



Structure du peuplement des invertébrés des zones halophiles de la Baie de Somme (Manche Orientale)

Bernard ELKAIM et Hervé RYBARCZYK
Université P. et M. Curie - Laboratoire Hydrobiologie
12, rue Cuvier - 75005 Paris

Résumé : Des recherches biocénotiques et comparatives entre schorre pâture et non pâtré de la Baie de Somme (Manche Orientale), basées sur quatre techniques d'échantillonnage différentes (aspirateur - berlèse - carottier - fauchoir), ont conduit à un recensement de 96 espèces d'Invertébrés, en grande majorité (91 espèces) d'origine continentale. 92 espèces étaient des Arthropodes, avec une dominance numérique des Acariens (41,1 %) et des Collemboles (29,7 %). D'une manière générale, la richesse spécifique et l'abondance des 21 groupes taxonomiques restent faibles comparativement à celles observées dans les mêmes écosystèmes en Mer du Nord, Manche ou Atlantique. On retrouve cependant une partie du cortège classique faunistique commun aux milieux halophiles (Amphipodes Talitridae, Coléoptères Carabidae - Trechidae, Aranéides Lycosidae...), tandis que la distribution des espèces, analysée à partir d'une A.F.C., reste sous l'influence du gradient "marin - continental" associé au bilan hydrique et au "substrat" intervenant dans les différents types d'habitat. Les nombreuses constructions de digues qui se sont succédées depuis plus d'un siècle et les modifications qu'elles provoquent dans l'environnement ont dû contribuer à ralentir, voire à perturber l'installation de la faune.

Le pacage des troupeaux d'ovins ou de bovins semble favoriser globalement la richesse et l'abondance des invertébrés ainsi que la diversité des maillons du réseau trophique, probablement par l'enrichissement important en matière organique (féces). Une analyse comparative et statistique de ces paramètres structuraux confirme cette différence entre peuplement des sites non pâtré et pâtré, ainsi que la stabilité des zones de ce dernier site.

Abstract: *Structure of the invertebrate community of the salt marshes of the Bay of Somme (eastern English Channel).* Biocoenotics and comparative studies, between grazed and not grazed salt marshes (schorre), have been carried out in the Bay of Somme. Four sampling technics have been used (vacuum, berlese extraction, core sampling and reaping) and have shown a biodiversity of 96 species. They are mostly composed of continental species (91 species). Arthropods (92 species) show dominant densities for Acarina (41,1 %) and Collembola (29,7 %). The specific richness and densities of 21 taxonomic groups remain weak by comparison with those observed in the same ecosystems in North sea, English Channel or Atlantic. However we found a lot of typical species of salt marshes: Amphipoda Talitridae, Coleoptera Carabidae and Trechidae, Aranida Lycosidae. The distribution of species, studied by a multivariate analysis (AFC) may be explained by the influence of the gradient "Sea - Continent" associated to the hydric statement and the substrate which differentiate several types of habitat. The large numbers of sea walls which have been built successively since the last century and the perturbations they induced in the environment, have contributed to slow down and disturb the installation of the fauna.

The grazing of ovine or bovine herds seems to favor globally a greatest specific and numeric richness, as well as the diversity of components of the food web in the occupied areas, probably by the important enrichment in organic matter (faeces). Comparative and statistical analyses of these structural parameters showed significant differences between the populations of the two sites, not grazed and grazed, and confirmed also the stability of the last zone.

Keywords : Salt marshes, Fauna, Grazing, Biocoenotic, Environmental factors, Detritivory food-chains.

Introduction

La Baie de Somme, située sur le littoral picard en Manche orientale, est caractérisée par une zone intertidale importante de 70 km², conséquence de sa faible pente et d'une forte amplitude de marée variant entre sept mètres en mortes eaux et onze mètres en grandes vives eaux. Cet écosystème complexe (Fig. 1) reste dans sa partie subcotière, à l'ouest d'une ligne Hourdel - Le Crotoy, sous influence marine dominante (apport d'eau douce très faible de la Maye, au Nord, avec un débit moyen de 0,33 m³ s⁻¹), tandis que dans sa partie interne et le long du chenal de la Somme (débit moyen de 33 m³ s⁻¹), il est soumis à une influence fluviomaritime. Dans les espaces abrités, principalement au sud et à l'est, se développent les zones halophiles formées typiquement de slikke, haute slikke et schorre.

La partie haute de ces secteurs sud-est, envahie par une végétation halophile (salicorne, puccinellie, obione) à l'exclusion des spartines, constitue les schorres appelés ici "mollières". Bien que la construction de digues depuis un ou deux siècles ait réduit l'extension de la Baie, ces schorres ont progressé et ce processus s'est nettement accentué depuis quelques années à la suite de travaux sur la côte du Pays de Caux (construction des centrales nucléaires de Dieppe, de Penly et Paluel). Ces aménagements ont en effet contribué à des apports importants de particules fines pénétrant par le sud de la baie lors du flot et conduisant d'une part à une modification du substrat et d'autre part à son échaussement de l'ordre de deux centimètres par an. Ceci a eu pour conséquence, dans un premier temps, le développement de la haute slikke (à spartine) puis secondairement du schorre (à végétation halophile diversifiée), conduisant progressivement à une poldérisation de ces surfaces. Ces schorres, colonisés par les végétaux halophiles, occupent actuellement 1/6^e de la baie et se localisent suivant plusieurs zones de la baie (Fig. 1) définies par Gehu (1975) et Dupont (1981).

Toutes ces zones sont plus ou moins immergées suivant la hauteur des pleines mers. Ainsi, la zone qualifiée d'estua-

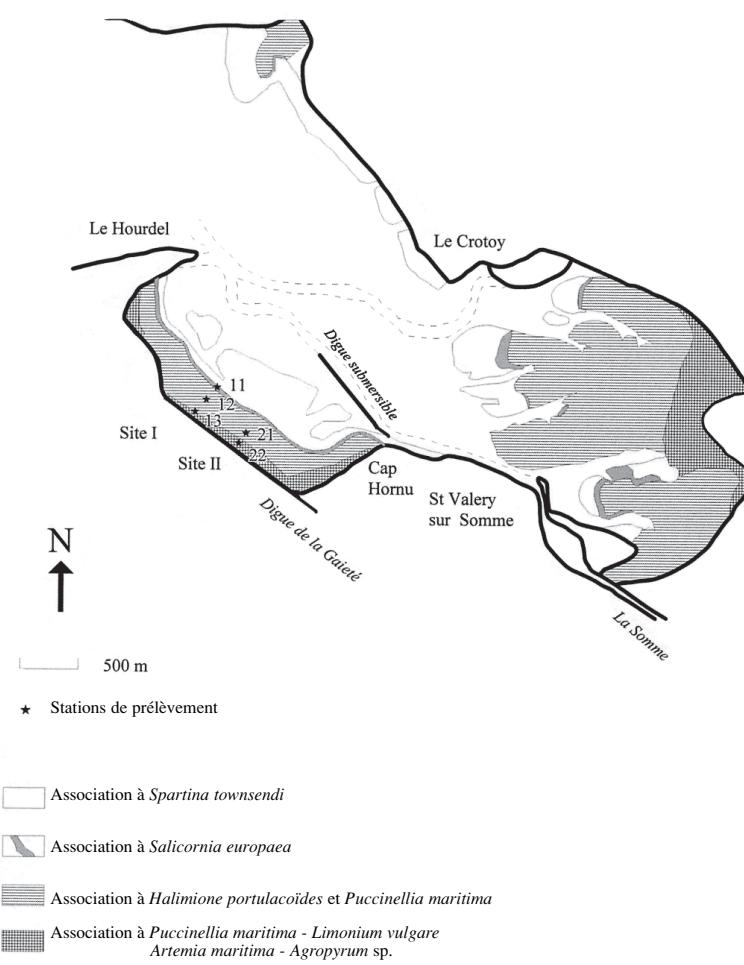


Figure 1. Cartographie des associations végétales des schorres (mollières) de la Baie de Somme et localisation des stations de prélèvements.

Figure 1. Plant associations of the salt marshes in the Bay of Somme and localization of the sampling stations.

rienne au sud, (400 hectares) entre le Cap Hornu et le phare du Hourdel, limitée par la digue de la Gaieté, est totalement recouverte par la marée de 10,2 mètres et dans sa plus grande partie par des marées de 9 m à 9,5 m; en conséquence, durant les marées de vives eaux, soit quelques jours par mois, le schorre est immergé. Le schorre a subi aussi des transformations sous l'action de l'homme puisqu'une partie est utilisée pour l'élevage des moutons de pré-salé, pacage permanent en fond de baie et pacage transitoire sur d'autres zones.

La connaissance du peuplement d'invertébrés et de l'environnement des schorres en Baie de Somme est fragmentaire et se réduit le plus souvent à quelques données ponctuelles d'espèces observées. Du reste en France, les travaux sur les schorres sont peu nombreux (Baie d'Arcachon : Amanieu, 1967 ; Baie du Mont-Saint-Michel : Fouillet, 1986 ; Lefevre et al., 1994) alors que de telles recherches en Europe et aux Etats Unis ont fait l'objet de synthèses remarquables au cours des deux dernières décennies (Ranwell, 1975 ; Jeffries & Davy, 1977 ; Chapman, 1977 ; Pomeroy & Weigert, 1981 ; Adam, 1990). Pourtant, en Baie de Somme les peuplements d'invertébrés des zones basses intertidales (plages – vasières du type slikke) et de la frange côtière subtidale ont donné lieu, à l'inverse du schorre, à de nombreuses recherches, tant sur un plan structural que fonctionnel. Ces recherches devraient aboutir à une modélisation à la fois du réseau trophique global et du fonctionnement général de l'écosystème notamment en ce qui concerne la connaissance des échanges entre la baie et la zone côtière (Loquet et al., 2000).

Ces zones halophiles ont un rôle important en tant que source de matière organique détritique aussi bien à l'intérieur de la baie que dans la zone côtière; une première évaluation de la production primaire épigée de ces végétaux halophiles donnait des valeurs de 300 à 1050 g poids sec $m^{-2} an^{-1}$ (résultats non publiés). Aussi, a-t-il paru nécessaire de mieux connaître le peuplement animal de ces schorres qui devrait jouer un rôle dans le recyclage de la matière organique détritique. Cette étude est envisagée sous deux aspects : le premier concerne une étude biocénotique du peuplement d'invertébrés, le second aborde une comparaison des peuplements des divers types de schorres. En effet, les schorres peuvent être différenciés selon la présence ou l'absence de troupeaux d'ovins ou de bovins dont le pacage (durée et intensité notamment) est susceptible d'influer sur la présence et le cycle de vie de différentes espèces d'invertébrés. Ces deux aspects, biocénotique et comparatif, sont présentés ici.

Matériel et méthodes

A - Localisation

Deux sites ont été prospectés dans le schorre s'étendant entre le phare du Hourdel et le Cap Hornu (Fig. 1). Ce schorre présente actuellement une largeur de l'ordre du kilomètre, mais il est en voie d'agrandissement rapide par suite de la continentalisation d'une zone située au sud de la digue inondable (Dupont, 1981). Sur ces sites, les prélèvements

ont été effectués suivant deux transects perpendiculaires à la digue de la Gaieté en direction du chenal de la Somme. Les prélèvements ont été faits au moment des marées de faible et moyenne amplitude (hauteur 7 à 8 m), de manière à ce que le schorre soit exondé depuis quelques jours.

Site I

Site non pâtré, divisé en trois stations suivant un critère basé sur la végétation halophile et distantes l'une de l'autre de 200 à 300 mètres.

Station 1 = S11

Schorre inférieur à salicorne (*Salicornia europaea*)¹ avec quelques pieds clairsemés de spartine (*Spartina townsendi*), d'aster (*Aster tripolium*) et de soude (*Suaeda maritima*). La végétation recouvre 50 à 70 % du sol de nature sablo-vaseuse, la tangue, sédiment qui se dépose à chaque marée. On y trouve aussi parfois en épave des algues chlorophycées laissées sur place par une marée précédente (*Enteromorpha*, *Ulva*). La fréquence d'immersion est de 6 à 9 jours par mois.

Station 2 = S12

Schorre moyen, sis entre des chenaux par lesquels la mer remonte, avec des touffes importantes d'obione (*Halimione portulacoides*) bien développées, de 50 à 80 cm de haut environ, des zones à puccinellie (*Puccinellia maritima*), de rares pieds d'aster et quelquefois de soude (*Suaeda maritima*) dans les dépressions. Cette zone est immergée lors des marées de hauteur 90-95 cm. La fréquence d'immersion est de 4 à 5 jours par mois.

Station 3 = S13

Disparition progressive de l'obione, remplacée par la puccinellie et apparition du lilas de mer (*Limonium vulgare*) ainsi que du chiendent (*Agropyrum* sp.) ; cette partie, recouverte lors des grandes marées (hauteur supérieure à 100) est considérée comme le schorre supérieur. La fréquence d'immersion est de 1 à 3 jours par mois.

Site II

Plus près du Cap Hornu, environ 600 mètres à l'ouest du transect précédent, ce site était pâtré à l'époque des prélèvements, toute l'année dans la journée par des ovins parqués la nuit au pied des falaises du Cap Hornu. Ces ovins ont été remplacés par des bovins en juillet 1988 (environ 20 têtes) qui restent sur place une dizaine de jours et sont ensuite déplacés sur une parcelle voisine, parcelle d'un hectare à un hectare et demi ceinturée par une clôture électrique.

Station 1 = S21

Quelques obiones de très petite taille poussent lorsque le pacage n'est pas très intensif, mais c'est surtout la puccinellie

¹. Pour ne pas surcharger le texte, les noms des auteurs des espèces citées dans cet article sont donnés dans l'annexe IA (liste des espèces recensées), IB (autres espèces citées) et IC (espèces d'Invertébrés récoltées qualitativement sur les schorres Nord et Sud de la Baie, par Fouillet)

lie et le lilas de mer qui sont bien représentés. Le régime marégraphique rappelle celui de la station S12, c'est à dire 4 à 5 jours par mois.

Station 2 = S22

Végétation rase de puccinellie, de plantain (*Plantago* sp.), chident (*Agropyrum* sp.), armoise (*Artemisia maritima*) et fétuque (*Festuca ovata*) sur quelques bosses qui sont recouvertes lors de grandes marées de vives eaux (hauteur supérieure à 100), soit une fréquence d'immersion de 1 à 3 jours par mois.

A côté de ces stations étudiées de manière quantitative et régulière, d'autres schorres situés autour de la baie ont été prospectés, essentiellement d'un point de vue qualitatif et ponctuellement de manière quantitative : cette prospection a permis d'avoir une vue globale de l'ensemble des peuplements des schorres de la région.

B – Conditions climatiques

Le bulletin météorologique du département de la Somme (Station automatique du Hourdel) indique les moyennes mensuelles des températures maximales (6°-21° C) et minimales (2°5-14° C), ainsi que les précipitations (10 à 130 mm) à la station du Hourdel (Fig. 2). La Baie de Somme est soumise à un climat maritime (hiver doux et humide - été en général chaud). Mais ce ne sont là que des appréciations globales, basées sur des moyennes générales et il peut exister de grandes disparités : par exemple le mois de décembre 1987 présente une première quinzaine très froide avec 11 jours de gelées et une seconde quinzaine exceptionnellement douce, d'où une température minimale moyenne de 2°5 ; il en est de même pour la pluviosité : en juillet 1988 il est tombé 120 mm d'eau durant le mois (autant que de janvier à mars), en avril 1988 il est tombé 36,2 cm au cours du mois dont plus de 20 cm en une journée. Aussi, ces variations macro- ou microclimatiques précédant nos prélèvements peuvent influer sur la présence et la position des espèces et des peuplements.

C - Echantillonnage

Les huit séries de prélèvements ont été effectuées de Septembre 1987 à Septembre 1988 (série C, 23/9/87 - série D, 27/11/87 - série E, 15/1/88 - série F, 10/3 - série G, 28/4 - série H, 1/6 - série I, 26/7 - série K, 7/9/88) donc avec des périodicités allant de 65 jours en hiver à 35 jours au printemps et en été.

Afin de récolter le maximum d'animaux vivant en ces lieux, il a été procédé à des prélèvements pour chaque station, selon une stratégie d'échantillonnage bien définie faisant appel à quatre techniques : berlèse, aspirateur, carottier, filet fauchoir.

Un échantillonnage rigoureux aurait dû être établi à partir d'une aire minimale (n fois la surface de base par station), mise en évidence par divers procédés comme la courbe aire-espèces, ou être déterminée statistiquement par des méthodes numériques classiques : par exemple calcul (pour un seuil de signification donné, 5 % en général) du nombre d'échantillons nécessaires pour atteindre une précision voulue à partir des moyennes et des écarts types de données pro-

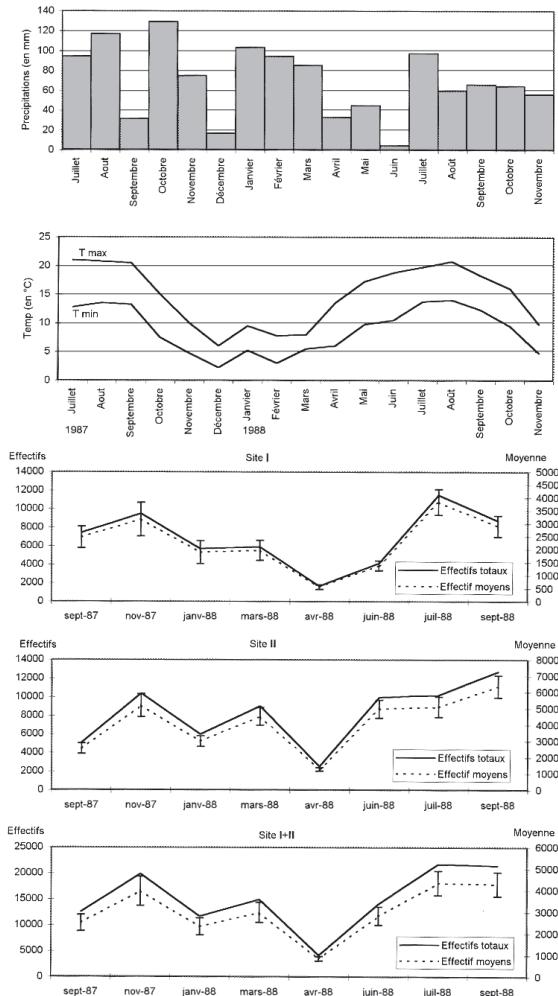


Figure 2. Variations de la pluviosité (en mm) et températures maximale et minimale de l'air (Station météorologique du Hourdel). Variation relative des effectifs des sites I et II et de leurs moyennes au cours de 1987-88 (effectifs cumulés des trois stations pour I et des deux stations pour II. Aucune surface globale de référence ne peut être donnée en raison des ajustements de surface, fonction des diverses techniques employées, voir texte).

Figure 2. Variations of rainfall (in mm) and maximum and minimum aerial temperatures (Meteorological station of Hourdel). Relative variations of number of individuals and their means during 1987-1988 at sites I and II. (No reference surface can be given, considering the adjustment of surface according to the different technics used).

venant de prélèvements préliminaires (voir Frontier, 1983). Toutefois, la diversité de taille de la faune, le type de dispersion des espèces (aggrégative, aléatoire...), leur localisation en surface, en profondeur ou sur la végétation, leur comportement vagile et la variabilité du peuplement sont autant de paramètres à prendre en compte dans notre étude, pour appliquer ces méthodes qui sont complémentaires. Nous avons du reste appliqué la méthode numérique uniquement dans le cas de la faune du sol, en période estivale (seuil de 5 %), avec des espèces à dispersion aléatoire: six prélèvements de 25 cm x 25 cm soit 6/16 m² étaient suffisants; nous avons opté pour huit prélèvements afin d'atteindre une surface totale plus pratique de 0,5 m², comme Cameron (1972). Ce même nombre de prélèvements a également été adopté pour l'étude des espèces localisées dans la végétation, récoltée sur 0,5 m² et passée au berlèse. Pour les autres méthodes d'échantillonnage (carottier - filet fauchoir), nous nous sommes référés aux travaux de divers auteurs ayant conduit à des résultats satisfaisants (in Frontier, 1983, Bigot, 1971 ; Vince et al., 1981). Nous avons donc procédé de la manière suivante :

- huit prélèvements au hasard, à l'aide d'un cadre métallique de 25 x 25 cm (1/16 m²) posé sur le sol soit au total un échantillonnage sur 0,5 m²; toute la végétation située dans ce cadre est prélevée rapidement et transférée dans des sacs plastique ou en tulle à maille très fine ;
- sur le sol ainsi dénudé (0,5 m²), tous les animaux visibles sont récoltés à l'aide d'un aspirateur à bouche ou à la pince souple, puis fixés dans une solution de formol à 5 % ;
- dans chaque carré ainsi dénudé, sont ensuite prélevées quatre carottes du substrat à l'aide d'un carottier de 5,7 cm de diamètre (25,5 cm² par carotte, soit 102 cm² par carré) sur 8 cm d'épaisseur ; ces carottes sont mises dans un flacon plastique fermé ;
- au début des prélèvements, deux fauchages au filet fauchoir sont effectués dans un carré de 2,5 x 2,5 m (total : 12,5 m²), suivant le même protocole pour toutes les stations : le contenu du filet fauchoir est mis dans un flacon contenant une solution de formol à 5 %.

Le substrat, de nature sablo-vaseuse, apparaît nu, sans dépôt organique lorsque la végétation est enlevée dans les stations S11 et S12, ou avec un léger dépôt pour la station S13. Par contre, nous avons observé une couche de matière organique rappelant un humus ou une litière dégradée dans les stations du site II surtout en S22. Les salinités moyennes du substrat sont de l'ordre de 20-25 g kg⁻¹ de sédiment pour le site I et 15-20 g kg⁻¹ de sédiment pour le site II mais elles sont cependant variables selon le régime marégraphique, l'éloignement des chenaux et la pluviosité.

Les échantillons sont ramenés au laboratoire dans un délai n'excédant pas 36 heures. Dès l'arrivée, la végétation des huit prélèvements est placée dans un berlèse dont l'éclairage est mis en place après un délai de douze à

quinze heures : ainsi les animaux ne subissent pas de chocs thermique et lumineux trop brusques. Les animaux tombent dans un flacon contenant une solution de formol à 5 %. Les carottes sont d'abord triées manuellement, après émiettement, puis on ajoute peu à peu de l'eau et les animaux restants sont mis en évidence par flottation. Les animaux récoltés par ces diverses méthodes sont triés à loupe binoculaire, déterminés et comptés.

D – Traitement des données

Afin de déterminer les facteurs essentiels de la distribution des peuplements et de comparer ces derniers dans les cinq stations au cours du temps (huit périodes) nous avons effectué :

1) une analyse factorielle de correspondance (AFC) à partir d'un tableau croisé des effectifs cumulés dans la période de prélèvements, de 21 lignes (groupes taxonomiques) et de cinq colonnes (sites) représentant les stations des sites I (3) et II (2). Plusieurs AFC ont été effectuées à l'aide du logiciel STATITCF et nous n'avons retenu que l'AFC correspondant aux Log des effectifs cumulés (Log de x+1) en raison du poids trop fort de certains groupes taxonomiques (Acariens 41,1 % et Collemboles 29,7 %). Une AFC des 21 groupes taxonomiques au cours des huit prélèvements, soit 168 lignes, donnant une dispersion trop importante, n'a pas été retenue.

2) un calcul du coefficient de rang de Spearmann "rs" (Daget, 1976) sur les huit prélèvements de chaque station, à partir du classement des 21 groupes taxonomiques ; nous avons testé le seuil de significativité de rs, à partir de l'hypothèse d'indépendance avec le risque $\alpha = 0,05$ (table du coefficient de Spearmann ou valeur de l'expression $t = \frac{r_s}{\sqrt{1 - r_s}} \sqrt{n - 2}$ avec n égal à 8 et en lisant dans la table du t la probabilité correspondant pour d.d.l. = $n - 2$). C'est à partir de la valeur $rs \geq 0,6$ que le coefficient de Spearmann est significatif au seuil $\alpha = 0,05$; aussi à partir de la méthode des polygones inscrits (Bonnet, 1964) les affinités sont représentées entre les différents prélèvements dans chaque station, en ne retenant que les coefficients supérieurs à 0,6.

Afin de comparer les peuplements des sites I et II et la distribution de leurs abondances au cours du temps (série C-D-E-F-G-H-K) nous avons effectué :

1) le calcul du coefficient de corrélation de point "r" (Daget, 1976) entre les deux sites, indice lié au test du χ^2 , sachant que $\chi^2 = pr^2$ (p = nombre total d'espèces = 96) ; au risque $\alpha = 0,05$ (d.d.l. = 1 et $\chi^2 = 3,84$), le seuil de significativité du coefficient de corrélation r est égal à

$$\sqrt{\frac{3,84}{96}} = \sqrt{\frac{3,84}{96}} = 0,2$$

2) le test U de Mann et Whitney, appliqué à la distribution des abondances des peuplements au cours du temps, sachant que U_α au seuil $\alpha = 0,05$ pour $m = n = 8$ (séries C-D-E-F-G-H-I-K) est égal à 13 et que l'hypothèse H_0 (distribution des abondances identique dans les séries des deux sites) doit aboutir à U calculé $> U_\alpha = 13$.

Résultats

A - Richesse spécifique et numérique

La liste des espèces, leur origine halophile ou marine et leur présence commune ou exclusive dans les stations des sites I et II, sont fournies en annexe I. 96 espèces ont été trouvées², dont 91 (94,8 %) appartiennent au groupe des Arthropodes, avec 70 Insectes, soit 72,9 %. Sur ces 96 espèces, seules cinq sont d'origine marine (trois Crustacés, deux Gastéropodes) et 91 d'origine terrestre (espèces des milieux halophiles et milieux humides dominants). Des différences taxonomiques ont été observées (voir Annexe I) entre les sites I (79 espèces) et II (92 espèces). Quelques Aranéides (1), Homoptères (1), Hémiptères (1), Hyménoptères (1) et surtout des Coléoptères (5), Diptères (8), soit 17 espèces recensées strictement dans le site II, tandis que 3 Coléoptères et 1 Collembole soit 4 espèces ne sont présentes que dans le site I, reflétant une continentalité plus marquée dans le site II. Ainsi, sur 96 espèces recensées, 75 espèces sont communes aux deux sites soit $\frac{75}{96} \times 100 = 78,10\%$.

Le calcul du coefficient de corrélation de point, avec $\alpha = 75$ espèces communes, $b = 4$ espèces exclusives du site I, $c = 17$ espèces exclusives du site II et $d = 0$, donc une valeur $r = -0,01$ valeur inférieure au seuil de signification de r_t ($\alpha = 0,05$ et 1 degré de liberté) égale à $\sqrt{\frac{\chi^2_t}{p}} = \sqrt{\frac{3,84}{96}} = 0,2$ souligne que les peuplements diffèrent plus qu'on ne pourrait l'attendre du hasard de l'échantillonnage.

Les tableaux 1 et 2 regroupent l'ensemble des effectifs trouvés à partir d'un échantillonnage multiple. Compte tenu de la multiplicité de méthodes et des diverses surfaces prospectées, nous avons choisi de donner pour chaque type d'échantillonnage (Tableau 1) une densité au mètre carré (coefficient multiplicateur pour les diverses méthodes : 0,25 – 0,25 – 12,5 et 0,01). En revanche, nous avons cumulé l'ensemble des abondances trouvées dans chaque site et chaque groupe taxonomique au cours des différentes périodes (Tableau 2) afin de comparer ces éléments entre eux : abondance globale par site, abondance moyenne et pourcentage des différents groupes taxonomiques (21 groupes allant de l'ordre à la classe) dans chaque site.

Ainsi, sur un effectif total de 120042 individus recensés dans les deux sites, nous avons trouvé une représentation de 97,7 % d'Arthropodes (53,6 % Insectes, 41,1 % Acariens, 1,1 % Araignées et 1,9 % Crustacés marins), les autres groupes étant constitués par quelques Nématodes et Oligochètes (0,7 %) ainsi que des Mollusques Gastéropodes (1,6 %) représentés surtout par l'espèce d'origine marine *Hydrobia ulvae*.

Le tableau 1 montre que les groupes taxonomiques définis plus haut sont présents dans presque toutes les stations. Cette présence peut être permanente (Oligochètes, Nématodes, Gastéropodes, Crustacés : *Orchestia*, Aranéides, Acariens, Collemboles, Coléoptères, Diptères), parfois temporaire et aléatoire (Crustacés : *Carcinus*) ou saisonnière (adultes de Lépidoptères et d'Homoptères en été, larves et adultes d'Hémiptères au printemps-été).

Une représentation plus réduite de ces groupes (Fig. 3A) souligne l'importance de l'ensemble Acariens - Collemboles qui passe de 67,1 % dans le site I, à 75,5 % dans le site II ; le groupe "Vers" (Oligochètes et Nématodes) le plus réduit, double ses effectifs en passant du site I à II; il en est de même des larves de Coléoptères et Diptères et de leurs imagos plus abondants dans le site II. Dans le site I, on notera l'abondance des Lépidoptères (chenilles nombreuses, en rapport avec l'importante végétation d'obione), des insectes Thysanoptères (station marine 11 surtout) et des Crustacés d'origine marine (*Carcinus*, *Orchestia*). L'histogramme des effectifs moyens par station (Fig. 3B) aboutit à des résultats voisins ou complémentaires avec la dominance des crustacés dans le site I, l'égale représentation des insectes adultes dans les deux sites et la nette dominance des Aranéides, Acariens, Collemboles et larves d'Insectes dans le site II.

En général c'est dans le site II que les effectifs totaux et moyens sont les plus abondants. Le suivi des effectifs des sites au cours du temps montre un minimum fin avril 1988 (série G) dans les deux sites avec 3,5 % d'individus récoltés, et un maximum en période estivale (juillet pour I et septembre pour II) avec 20 % du total des individus recensés (voir également Fig. 2). Un test U de Mann et Whitney, appliqué aux abondances des peuplements des sites (séries C-D-E-F-G-H-I-K) donne une valeur $U = 12 < U_\alpha = 13$ pour $\alpha = 0,05$, c'est-à-dire que la distribution des abondances des peuplements des sites I et II est différente au cours du temps.

Le tableau 2 donne la répartition des individus récoltés dans chaque station, pour chaque groupe et en fonction de la technique d'échantillonnage. D'un point de vue qualitatif et semi-quantitatif, le berlèse permet d'obtenir un échantillon-

2. 10 espèces doivent être rajoutées, recensées de manière qualitative à la même époque, par Fouillet qui nous a communiqué la liste des espèces récoltées zone par zone, Nord et Sud de la Baie (voir liste annexe).

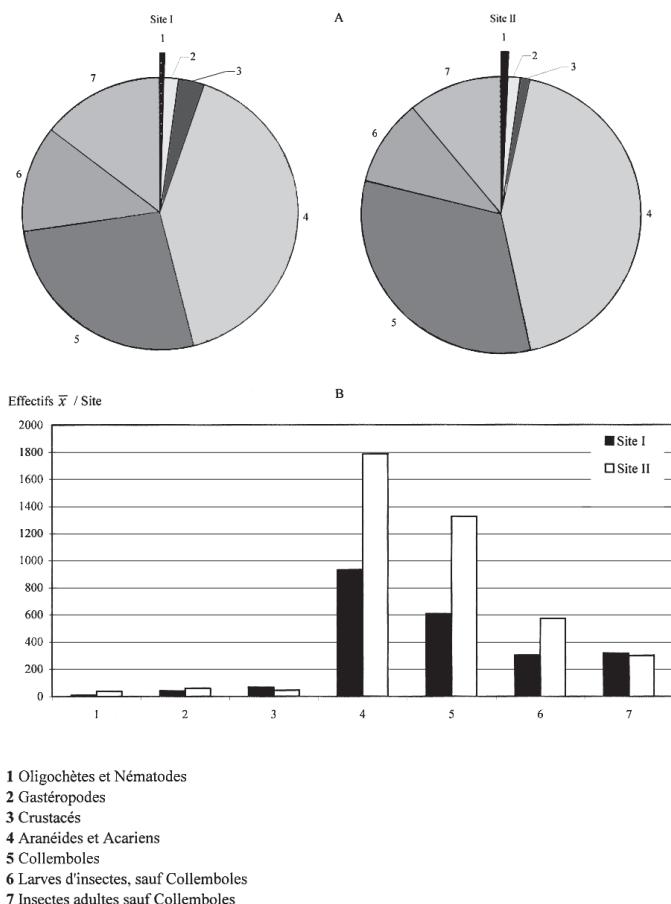


Figure 3. A : Diagramme de la répartition des effectifs (en %). B : Histogramme des effectifs moyens des principaux groupes taxonomiques dans les sites I et II.

Figure 3. A: Diagram of number of individuals repartition (%) and B: Histogram of the mean number of individuals from the principal taxonomic groups at sites I and II.

nage plus diversifié, où tous les groupes sont présents (à l'exception du Décapode *Carcinus*), et en particulier les Acariens, Collemboles et divers ordres d'insectes (imagoes et larves) très bien représentés. L'aspiration, effectuée sur une même surface, permet la récolte d'individus surtout épigés et vagiles, de plus grande taille comme les Crustacés (jeunes *Carcinus* et *Orchestia*) et les Aranéides. Le carottage apporte les espèces endogées Oligochètes et Nématodes et une partie non négligeable des Acariens, Collemboles et des *Hydrobia* localisés en surface. Le fauchage permet de récolter surtout les larves d'insectes, plus particulièrement celles des Lépidoptères, Diptères, Hémiptères, mais pas les Hyménoptères adultes. D'un point de vue quantitatif, des valeurs sont données à titre indicatif, eu égard à la taille de

l'échantillonnage avec chaque technique employée (nette efficacité du berlèse par rapport à l'aspiration, pour une même surface). Ce tableau comparatif des données d'échantillonnage confirme la nécessité d'utiliser des procédés différents, qui restent complémentaires dans l'étude de ce type d'environnement.

En ce qui concerne les abondances observées dans les stations, une tendance vers un accroissement se dégage à mesure que l'on s'élève sur le schorre : 12063 individus (S11), 17468 (S12), 24896 (S13) dans le site I, 54517 au total et 23555 (S21), 42330 (S22) dans le site II, soit 65885 au total avec seulement deux stations, s'accompagnant de la présence de plus en plus élevée d'espèces continentales. Cependant, les abondances observées avec la technique de l'aspiration ne suivent pas le même schéma.

B - Analyse de la structure des peuplements

Dans la composante d'origine marine³, *Hydrobia* (1,4 %) et *Orchestia* (1,9 %) constituent ici des populations abondantes dans les deux sites, avec une abondance plus marquée dans le site II pour la première espèce et plus élevée dans le site I pour la seconde ; le maximum d'effectif de ces espèces a lieu respectivement au début de l'automne et à la fin de l'été.

Dans la composante d'origine terrestre halophile et continentale, les Insectes (70 espèces, soit 53,6 % des individus) constituent le taxon le plus important numériquement et spécifiquement. Ils sont représentés en premier lieu par les Collemboles (10 espèces et 29,7 % des individus). La plupart sont des Arthropléones euédaphiques de la famille des Onychiuridae en général hygrophiles (*Onychiurus* sp. et *Tullbergia krausbaueri*), des espèces hémiédaphiques halophiles, appartenant surtout à la famille des Isotomidae (*Isotoma maritima* et *Archisotoma pulchella*) et des Neanuridae (*Anurida maritima*). Les Coléoptères (8,6 % dont 3,5 % de larves et 5,1 % d'adultes) représentés par 18 espèces, sont les plus nombreux après les Collemboles. On y observe de nombreuses espèces typiques des milieux halophiles : les Carabidae (espèces prédatrices) comme celles appartenant aux Harpalidae *Dicheirotrichus gustavii* et aux Trechidae *Emphanes normannus*, sont de loin les plus nombreuses à côté d'espèces moins abondantes mais représentatives des milieux halophiles comme *Cillenus lateralis* et *Polygonus chalceus* (Trechidae). Les Diptères (3,4 % dont 1,9 % de larves et 1,5 % d'adultes) sont représentés par 14 espèces faisant partie de diverses familles (Tipulidae, Dolichopodidae, Chironomidae, Sphaeroceridae) dont les

³. Un seul individu de l'espèce *Sphaeroma rugicauda* a été trouvé.

Tableau 1. Variations des effectifs des groupes taxonomiques (nombre d'individus) dans les sites I (3 stations) et II (2 stations) et I+II au cours de la période 1987-88
 $\bar{\chi}$ = moyenne pour chaque site, % de l'effectif total par site et pour les 2 sites.

Table 1. Variations of taxonomic group abundances (individuals number) in the sites I (3 stations) and II (2 stations) and I+II during the period 1987-88.
 $\bar{\chi}$ = mean for each site, % of total abundances by site and for the two sites.

	23/09/87		27/11/87		15/01/88		10/03/88		28/04/88		1/06/88		26/07/88		Série I		27/09/88		Série K					
	site I	site II	site I	site II	site I	site II	site I	site II	site I	site II	site I	site II												
Oligochètes et Nématodes	6	13	16	59	26	53	19	163	11	52	28	136	62	18	71	94	239	10	0.44	588	37	0.89	827	0.69
Gastéropodes (Hydrobia)	282	218	425	317	31	202	49	13	18	4	48	30	21	30	6	53	880	37	1.61	867	54	1.32	1747	1.45
Autres Gastéropodes	12	5	-	4	1	4	2	4	-	1	8	32	63	11	8	23	94	4	0.17	84	5	0.3	178	0.15
Crustacé (Orchestia)	439	27	156	113	20	24	190	39	60	25	250	103	70	38	355	342	1540	64	2.82	711	44	1.08	2251	1.87
Crustacé (Carcinus)	11	-	1	1	2	-	1	-	4	1	32	-	19	-	16	1	86	4	0.16	3	0	0.00	89	0.07
Aranéides	53	61	28	155	8	183	17	38	5	54	39	179	174	156	65	139	389	16	0.71	965	60	1.46	1354	1.12
Acariens	3570	2650	4686	5191	1352	2266	1842	3110	690	735	1649	3862	4410	4140	3746	5604	2195	914	40.25	27558	1722	41.83	49503	41.11
Collemboles	730	1279	3272	3580	3573	1629	2905	3325	374	477	969	3792	1392	4251	1313	2855	14528	605	26.65	21188	1324	32.16	35716	29.66
Larves Coléoptères	-	10	100	98	102	566	436	1616	165	558	197	153	53	61	26	13	1079	45	1.98	3075	192	4.67	4154	3.45
Coléoptères	770	472	292	318	204	250	102	48	7	15	103	234	623	679	440	1570	2541	106	4.66	3386	224	5.44	6127	5.09
Larves Lépidoptères	906	36	206	203	93	13	167	385	91	128	6	119	611	44	605	235	2685	112	4.93	1163	73	1.77	3848	3.20
Lépidoptères	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	11	3	2	1	8	1	22	1	0.04	5	0	0.01	27	0.02
Larves Diptères	31	25	102	138	31	482	69	126	9	50	61	87	258	97	348	312	909	38	1.67	1317	82	2.00	2226	1.85
Diptères	113	177	3	12	16	175	13	51	24	91	203	341	306	85	162	69	840	35	1.54	1001	63	1.52	1841	1.53
Larves Hémiptères	-	-	-	-	-	-	-	3	16	-	14	23	37	6	3	-	70	3	0.13	32	2	0.05	102	0.08
Hémiptères	-	-	-	-	-	-	-	9	-	1	5	13	60	7	10	5	84	4	0.15	26	2	0.04	110	0.09
Larves Homoptères	256	39	49	80	1	28	-	34	117	225	144	350	1366	167	201	243	2134	89	3.91	1166	73	1.77	3300	2.74
Homoptères	21	17	1	-	-	-	-	3	-	31	59	317	116	321	286	694	29	1.27	478	30	0.73	1172	0.97	
Hyménoptères	132	25	3	40	3	33	7	34	16	63	11	62	153	51	68	71	393	16	0.72	379	24	0.58	772	0.64
Thysanoptères	92	19	147	56	213	70	60	43	48	78	331	3883	1508	241	955	795	3354	140	6.15	1685	105	2.56	5039	4.19
Psocoptères	5	1	-	4	-	-	2	-	-	-	2	-	2	1	2	-	11	0	0.02	8	1	0.01	19	0.02
Total	7429	5074	9487	10369	5676	5978	5890	9032	1659	2558	4140	9963	11507	10200	8729	12711	54517	2272	100	65885	4118	100	120402	100

Série C à série K représentant les huit séries de prélèvements effectuées entre septembre 1987 et septembre 1998 (8 x 3 soit 24 stations pour le site I et 8 x 2 soit 16 stations pour le site II)

Tableau 2. Effectifs des groupes taxonomiques dans les sites I et II recensés à partir de 4 types d'échantillonnage (A = Aspiration, B = Berlèse, C = Carottage, D = Filet fauchoir.
Tableau 2. Number of specimens for each taxonomical group in sites I and II counted from four different sampling methods (A: vacuum; B: berlèse extraction; C: core sampling; D: reaping).

	Station 1						Station 2						Site II						Station 2						
	Site I			Station 2			Station 3			Station 1			Site II			Station 1			Site II			Station 2			
	A	B	C	F	Total 1	A	B	C	F	Total 2	A	B	C	F	Total 3	A	B	C	F	Total 1	A	B	C	F	Total 2
Oligochètes et Nématodes	-	18	35	-	53	-	13	24	-	37	-	49	100	-	149	8	151	99	-	258	3	134	193	-	330
Gastéropodes (<i>Hydrobia</i>)	-	3	3	2	8	72	173	272	76	593	106	57	114	2	279	112	19	503	-	634	26	5	19	1	202
Autres Gastéropodes	-	4	1	-	5	1	14	1	-	16	1	70	2	-	73	2	56	1	-	59	5	19	1	-	25
Crustacé (<i>Orchestia</i>)	37	47	1	-	85	396	156	31	3	586	373	458	38	-	869	329	190	59	-	578	83	49	1	-	133
Crustacé (<i>Carcinus</i>)	67	-	-	-	67	10	1	-	12	6	1	-	-	-	7	2	-	-	-	2	1	-	-	-	1
Aranéides	9	7	-	-	16	40	30	4	3	77	161	125	9	1	26	130	67	15	5	217	24	485	11	8	748
Acariens	2	2610	106	1	2719	21	5435	194	1	5651	18	13380	155	22	13575	24	9028	184	98	9334	19	17946	245	14	18224
Collemboles	1872	322	3695	15	5904	4	2591	2808	-	5403	2	1574	1645	-	3221	8	2828	2564	-	5400	80	13180	2525	3	15788
Larves Coléoptères	-	136	47	-	183	3	194	35	2	234	2	454	35	1	492	2	695	14	-	711	4	552	49	1	606
Coléoptères	1	5	14	-	20	10	331	49	2	392	9	603	50	5	667	7	1653	76	-	1736	1	1295	42	1	1339
Larves Lépidoptères	-	321	3	6	330	12	1500	2	384	1898	6	298	4	149	457	1	873	10	9	893	6	250	3	11	270
Lépidoptères	-	-	-	-	0	3	27	-	1	31	-	28	-	11	39	-	12	-	4	16	1	11	-	4	16
Larves Diptères	35	477	-	2	514	-	345	4	56	405	-	1156	3	56	1215	3	416	3	114	536	3	410	2	215	630
Diptères	7	6	4	4	21	21	547	33	28	629	30	1762	86	13	1891	62	1466	70	29	1627	18	1902	28	11	1939
Larves Hémiptères	2	16	11	146	175	3	22	31	314	370	11	142	13	129	295	20	55	36	250	361	27	337	38	238	640
Hémiptères	5	17	-	17	39	2	13	1	107	123	17	87	9	118	231	6	116	6	13	141	6	170	5	57	238
Larves Homoptères	3	2	-	-	5	1	3	-	1	5	3	3	-	6	12	-	3	1	-	4	-	1	1	-	1
Homoptères	-	-	1	-	1	2	10	-	-	43	53	9	13	-	7	29	6	-	8	14	1	11	-	-	12
Hyménoptères	32	62	11	77	182	9	9	1	163	182	26	64	1	239	330	18	142	1	28	189	10	192	-	87	289
Thysanoptères	1	1728	2	-	1731	-	751	1	18	770	1	850	-	2	853	-	816	-	27	843	-	825	-	17	842
Psocoptères	-	4	-	-	4	-	-	1	-	1	-	4	-	2	6	-	1	1	-	2	-	5	-	1	6
Total	2073	5786	3933	271	12063	618	12155	3493	1202	17468	781	21178	2264	763	24986	740	18587	3643	585	23555	538	37774	3345	673	42330
Total m ²	518	1447	49163	3	155	3039	43663	12	195	5295	28300	8	185	4647	45538	6	135	9444	41813	7	135	9444	41813	7	673

Tableau 3. Principaux groupes trophiques dans les sites I et II. (Représentation du groupe ou de l'espèce : + faible, ++ moyenne, +++ forte).

Tableau 3. Main trophic groups in sites I and II ; the presence of taxa is : low +, medium ++ or abundant +++.

Groupes trophiques	Site I	Site II
Détritivores - Coprophages	<i>O. gammarella</i> +++ <i>H. ulvae</i> ++ Acariens(Oribates)+Collemb.+ Coléoptères Heteroceridae + Diptères +	<i>O. gammarella</i> + <i>H. ulvae</i> +++ Acariens(Oribates)+Collemb.+ Scarabeidae ++ Diptères ++
Phytophages	Larves Lépidoptères ++ Coléoptères Cucurlionidae + Diptères et Hémiptères +	Cicadellidae ++ Diptères ++ Lépidoptères et Hémiptères +
Prédateurs	Lycosidae +++ Linyphiidae + Carabidae +++ Staphylinidae + Acariens (Gamasidae) +	Linyphiidae +++ Lycosidae + Carabidae + Coccinella + Saldidae + Acariens (Gamasidae) +
Parasites	<i>Gelis</i> ++ Chalcidae + Ichneumonidae +	<i>Gelis</i> ++ Chalcidae + Ichneumonidae +

représentants larvaires sont surtout localisés dans le site II ; en outre le nombre d'imagos capturés dépend beaucoup des conditions atmosphériques régnant sur le schorre (vent, pluie...). Le problème est identique pour les Hyménoptères (0,6 % des captures), qui appartiennent presque tous au genre *Gelis*, aptère, parasite de cocons d'araignées, alors que les Apidae fréquentent le schorre en quantité non négligeable au moment de la floraison des asters et du lilas de mer. Les Homoptères (3,7 % dont 2,7 % de larves et 1 % d'adultes), appartenant aux genres *Aphrodes* et *Psammotettix* fréquentent dans les zones halophiles et aux Cicadellidae, se trouvent dans les zones à puccinellie en général assez éloignées de la mer. Les Hémiptères, peu nombreux (0,17 % dont 0,09 % de larves et 0,08 % d'adultes), appartiennent à plusieurs familles typiques de ces milieux : Saldidae halophiles (*Salda littoralis*) et Miridae halophiles (*Conostethus salinus*) par exemple. Les Lépidoptères (3,22 % dont 3,2 % de larves - 0,02 % d'adultes) sont présents presque uniquement sous forme larvaire (phytophages) ; ils appartiennent aux familles des Coleophoridae (larves construisant un fourreau de soie) et des Bacculatricidae dont la chenille mine les feuilles d'aster.

Les Arachnides Acariens font partie de l'autre groupe dominant des Arthropodes (41,1 % de l'ensemble). On y trouve de nombreuses espèces appartenant aux ordres des

Gamasidae (prédateurs de parasites), Oribatidae, Acaridae etc. récoltés dans toutes les stations, sur et dans le sol, mais aussi dans la végétation.

Les Arachnides Aranéides (1,1 %) sont surtout représentés par les deux familles connues des milieux halophiles, les Lycosidae (*Pardosa purbeckensis*) surtout dans le site I, et les Linyphiidae (anciennement Erigonidae, avec : *Erigone dentipalpis* et *E. longipalpis*) surtout dans le site II.

Soulignons l'absence de Myriapodes, Diplopodes et Orthoptères, groupes taxonomiques souvent représentés dans ces milieux halophiles par un petit nombre d'espèces, typiques de ces milieux.

A cette analyse spécifique des représentants les plus caractéristiques de ces schorres et des sites I et II est associée celle des groupes trophiques. Nous donnons ici l'ensemble des groupes trophiques qui prédominent dans les deux sites (Tableau 3) ; ces groupes constituent des chaînes qualifiées de détritivores (exception faite du groupe parasite) en raison de l'utilisation de la matière organique, surtout d'origine détritique, qui est à la base de cette chaîne trophique.

Dans le site I, *Orchestia gammarella* et *Hydrobia ulvae* prédominent sur les autres détritivores (Acariens Oribates et Collemboles) et sur les phytophages (larves de Lépidoptères et de Coléoptères Cucurlionidae), tandis que les prédateurs,

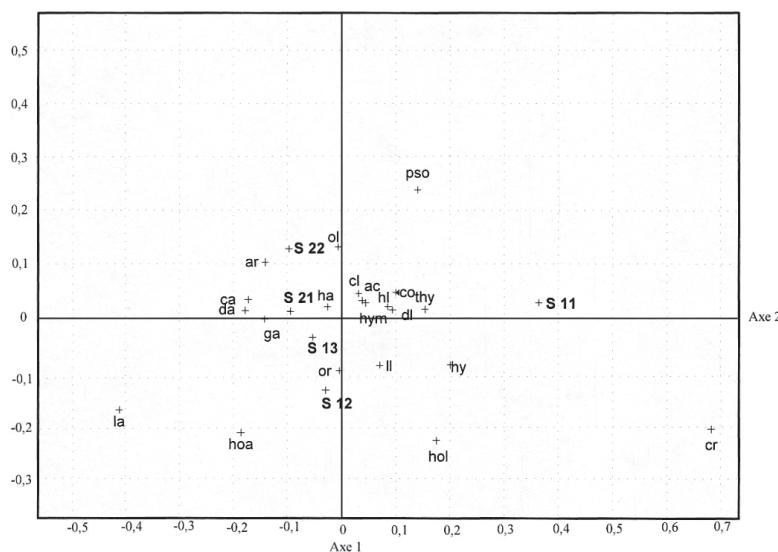


Figure 4. Analyse factorielle de correspondance des peuplements au cours de la période 1987-88 (21 groupes taxonomiques en ligne et cinq stations en colonne : S11, S12, S13, S21, S22).

Représentation sur axes 1 et 2. Chaque abréviation correspond à un groupe taxonomique : (ac) Acariens; (ar) Aranéides; (cl - ca) larves et adultes de Coléoptères; (co) Collemboles; (cr) Décapodes *Carcinus*; (dl - da) larves et adultes de Diptères; (ga) autres Gastéropodes; (hl - ha) larves et adultes d'Hémiptères; (hol - hoa) larves et adultes d'Homoptères; (hy) Gastéropodes *Hydrobia*; (hym) Hyménoptères; (ll - la) larves et adultes de Lépidoptères; (oln) Oligochètes -Nématodes; (or) Amphipodes *Orchestia*; (pso) Psocoptères; (thy) Thysanoptères.

Figure 4. Multivariate analysis of twenty one taxonomic groups during 1987-1988 (in lines), in the five stations : S11, S12, S13 and S21, S22 (in columns).

Representation on the axis 1 and 2. Each abbreviation represents a taxonomic group : (ac) Acarians; (ar) Araneids; (cl - ca) Coleoptera larvae and adults; (co) Collembola; (cr) Decapoda *Carcinus*; (dl - da) Diptera larvae and adults; (ga) other Gastropoda; (hl - ha) Hemiptera larvae and adults; (hol - hoa) Homoptera larvae and adults; (hy) Gastropoda *Hydrobia*; (hym) Hymenoptera; (ll - la) Lepidoptera larvae and adults; (oln) Oligochaeta-Nematoda; (or) Amphipoda *Orchestia*; (pso) Psocoptera; (thy) Thysanoptera.

surtout de grande taille, sont bien représentés (Lycosidae, Carabidae, Staphylinidae).

Dans le site II, *Hydrobia ulvae* reste toujours dominant (essentiellement dans S21), mais les Diptères détritivores jouent un rôle non négligeable face aux Acariens Oribates, aux Collemboles et Scarabeidae coprophages (*Aphodius ater*, *Ontophagus* sp.), aux Cicadellidae et Diptères phytophages ; quant aux prédateurs, ce sont surtout les petites espèces qui sont les mieux représentées, comme les Araignées Linyphiidae, les Hémiptères Saldidae, les Coléoptères Coccinellidae et les Acariens Gamasidae (prédateurs de parasites). Ainsi, on constate des modifications des constituants trophiques entre les deux sites parallèlement aux différences faunistiques et numériques (voir également les résultats de Dijkema et al., 1984, sur une étude des prés-salés de Hollande).

C – Analyse factorielle et temporelle des peuplements

A partir de l'analyse factorielle de correspondance (voir Méthodes et Fig. 4), en ne considérant que le plan des axes 1 - 2 (69,4 % de l'inertie sur l'axe 1 et 20,2 % sur l'axe 2) nous obtenons :

- deux groupes opposés caractérisant le premier axe avec le Décapode *Carcinus* sur la partie positive et les Lépidoptères adultes sur la partie négative ; d'autres groupes leur sont associés, notamment le Gastéropode marin *Hydrobia* et les Insectes Thysanoptères du côté positif et les Diptères adultes du côté négatif. Cet axe 1 pourrait représenter le facteur "influence marine et continentale" corrélé avec le gradient hydrique qui décroît vers la partie négative de l'axe, en relation avec la sécheresse de l'environnement. La position des Thysanoptères peut sembler anormale mais rappelons que ces insectes qui recherchent l'humidité et les embruns, peuvent être présents dans des micro-habitats de type alvéolaire (population abondante en S11). Les stations S11 et S21 caractérisent cet axe, soulignant l'influence marine (salinité, fréquence immersion-émergence) encore déterminante dans le peuplement de ces zones halophiles.

- plusieurs groupes sont liés à l'axe 2, allant des Homoptères adultes et larves (côté négatif) aux Oligochètes et Psocoptères (côté positif) en passant successivement par les Lépidoptères, le Crustacé *Orchestia* et les Aranéides. Cet axe pourrait être interprété comme le facteur "substrat" (au sens large) intervenant dans les différents types d'habitats des espèces. Il concerne, soit la végétation sur laquelle les espèces vivent en permanence ou temporairement, soit le sédiment où les espèces vivent de manière endogée, soit la litière de détritus où la localisation des espèces est essentiellement épigée. Les stations S12 et S22 caractérisent cet axe soulignant les habitats continentaux dominants, avec une couverture à *Obione* remplacée par *Puccinellia*, associée à une litière dégradée rappelant une couche d'humus.

Ainsi, un gradient "influence marine à continentale" lié à un gradient hydrique et à différents types d'habitats contrôlent principalement la distribution des espèces. A partir de la méthode des polygones inscrits (Fig. 5) basée sur la figuration des liens calculés par le coefficient de rang de Spearmann, les diagrammes obtenus montrent :

- un peuplement global dans l'ensemble des stations des sites I (non pâtré) et II (pâtré) sans cycle saisonnier apparent ;

Tableau 4. Quelques exemples de richesse spécifique et densité dans divers milieux halophiles.
Table. 4 Examples of specific richness and density in various halophile areas.

Espèces communes des zones halophiles	Baie de Somme	Autres écosystèmes
Mollusques Gastéropodes <i>Hydrobia ulvae</i> <i>Assiminea grayana</i>	280-320 individus m ⁻² 5-10 individus m ⁻²	Arcachon : 16000 individus m ⁻² Bas Escault : 20000 individus m ⁻² (Belgique)
Crustacés Amphipodes <i>Orchestia gammarella</i>	Absent	Commun aux schorres Mer du Nord jusqu'à Atlantique Sud
Crustacé Isopodes Oniscoïdes : <i>Halophiloscia couchi</i> <i>Tylos sardous</i> - <i>Porcellio scaber</i> <i>P. lamellatus</i> ...	Absents (<i>Porcellio scaber</i> existe en Baie d'Authie et Canche près de la Baie de Somme)	Île de Terschelling : > 500 individus m ⁻² (Pays Bas) Mont-Saint-Michel : 800 individus m ⁻²
Araignées <i>Erigone dentipalpus</i> <i>Pardosa purbeckensis</i> ...	9 espèces trouvées	Mont-Saint-Michel : 4 espèces Arcachon : 6 espèces Bou Regreg (Maroc) : 10 espèces
Insectes Collemboles	10 espèces avec densités importantes (10 ⁴ individus m ⁻²)	Severn (Grande Bretagne) : 7 espèces Mont-Saint-Michel : 36 espèces Arcachon : 19 espèces Bou Regreg : 16 espèces
Insectes Coléoptères <i>Cillenus lateralis</i> <i>Dicheirotrichus gustavii</i> <i>Dyschirius salinus</i> <i>Pogonus chalceus</i> <i>Tachys scutellaris</i>	18 espèces	Arcachon : 5 espèces Bou Regreg : 10 espèces avec densités moindres qu'en Baie de Somme.
		Île de Terschelling : 57 espèces Severn : 54 espèces Mont-Saint-Michel : 38 espèces Bou Regreg : 72 espèces

Références : Île de Terschelling (Van Herdt & Bongers, 1967) - Estuaire du Bas Escault (Leloup & Konietzko, 1956) - Estuaire de la Severn (Little et al., 1988) - Baie du Mont-Saint-Michel (Fouillet, 1986) - Baie d'Arcachon (Amanieu, 1967) - Estuaire du Bou Regreg (Elkaïm, 1974).

- l'absence quasi totale de liens entre les divers prélèvements des stations S11 et S13, traduisant une variation importante de leur peuplement au cours du temps ;
- le nombre de liens de plus en plus élevé dans les stations S12, S21 et S22, reflétant une stabilité croissante du peuplement.

Discussion

Comparaison du peuplement des zones halophiles de la Baie de Somme avec les peuplements d'autres zones halophiles (Mer du nord – Manche – Atlantique).

Les prélèvements de la faune, effectués à l'aide de quatre méthodes quantitatives (Aspirateur - Berlèse - Carottier -

Filet Fauchoir), ont permis une étude représentative de la zoocénose (faune épigée et endogée, faune vagile et liée aux macrophytes).

La faune récoltée sur les schorres, côté sud de la Baie de Somme, a permis de recenser 96 espèces majoritairement d'origine continentale : 91 espèces et 96,5 % des effectifs (Halophiles bien représentés avec 16 espèces) appartiennent aux Arthropodes dont 70 espèces et 53,6 % des effectifs sont des insectes. Dans ce type de milieux halophiles (schorres, sansouires, prés-salés, herbus, prairies halophiles) la dominance est souvent assurée par les Coléoptères (Carabidae et Trechidae en particulier) et par les Araignées (Lycosidae notamment). Une telle dominance "Araignées et Coléoptères", sur le plan de la richesse spécifique et de la biomasse est souvent observée (Bigot & Gautier, 1981) par

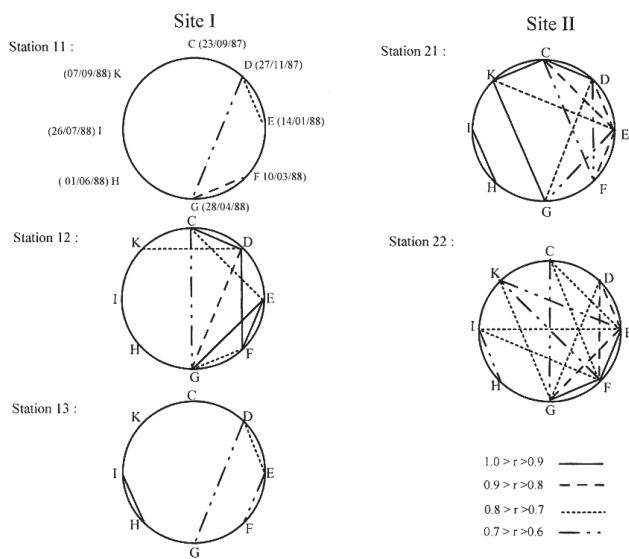


Figure 5. Représentation des corrélations entre les peuplements recensés au cours des huit échantillonnages (séries C à K) durant la période 1987-88 dans les sites I et II.

Figure 5. Correlations between the communities in the eight sampling fields (C to K) during 1987 and 1988, in the sites I and II.

exemple en Camargue, Baies d'Arcachon et du Mont-Saint-Michel. Cette dominance peut varier en fonction de la localisation géographique, de la position topographique, voire du type de végétation (voir divers exemples à ce sujet, en Europe et aux Etats Unis, dans les travaux de Fouillet, 1986).

Dans le cadre de notre étude, ce sont les Coléoptères (Carabidae et Trechidae) et les Diptères qui sont majoritaires au niveau du nombre des espèces, tandis que sur le plan numérique ce sont les Acariens et les Collemboles qui sont dominants. A l'inverse, on notera une faible représentation spécifique des Crustacés, des Mollusques, des Vers et une faible représentation numérique des Psocoptères, des Lépidoptères et l'absence des Orthoptères.

On retrouve dans le peuplement des schorres de la Baie de Somme les mêmes caractères que ceux d'autres communautés de milieux salés humides, par exemple l'halophilie d'un certain nombre d'espèces, la spécificité de cette faune proche de celle des communautés localisées dans différents écosystèmes halophiles, la mobilité et la variabilité importante du peuplement, le même comportement des espèces halophiles vis-à-vis de l'immersion (voir Healy, 1975 ; Gauthier, 1979; Daiber, 1982).

Toutefois, on n'observe pas au niveau du peuplement des schorres de la Baie de Somme, l'ensemble du déroulement habituel du cycle de vie du peuplement de ces milieux, notamment l'existence d'un minimum des effectifs durant la saison froide (décembre à février) à l'opposé d'un maxi-

mum des effectifs de juin à septembre, ce maximum étant bien présent dans notre étude (voir Fig. 2). De plus, l'étude des corrélations des relevés de peuplement au cours de l'année, ne montre pas de rythme saisonnier du peuplement dans les deux sites, soulignant également la variabilité du cycle en liaison avec celle des facteurs "Marée" (salinité - fréquence d'immersion-émersion) et "Continentalité".

La richesse spécifique et la densité des groupes taxonomiques caractéristiques des schorres de la Baie de Somme apparaissent plus faibles, à l'exception des Acariens et des Collemboles, si on les compare à d'autres écosystèmes de même type mais géographiquement distants, localisés en Mer du Nord, Manche et Atlantique (Tableau 4). Même si la surface étudiée en Baie de Somme, relativement homogène, est limitée, les prélèvements quantitatifs et qualitatifs sur d'autres schorres de la Baie ont confirmé la relative pauvreté des peuplements. Cette pauvreté pourrait être la conséquence des travaux de construction de digues qui ont lieu depuis plus d'un siècle, la dernière digue construite en 1967 étant la digue submersible qui canalise la Somme. Ces aménagements ont empêché une évolution naturelle des schorres et l'installation d'une faune typique, en perturbant l'arrivée d'apports extérieurs venant de baies voisines.

La présence et la répartition de ces peuplements d'invertébrés dans les sites I et II sont sous la dépendance des influences marine et continentale qui interviennent dans les divers habitats et plus précisément de la salinité, de la fréquence d'immersion – émersion, du bilan hydrique global et de la qualité du substrat (voir analyse factorielle de correspondance). Divers chercheurs ont essayé de caractériser quantitativement les rapports entre la localisation des espèces et ces divers facteurs, notamment la salinité du sol et le bilan hydrique (degré d'imbibition). Si pour les plantes halophiles les résultats observés justifient des rapports souvent dépendants (voir Adam, 1990), il est plus difficile de mettre en évidence de tels faits pour la faune de ces schorres, notamment pour la salinité. Les gammes de salinité restent en effet assez larges : *Orchestia gammarella* (Talitridae) peut se trouver dans des prairies humides de la Baie du Mont-Saint-Michel, comme certains Talitridae des milieux terrestres du pourtour du Pacifique (Duncan, 1969); *Pogonus chalceus* et *Emphanes normannus* sont également présents dans des sols ayant une salinité de 10 à 50 g kg⁻¹ de sédiment (résultats non publiés). Bien que cette faune halophile soit liée à des valeurs largement variables de la salinité, elle est tout à fait spécifique des milieux salés. En revanche, la faune de surface dépend étroitement du facteur hydrique c'est-à-dire des conditions climatiques et de la fréquence des immersions. Ainsi, des gammes de valeurs d'humidité des sols ont été données pour les Amphipodes et les Carabidae (Fouillet, 1986), soulignant une meilleure discrimination du facteur hydrique.

Comparaison des peuplements des zones non pâturee (site I) et pâturee (site II) de la Baie de Somme.

Dans les résultats exposés précédemment, nous avons trouvé entre les peuplements des deux sites quelques différences dans la composition générale spécifique (corrélation du coefficient de point non significatif) et numérique (test U indiquant une différence significative des abondances au cours du temps), avec une richesse et une abondance plus élevées dans le site II pâtré. Il est intéressant d'analyser plus en détail ces différences faunistiques, en abordant le problème de leur stabilité liée éventuellement au pacage des animaux. L'étude des corrélations entre les prélèvements effectués dans les stations de ces deux sites a en effet montré des différences plus ou moins marquées dans l'évolution des valeurs des indices selon les stations de ces sites.

Le pacage qui se traduit entre autre par le piétinement et le broutage par les troupeaux d'ovins et de bovins, a un impact sur la végétation; ainsi l'obione à tige ligneuse est particulièrement touchée, remplacée par la puccinellie dont les tiges rampantes sont plus ou moins enterrées sous les dépôts de tangue lors des grandes marées ; ce type de succession d'espèces lié à un facteur perturbant a été observé dans les zones halophiles de l'estuaire de l'Escault (Beefting, 1979). Il y a d'autre part un dépôt de matière organique sous forme de féces formant une couche rappelant l'humus. Le phénomène a été également observé sur les schorres de la côte ouest du Jutland au Danemark (Jensen, 1985).

Cet ensemble de transformations est visible sur le site II surtout à la station S22. On peut penser que l'ensemble des actions de pâturage dans le site II a des conséquences globales favorables sur la richesse spécifique, avec l'apparition d'un "pseudo humus" qui fixe un certain nombre de représentants de groupes taxonomiques comme divers saprophages (larves de Diptères) ou coprophages (Coléoptères Scarabeidae et Aphidiidae). En outre, dans le site II on constate plus nettement encore une abondance globale et moyenne plus élevées, ainsi qu'une richesse spécifique des groupes taxonomiques ; de plus, une corrélation plus grande apparaît entre les différents prélèvements mensuels dans les stations 1 et 2, reflétant une meilleure stabilité du peuplement (voir indices de corrélation dans la figure 5). Cette abondance plus forte est particulièrement nette chez les Acariens et les Collemboles (ces derniers étant des espèces euédaphiques vivant dans le substrat), dont la densité de l'ordre de 10^4 individus m^{-2} est voisine de celle observée dans les milieux continentaux humides (Pichard et al., 1989). Le site I apparaît plus morcelé avec un peuplement plus instable, même dans la station 12 qui montre pourtant une meilleure structure parallèlement à une végétation plus uniforme d'obione. Les différences entre site I et II sont bien illustrées par les stations opposées S11 plus marine et

S22 plus continentale, dont les peuplements de transition caractérisent ces stations (une classification ascendante hiérarchique, non exposée ici, montrait une opposition très nette entre ces deux stations).

D'autres actions du pacage peuvent être également évoquées, comme celle de la modification du milieu végétal ou le tassement du sol. Dans le premier des cas, cette action peut entraîner, voire accélérer l'uniformisation de la végétation (*Puccinellia* pratiquement exclusive) avec comme conséquence un changement de la faune, par exemple les phytophages Cucujionidae disparaissant au profit des Cicadellidae ; pendant certaines périodes le pacage peut modifier la densité du couvert végétal, ce qui entraîne un microclimat plus variable au niveau de la végétation et donc du peuplement qui s'y localise. Dans le cas du tassement du sol, les espèces épigées semblent être favorisées, notamment les espèces vagiles prédatrices, de petite taille, comme les Aranéides Erigonidae, les Hétéroptères Saldidae et les Coléoptères Coccinellidae. A l'opposé, on remarquera que dans le site II des espèces comme les Crustacés *Orchestia gammarella* détritivore, ou *Carcinus maenas* nécrophage sont moins abondantes que dans le site I, tandis que le brouisseur *Hydrobia ulvae* reste aussi abondant.

De telles différences spécifiques et numériques de la faune dans ces deux sites, sont associées à une modification des constituants des chaînes trophiques, constituants plus nombreux dans le site II que dans le site I, comme cela est le cas dans les hauts niveaux des prés-salés de Hollande, comparés aux bas et moyens niveaux (voir Dijkema 1984 ou Dijkema et al., 1984). Si les détritivores sont bien représentés, voire dominants dans les chaînes trophiques caractérisant ce type d'écosystème, sur le plan des transferts de flux d'énergie leur plus forte biomasse, représentée surtout par *Orchestia gammarella* comme dans les prés-salés de la Baie du Mont-Saint-Michel (Fouillet, 1986), se localise préférentiellement vers les niveaux inférieur et moyen du schorre, notamment dans le site I. Il est intéressant de noter, dans ces stations de bordure, l'abondance plus élevée de matière organique détritique donnant dans ce schorre sud des valeurs de production en poids sec de 1090 g m^{-2} (*Spartina*), 805 g m^{-2} (*Salicornia*), 400 g m^{-2} (*Obione*) et 300 g m^{-2} (*Puccinellia*), valeurs cependant inférieures à celles trouvées sur les zones halophiles de l'Escault (Groenendijk et al., 1987).

Globalement, le site II pâtré ne semble pas être défavorisé comme on pourrait le penser a priori; le pacage d'animaux semble au contraire être bénéfique pour ce site, tant en ce qui concerne la richesse spécifique que l'abondance numérique et la stabilité du peuplement. En outre, les chaînes trophiques détritivores, bien que modifiées, restent bien diversifiées et la biomasse de leurs principaux constituants reste élevée, même si certains détritivores comme *Orchestia gammarella* ne sont plus représentés par de fortes populations.

Conclusion

Cette première approche (de septembre 1987 à septembre 1988) de l'étude des schorres du Sud de la Baie de Somme montre que les mollières, zones de transition, sont occupées par un peuplement spécifique d'interface. La biodiversité y est faible et un certain nombre d'espèces caractéristiques des schorres sont absentes dans les mollières. Il semble que ce peuplement décrit souvent comme "fermé", c'est-à-dire constitué dans sa quasi totalité d'espèces localisées au bord des eaux (voir Bigot et Gauthier, 1981), reste encore "ouvert" c'est-à-dire recevant des espèces des milieux voisins.

En accord avec Gehu (1975), nous ne pouvons que "regretter les conditions antérieures qui devaient être exceptionnelles". La construction de digues, depuis plus d'un siècle, en réduisant l'extension de la Baie a sans aucun doute perturbé l'installation d'une faune typique et a eu également pour conséquence une action importante des courants et du transport des sédiments. Cette dynamique hydro-sédimentaire a influé très rapidement sur l'évolution des schorres de la Baie.

La poldérisation récente, la diminution des aménagements et l'apport de matière organique devraient permettre une colonisation plus importante de cet écosystème par les espèces habituelles des milieux halophiles. Aussi envisageons-nous un suivi de ces milieux pour compléter cette première approche et permettre d'apprécier les conséquences des modifications des facteurs du milieu sur les changements éventuels du peuplement d'invertébrés.

Remerciements

Les auteurs remercient Monsieur Pichard, ancien Assistant au Laboratoire d'Hydrobiologie, pour son aide importante dans les campagnes de prélèvements sur le terrain. Ils remercient également Madame Mahet, technicienne au laboratoire, pour la saisie du texte sur ordinateur, et Monsieur Duchiron pour la réalisation des figures.

Références

- Adam P. 1990.** *Saltmarsh Ecology*. (R.S.K. Barns, H.J. Birks, E.F. Connor, J.L. Harper & R.T. Paine eds) Cambridge University Press. 460 pp.
- Amanieu M. 1967.** Recherches écologiques sur les faunes des plages abritées et des étangs saumâtres de la région d'Arcachon. *Thèse de Doctorat, Faculté des Sciences de Bordeaux*. 270 pp.
- Beaufort W.G. 1979.** The structure of salt marshes communities in relation to environmental disturbances. In : *Ecological processes in coastal environments* (R. L. Jefferies & A.J. Davy eds), pp. 79-93. Blackwell, Oxford.
- Bigot L. 1971.** Ecologie des milieux salés : Camargue. *Bulletin de la Société d'Ecologie* II, 2-3 : 99-121.
- Bigot L. & Gauthier G. 1981.** Originalité et intérêt écologique de la communauté ripicole et pélophile de surface. *Bulletin du Muséum Naturel de Marseille*, 41 : 13-30.
- Bonnet L. 1964.** Le peuplement thécamoebien des sols. *Revue d'Ecologie et Biologie du Sol*, 1 : 123-408.
- Cameron G.N. 1972.** Analysis of insect trophic diversity in two salt marsh communities. *Ecology*, 53 : 58-78.
- Chapman V.J. 1977.** *Wet Coastal Ecosystems* (Chapman ed). Elsevier: Amsterdam. 301 pp.
- Daget J. 1976.** *Les modèles mathématiques en écologie* (Masson ed), Paris. 172 pp.
- Daiber F.C. 1982.** *Animals of the Tidal Marsh* (Van Nostrand Reinhold Co ed) New York and London. 285 pp.
- Dijkema K.S. 1984.** Western European salt marshes. In : *Salt Marshes in Europe*. European Committee for the Conservation of Nature and Natural Resources (K.S. Dykema ed), pp. 82-103. Strasbourg.
- Dijkema K.S., Beaufort W.G., Doody J.P., Gehu J.M. & Heymann B. 1984.** La végétation halophile des prés-salés. In : *Salt Marshes in Europe*. European Committee for the Conservation of Nature and Natural Resources (K.S. Dykema ed), pp. 152-206. Strasbourg.
- Duncan K.W. 1969.** The ecology of two species of terrestrial Amphipoda (Crustacea : Family of Talitridae) living in waste grassland. *Pedobiologia*, 9 : 323-341.
- Dupont J.P. 1981.** Les séquences biosédimentaires de la Baie de Somme. *Actes du Muséum de Rouen*, 3 : 62, 107.
- Elkaïm B. 1974.** Contribution à l'étude d'un estuaire atlantique marocain : l'estuaire du Bou Regreg. *Thèse de Doctorat d'Etat de la Faculté des Sciences de Bordeaux I* [2 parties : 1(339 pp.), 2(342 pp.)].
- Elkaïm B. 1977.** Bionomie et écologie des peuplements des substrats meubles d'un estuaire atlantique marocain : l'estuaire du Bou Regreg. III : Unités indicatrices supralittorales ou en position supralittorale. *Vie et Milieu*, 27(1), série B, 27-83.
- Fouillet PH. 1986.** Evolution des peuplements d'arthropodes des schorres de la Baie du Mont-Saint-Michel. *Thèse de Doctorat 3^e cycle (écologie) Université Rennes I*. 330 pp.
- Frontier S. 1983.** *Stratégies d'échantillonnage en écologie*. Collection d'Ecologie. Masson - Presses de l'Université de Laval, 494 pp.
- Gauthier G. 1979.** Etude écologique des communautés de Tréchidés des bords d'étangs en Camargue laguno-marine. I. Le milieu et la faune (composition, structure et dynamique). *Bulletin d'Ecologie*, 10 : 181-202.
- Gehu 1975.** Données sur la végétation des prés-salés de la Baie de Somme. In : *Les végétations des vases salées - Colloque phytosociologique Lille 1975* (Strauss et Kramer eds), pp.197-225.
- Groenendijk A.M. & Vink-Lievaart M.A. 1987.** Primary production and biomass on a Dutch salt marsh : emphasis on the below ground component. *Vegetatio*, 70 : 21-27.
- Healy B. 1975.** Fauna of the salt marsh. *Northern Bulletin Island, Dublin Prago R.I.A.* 75 : 225-244.
- Jeffries R.L. & Davy A.J. 1977.** *Ecological processes in coastal environment*. Blackwell Scientific Publications (Jeffries & Davy eds), 310 pp.

- Jensen A. 1985.** The effect of cattle and sheep grazing on salt marsh vegetation at Skallingen, Denmark. *Vegetatio*, **60** : 37-48
- Leloup E. & Konietzko B. 1956.** Recherches biologiques sur les eaux saumâtres du Bas Escault. *Mémoires de l'Institut des Sciences Naturelles - Belgique*, 132 pp.
- Lefeuvre J.C., Bertru G., Burel F., Brient L., Creach V., Guene Y., Levasseur J., Mariotti A., Radureau A., Retière C., Savoure B. & Troccaz O. 1994.** Comparative studies on salt-marshes processes : Mont-Saint-Michel Bay, a multidisciplinary study. In : *Global Wetlands. Old Word and new* (W.J. Mitsch ed), pp. 215-234. Elsevier : Amsterdam. 950 pp.
- Little C., Payne R.M., Aaldhous P. & Scott P. 1988.** The insect fauna of salt marshes in the Severn estuary : a preliminary survey. *Entomologist's gazette*, **39** : 235-246.
- Loquet N., Rybarczyk H. & Elkaïm B. 2000.** Echanges de sels nutritifs entre la zone côtière et un système estuarien intertidal : la Baie de Somme (Manche, France). Principaux processus biogéochimiques. *Oceanologica Acta*, **23 (1)** : 47-64.
- Pichard S., Massoud Z. & Elkaïm B. 1989.** Ecologie des peuplements de collemboles de quelques mares et de leurs abords en Région parisienne. *Revue d'Ecologie et de Biologie du sol*, **26 (4)** : 451-472.
- Pomeroy L.R. & Weigert R.G. 1981.** *The Ecology of the Salt Marsh* (Pomeroy & Weigert eds). New York - Springer Verlag. 217 pp.
- Ranwell D.S. 1975.** *Ecology of salt marshes and sand dunes*. (Chapman & Hall eds) London. 258 pp.
- Rietsma C.S., Valiela I. & Sylvester-Serianni 1982.** Food preference of dominance salt marshes herbivores and detritivores. *Marine Ecology*, **3** : 179-189.
- Van Heerdt P.F., Bongers W. 1967** - A biocenological investigation of salt marshes on the south coast of the isle Terschelling. *Tijdschrift voor Entomologist*, **110** : 107-131.
- Vince S.W., Valiela I. & Teal J.M. 1981.** An experimental study of the structure of herbivorous communities in a salt marsh. *Ecology*, **62** : 1662-1678.

Annexe 1

A. Liste des espèces⁴ recensées dans les zones halophiles de la Baie de Somme (96 espèces)

Nématodes (1) sp. 1

Oligochètes (1)
Enchytraeidae : sp.1

Mollusques Gastéropodes (2)		
Prosobranches		
Hydrobiidae :	<i>Hydrobia ulvae</i> Pennant	♂
Pulmonés		
Assimineidae :	<i>Assiminea grayana</i> Leach	♂
Crustacés (3)		
Amphipodes :	<i>Orchestia gammarella</i> (Pallas)	♂
Isopodes :	<i>Sphaeroma rugicauda</i> Leach	
	(1 individu trouvé dans	
	1 prélèvement)	♂
Décapodes :	<i>Carcinus maenas</i> Linné	♂
Araneides (9)		
Clubionidae :	<i>Clubiona subtilis</i> Koch	
Lycosidae :	<i>Pardosa purbeckensis</i> Cambridge	
	F.O.P. = <i>Pardosa agrestis</i> (Westring)	♂
	<i>Arctosa fulvo-lineata</i> (Lucas)	
Linyphiidae :	<i>Oedothorax fuscus</i> (Blackwall)	
	<i>Erigone dentipalpis</i> (Wider)	♂
	<i>Erigone longipalpis</i> Sundevall	♂
	<i>Erigone atra</i> (Blackwall)	
	<i>Lepthypantes tenuis</i> (Blackwall)	
Theridiidae :	<i>Enoplognatha mordax</i> (Thorell)	++
Acariens (10)		
Gamasidae	sp.1 à sp. 4	
Oribatidae	sp. 5 à sp. 6	
Thrombiidae	sp. 7 à sp. 10	
Insectes (70)		
Collemboles (10)		
Entomobryidae	<i>Entomobrya</i> sp.	
Hypogastruridae	<i>Willemia</i> sp.	
Isotomidae	<i>Archisotoma pulchella</i> (Monier)	+
	<i>Isotoma maritima</i> (Tullberg)	♂
	<i>Isotomorus palustris</i> (Müller)	
Onychiuridae	<i>Onychiurus</i> sp.	
	<i>Tullbergia krausbaueri</i> (Börner)	
Neanuridae	<i>Anurida maritima</i> (Guérin)	♂
	<i>Frisea mirabilis</i> (Tullberg)	
Sminthuridae	<i>Sminthurus</i> sp.	
Coléoptères (18)		
Harpalidae	<i>Dicheirotrichus gustavii</i> Cratch	♂
Pterostichidae	<i>Lagarus</i> sp.	
Scaritidae	<i>Dyschirius salinus</i> (Schaum)	♂
Trechidae	<i>Emphanes normannus</i> (Dejean)	♂

4. - le symbole sp. signifie que l'espèce n'est pas déterminée.

- Le nombre d'espèces des groupes taxonomiques figure entre parenthèses.
- le symbole ♂ signifie "espèce halophile ou marine".
- les symboles + et ++ signifient respectivement exclusif des sites I et II.

