *Bull. Inst. Océanogr.*, 648.
- PRENANT, M., 1934. — Adaptation, écologie et biocénotique. *Act. Scient. et Industr.*, 103, Hermann éd. Paris.



- PRENANT, M., 1960. — Etudes écologiques sur les sables intercotidaux. I. Questions de méthode granulométrique. Application à trois anses de la baie de Quiberon. *Cah. Biol. Mar.*, 1, pp. 295-340.
- RAYMONT, B., 1949. — A fish cultivation experiment in an arm of a sea-loch. IV. The bottom fauna of Kyle Scotnish. *Proc. Roy. Soc. Edinburgh* (B), 64, pp. 65-108.
- RULLIER, F., 1960. — Etude bionomique de l'Aber de Roscoff. *Trav. St. Biol. Roscoff*, 10, pp. 1-350.
- SMITH, J.E., 1955. — Distribution of *Nereis diversicolor* in relation to salinity. *Den. Biol. Bull.*, 118, 3, 326 p.
- SOUTHWARD, A.J., 1957. — The distribution of *Polychaeta* in offshore deposits in the Irish sea. *J. Mar. Biol. Ass.*, 36, pp. 49-75.
- SPARCK, R., 1935. — On the importance of quantitative investigations of the bottom fauna in marine biology. *Cons. Perm. Int. Expl. Mer. Journ. du Conseil*, 10, 1, pp. 3-19.
- SPOONER, G.M., MOORE, H.B., 1940. — The ecology of the Tamar estuary. VI. An account of the macrofauna of the intertidal muds. *J. Mar. Biol. Ass.*, 24, 1, pp. 283-330.
- STEPHEN, A., 1933. — The natural divisions of the North sea as shown by the quantitative distribution of Molluscs. *Trans. Roy. Soc. Edinburgh*, 57, pp. 601-616.
- THORSON, G., 1950. — Reproduction and larval ecology of marine bottom invertebrates. *Biol. Rev.*, 25, 1, pp. 1-45.
- THORSON, G., 1957. — Bottom communities (sublittoral or shallow shelf). In : *Treatise on marine ecology and paleoecology*. J.W. Hedgpeth, éd., Univ. of Calif. Scripps. Inst. Oceanogr., pp. 461-534.
- TRASK, P.D., 1931. — Recent Marine Sediments. *Amer. Ass. Petrol. Geol.*, 736 p.
- VATOVA, A., 1949. — La fauna bentonica dell' Alto et Medio Adriatica. *Nova Thalassia*, 1, 3, pp. 1-110.
- VERWEY, W., 1952. — On the ecology and distribution of cockle and mussel in Dutchwaddensea. *Arch. Neerl. Zool.*, 10, 2, pp. 171-239.
- YONGE, C.M., 1946. — On the habits and adaptations of *Aloidis gibba*. - On the habits of *Turritella communis*. *J. Mar. Biol. Ass.*, 26, pp. 358-376, 377-438.
- YONGE, C.M., 1949. — The structure and adptation of the *Tellinacea* deposit-feeding Eulamellibranchia. *Phil. Trans. Roy. Soc. London*, 234, pp. 29-76.
- ZO BELL, C., 1946. — Marine Microbiology. *Chronica Botanica Company, U.S.A.*, 240 p.