

LA MACROFAUNE BENTHIQUE DES VASIÈRES DU BASSIN ORIENTAL DU GOLFE DE MORBIHAN

par

Pierre Denis

Station de Biologie Marine, île de Bailleron, F 56860 Séné

Résumé

La partie orientale du Golfe du Morbihan (littoral Sud de la Bretagne) se distingue par la présence de vastes vasières intertidales à granulométrie fine. Elles se définissent, bionomiquement, par un peuplement benthique caractérisé par *Abra ovata*, *Loripes lucinalis*, *Nephthys hombergii*, *Melinna palmata* et *Leptosynapta inhaerens*. Localement, la structure de ce peuplement se modifie en réponse à des modifications des paramètres du milieu et l'on observe alors la prolifération d'espèces particulières. La répartition des espèces infralittoriales se prolonge dans l'étage médiolittoral, grâce à la forte teneur en eau du sédiment. La richesse spécifique de ces vasières intertidales, supérieure à celle des vasières de l'étage infralittoral, est associée à une densité moyenne et à une biomasse moyenne élevées ; la diversité spécifique est alors comprise entre 3 et 4 Bits (indice de Shannon).

Introduction

Les vasières intertidales du bassin oriental du Golfe du Morbihan (littoral Sud de la Bretagne) s'étendent sur une superficie de 43 km² et sont, en grande partie, recouvertes d'herbiers de zostères : *Zostera noltii*, Hornem et *Z. marina*, L. (Denis, 1979, 1980a-b, Denis et Mahéo, à paraître). Le sédiment, fortement imbibé d'eau, présente une granulométrie très fine ($\phi = 5,5$). Dans le Golfe du Morbihan, la température de l'eau de mer oscille entre 5-6 °C et 19-20 °C selon les saisons, alors que la salinité montre une évolution annuelle cyclique entre 25-30 et 35-36 p. 1 000 (Denis, 1978).

Les peuplements macrofauniques de la partie orientale du Golfe du Morbihan ont déjà fait l'objet d'études (Glémarec, 1964) étendues ensuite à l'ensemble du Golfe (Glémarec, 1976). L'objectif de cette étude est de décrire les unités de peuplements intertidales que cet auteur n'avait pratiquement pas abordées et qui ont déjà fait l'objet d'un travail préliminaire (Denis, 1978).

Méthodologie

La vasière de l'île Bailleron, d'une superficie de 1,4 km², presque entièrement située sous le niveau de la mi-marée, a été systématiquement échantillonnée dans 36 stations définies à partir d'un maillage de base de 200 mètres. L'acquisition des données, menées à basse

mer, nécessitait le prélèvement d'un volume minimal de sept carottes parallépipédiques de $0,10 \times 0,10 \times 0,30$ mètre, à chaque station. Dix stations supplémentaires, situées en zone non exondable et en continuité directe avec la vasière intertidale ont été échantillonnées à l'aide d'une benne 'Orange-Peel'; deux prélèvements de $0,14 \text{ m}^2$ chacun étaient alors nécessaires (Fig. 1).

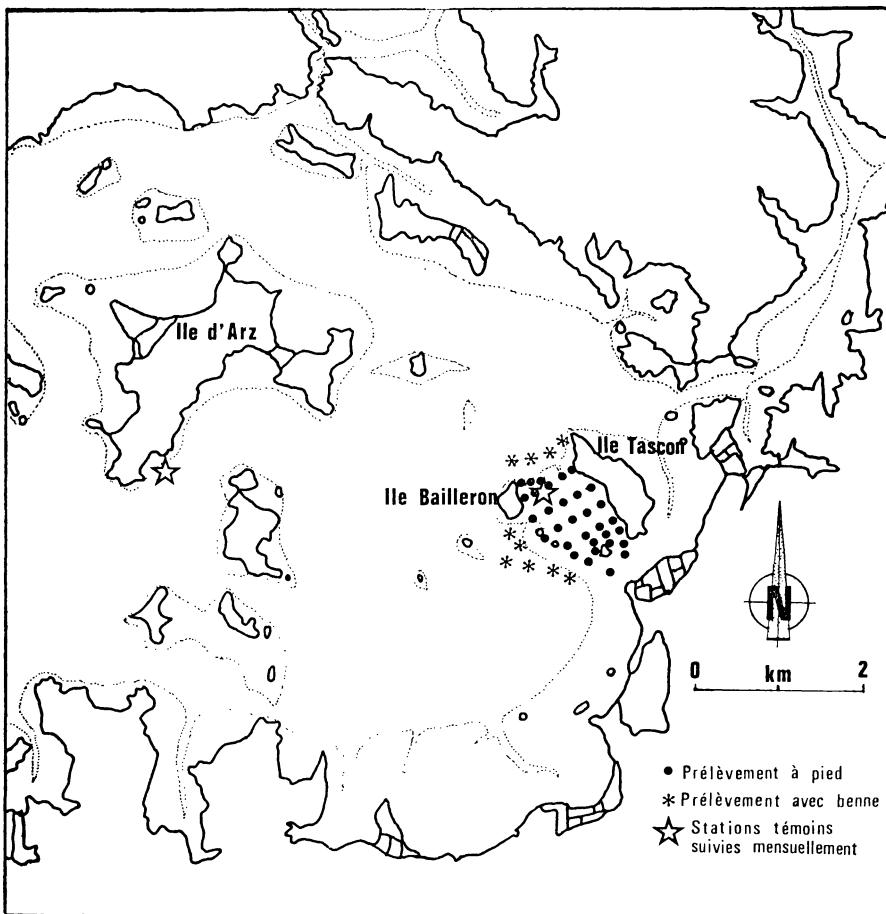


FIG. 1.

Carte du Bassin Oriental du Golfe du Morbihan, avec indication de l'emplacement des stations et de la limite moyenne des basses mers (en pointillé).

L'évolution annuelle de la macrofaune benthique a été suivie dans une station témoin de cette vasière où l'herbier intertidal à *Zostera marina* (forme annuelle) découvre en moyenne 2 h 30 à 3 h à chaque basse mer. Une comparaison a pu être menée avec les peuplements benthiques d'une vasière de l'étage infralittoral, recouverte d'un herbier de *Z. marina* (forme pérennante), situé le long du littoral Est de l'île d'Arz, à 2,5 mètres sous le niveau moyen des basses mers (Fig. 1); l'échantillonnage a alors été effectué, en plongée, dans trois cadres de $1/16 \text{ m}^2$ chacun (Fig. 1).

Le prélèvement, tamisé sur 0,5 mm de vide de maille, était ensuite fixé au formol à 10 p. 100. Après le tri, tous les individus étaient identifiés et dénombrés. Ils étaient ensuite pesés avec une précision de 0,1 mg, après décalcification et séchage jusqu'à poids constant. Les biomasses sont exprimées en grammes de poids sec par m² (g P.S. m⁻²).

Les données brutes issues de l'échantillonnage sont ensuite classées dans une matrice de corrélation utilisant le coefficient de Bravais-Pearson (Daget, 1976) qui permet une approche analytique de la biocoenose.

MISE EN ÉVIDENCE DES PEUPLEMENTS

1. - Le peuplement de base

La macrofaune benthique de la vasière de l'île Bailleron comprend globalement 118 espèces recensées dont 38 Annélides, 30 Crustacés, 2 Echinodermes, 1 Phoronidien, 1 Sipunculien et 14 espèces diverses. En moyenne, la densité est de 3 781 individus.m⁻² et la biomasse de 21,86 g P.S. m⁻².

Neuf espèces, présentes dans chaque station avec un indice de fréquence (au sens de Prenant, 1927) compris entre 51 et 100 p. 100, définissent le peuplement de base de cette vasière : *Abra ovata*, *Loripes lucinalis*, *Nephthys hombergii*, *Melinna palmata*, *Clymene oerstedi*, *Leptosynapta inhaerens*, *Oligochaeta* spp., *Rissoa membranacea* et *Amphipholis squamata*. Elles représentent à elles seules 53,20 p. 100 de la densité et 35,52 p. 100 de la biomasse totale. A titre de comparaison, on peut noter que, sur les vasières de l'estuaire de la Gironde, 3 espèces seulement contribuent pour 90 p. 100 de la biomasse totale (Bachelet *et al.*, 1981) et que, sur les vasières de la Mer des Waddens, cette même proportion est atteinte avec 6 espèces (Beukema, 1976). Dans le Golfe du Morbihan, en fait, la biomasse ne dépend que de quelques espèces, telles *Loripes lucinalis* et *Leptosynapta inhaerens* qui représentent respectivement 7,7 et 10,8 p. 100 du total.

Ces espèces ne sont pas toutes rencontrées exclusivement en zone intertidale mais elles caractérisent toujours des peuplements de sédiments marins littoraux (Stripp, 1969; Benkema, 1976; Viéitez, 1976; de Wilde, 1980; Lopez-Cotelo *et al.*, 1982).

2. - Les différentes expressions du peuplement de base

La matrice de corrélation individualise, au seuil de signification pour un risque de 5 p. 100, cinq unités de peuplements qui correspondent à diverses expressions de ce peuplement de base en réponse aux variations locales des paramètres du milieu et, particulièrement, du gradient bathymétrique (Fig. 2).

Ces unités de peuplements se répartissent bathymétriquement sur ces substrats vaseux depuis l'étage infralittoral non exondable jusqu'à

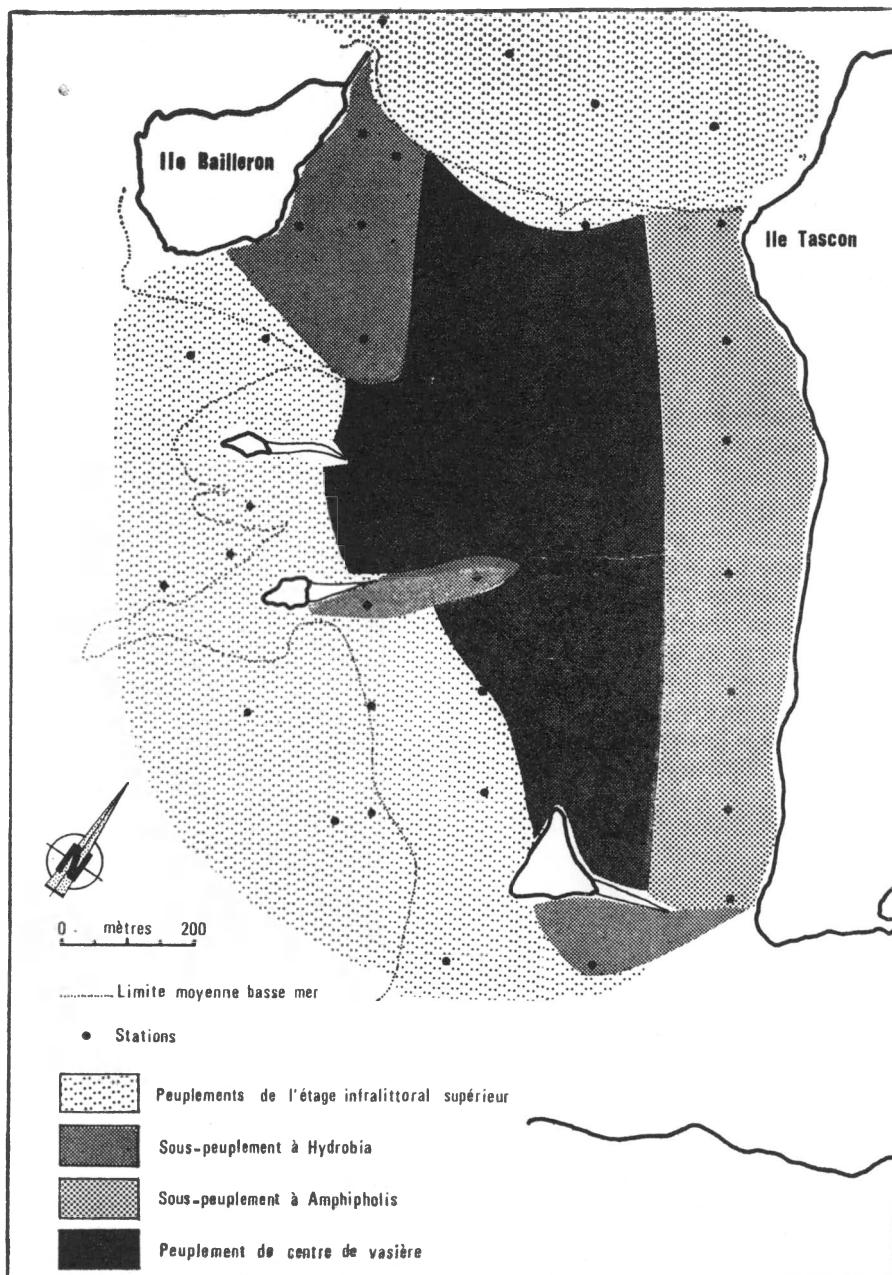


FIG. 2.

Macrofaune benthique des vasières du Bassin Oriental du Golfe du Morbihan.
Délimitation des sous-peuplements de la vasière intertidale de l'île Bailleron.

l'étage médiolittoral, la limite d'émersion restant toujours imprécise compte tenu du taux d'imbibition élevé du sédiment, de la faible pente et de son profil variable au niveau de cette limite physique.

L'utilisation de l'indice biologique de Sanders (Sanders, 1960) fournit un classement des espèces au sein de chaque unité de peuplement, permettant ainsi sa caractérisation.

a) Le peuplement de l'étage infralittoral supérieur

Deux unités de peuplements se distinguent au-dessous de l'isochrone moyen d'émersion 1 h 30.

L'abondance des Annélides Polychètes est la caractéristique essentielle de ces deux sous-unités; parmi ces derniers, citons *Melinna palmata*, *Marphysa bellii* et *Audouinia tentaculata*.

L'indice biologique de Sanders, qui met en évidence l'importance relative des densités des espèces de chaque groupe, permet de rapprocher ces unités de celles qu'a définies Glémarec (1964). Sur ces vasières, l'étage infralittoral supérieur « non exondable » se caractérise par l'abondance de *Marphysa bellii* (750 individus.m⁻²) alors que *Audouinia tentaculata*, avec 434 individus.m⁻², définit l'étage infralittoral supérieur exondable, situé entre le niveau de basse mer et l'isochrone moyen d'émission 1 h 30.

L'ordre des espèces selon l'indice de Sanders et les densités moyennes au m² sont les suivantes :

Etage Infralittoral Supérieur 'Non Exondable'	Etage Infralittoral Supérieur 'Exondable'
<i>Marphysa bellii</i> (444)	<i>Audouinia tentaculata</i> (846)
<i>Clymene oerstedi</i> (453)	<i>Nephtys hombergii</i> (190)
<i>Melinna palmata</i> (192)	<i>Rissoa membranacea</i> (463)
<i>Audouinia tentaculata</i> (197)	<i>Loripes lucinalis</i> (158)
<i>Loripes lucinalis</i> (59)	<i>Abra ovata</i> (128)
<i>Siphonocetes sabatieri</i> (21)	<i>Clymene oerstedi</i> (144)
<i>Phoronis psammophila</i> (28)	<i>Melinna palmata</i> (145)
<i>Rissoa membranacea</i> (128)	<i>Platynereis dumerilii</i> (157)
<i>Heteromastus filiformis</i> (30)	<i>Marphysa bellii</i> (101)
<i>Amphicteis gunneri</i> (54)	<i>Leptosynapta inhaerens</i> (55)

En zone subtidale, ce faciès s'installe sur un substrat vaseux fin où le taux de coquilles vides atteint néanmoins 20 à 30 p. 100 de la composition sédimentologique. Cette accumulation coquillière résulte d'actions hydrodynamiques, responsables également de la formation, à ces niveaux, de micro-falaises.

L'abondance de ces coquilles vides, notamment celles de *Rissoa membranacea* et de *Bittium reticulatum* permet le maintien de populations relativement abondantes de *Siphonocetes sabatieri*; Glémarec (1964) avait d'ailleurs noté une corrélation entre la densité de cette espèce et le taux de coquilles vides.

Au-dessus du niveau moyen de basse mer, qui correspond d'ailleurs à la limite inférieure de l'herbier intertidal à *Zostera marina*, ce peuplement évolue sensiblement vers l'unité de peuplement de l'étage infralittoral supérieur exondable. Dans certaines zones, la délimitation de ces deux étages est floue, compte tenu de l'imprécision du niveau de la basse mer (imbibition, ruissellement, flaques), notamment sur la bordure Sud-Ouest de la vasière intertidale de l'île

Bailleron. Il faut cependant noter que, outre le niveau bathymétrique légèrement plus élevé, le sédiment où s'installe ce peuplement est constitué de vase avec des particules sensiblement plus fines, sans accumulation coquillière notable.

b) Le peuplement de centre de vasière

Assez proche du peuplement de base, ce peuplement est installé sur un sédiment constitué de vase compacte plus riche en matières organiques, avec au moins 80 p. 100 de particules dont le diamètre est inférieur à 50 µm et avec au plus 20 p. 100 de débris coquilliers.

Le classement selon l'indice de Sanders est le suivant (avec densité au m⁻²) :

<i>Rissoa membranacea</i> (540)	<i>Melinna palmata</i> (152)
<i>Nephthys hombergii</i> (287)	<i>Gibbula magus</i> (85)
<i>Loripes lucinalis</i> (287)	<i>Heteromastus filiformis</i> (103)
<i>Abra ovata</i> (186)	<i>Hydrobia ulvae</i> (225)
Oligochaeta spp (226)	<i>Pygospio elegans</i> (39)

Ce peuplement qui subit une émersion moyenne à chaque cycle de marée comprise entre 1 h 30 et 4 h 30, correspond en fait à l'étage médiolittoral inférieur. Mais la différence avec les peuplements infralittoraux n'est pas nette puisque de nombreuses espèces y sont communes, notamment *Melinna palmata*, *Rissoa membranacea*, *Loripes lucinalis*. La forte teneur en eau du sédiment peut certainement être évoquée pour expliquer l'extension vers les hauts niveaux et, dans ce cas, sur presque toute l'étendue de la vasière intertidale, d'espèces d'affinités infralittoriales.

Les seules espèces de cette unité de peuplement à n'être pas rencontrées à des niveaux inférieurs sont : Oligochaeta spp, *Gibbula magus*, *Hydrobia ulvae* et *Pygospio elegans*.

Si, dans cette unité, les Annélides constituent un groupe numériquement abondant (45,39 p. 100), la part des Mollusques dans la biomasse est prépondérante (55,40 p. 100).

c) Les peuplements de l'étage médiolittoral

L'analyse coenotique a permis de distinguer deux types d'unités dans l'étage médiolittoral entre l'isochrone moyen d'émersion 4 h 30 et le haut de la slikke (limitée à l'isochrone moyen 6 h/6 h 30 par des formations de galets).

Le sous-peuplement à *Hydrobia*

Le long des côtes Ouest et Sud-Ouest des îles et des flèches sableuses des îlots, de très importantes populations d'*Hydrobia ulvae* ont observées sur un sédiment constitué de vase molle très fine, à forte teneur en matière organique provenant de l'accumulation de débris de zostères par les courants.

Dans certaines stations, les densités peuvent être considérables.

Ainsi, il a été dénombré 17 000 *Hydrobia ulvae* par m² dans une station, le long du littoral Est de l'île Bailleron, soit 94,58 p. 100 des effectifs totaux et 4 300 dans la station voisine.

Le classement des dix premières espèces de ces stations selon l'indice biologique de Sanders ainsi que leur densité moyenne au m² sont les suivants :

<i>Hydrobia ulvae</i> (6 100)	Oligochaeta spp (64)
<i>Nephthys hombergii</i> (568)	<i>Pygospio elegans</i> (86)
<i>Abra ovata</i> (168)	<i>Littorina littorea</i> (32)
<i>Ampharete grubei</i> (157)	<i>Acera bullata</i> (57)
<i>Amphipholis squamata</i> (61)	

Le sous-peuplement à *Amphipholis*

L'analyse coenotique a permis d'identifier une sous-unité, le long de la côte Ouest de l'île Tascon, où le taux de lutites (selon la classification de Larsonneur, 1977) dépasse 90 p. 100. En surface, s'accumulent de nombreuses algues qui s'y décomposent (*Fucus*, *Ulva* et Rhodophycées) alors que, dans le substrat, les débris de zostères sont très abondants.

Cette unité de peuplement est dominée par la présence de deux Echinodermes : *Leptosynapta inhaerens* et *Amphipholis squamata* dont les densités respectives sont 313 et 1 561 individus.m⁻². Les autres espèces classées selon l'indice biologique sont *Nephthys hombergii* (N.m⁻² = 407), *Loripes lucinalis* (N.m⁻² = 214), *Abra ovata* (N.m⁻² = 93), Oligochaeta spp (N.m⁻² = 64), *Pygospio elegans* (N.m⁻² = 86), *Littorina littorea* (N.m⁻² = 32) et *Acera bullata* (N.m⁻² = 57).

Les densités maximales des Echinodermes atteignent 4 600 individus.m⁻² pour *Amphipholis squamata* (10,7 g P.S.m⁻²) et 600 individus.m⁻² pour *Leptosynapta inhaerens* (9,8 g P.S.m⁻²).

Oligochaeta spp prolifère également au sein de ces peuplements de l'étage médiolittoral (plus de 3 000 individus.m⁻², 0,30 à 0,40 g P.S.m⁻²).

Dans ces peuplements, les espèces qui abondent semblent corrélées avec la présence de débris végétaux en décomposition. Elles consomment préférentiellement les décomposeurs de débris végétaux ainsi que la microfaune qui leur est associée (Fenchel, 1972; Rasmussen, 1973) et certaines d'entre elles peuvent même, comme c'est le cas chez Oligochaeta, consommer directement la matière organique (Giere, 1975).

Il apparaît donc que les peuplements benthiques des vasières intertidales du bassin oriental du Golfe du Morbihan sont très proches des peuplements infralittoraux; seules quelques espèces, liées aux décomposeurs de matières organiques, caractérisent l'étage médiolittoral.

RICHESSE ET DIVERSITÉ SPÉCIFIQUES

L'analyse de l'évolution annuelle de la richesse et de la diversité spécifique complète l'étude bionomique en apportant des éléments dynamiques.

Le peuplement d'une station située au centre de la vasière intertidale (station A) est suivi pendant une année et est comparé à celui d'une vasière, également recouverte d'herbier à *Zostera marina* (station B), située dans l'étage infralittoral, le long de la côte Est de l'île d'Arz.

1. - Évolution temporelle de la richesse spécifique

D'une manière générale, la vasière intertidale est plus riche, avec 74 espèces recensées au total dans cette station précise, que la vasière non exondable qui n'abrite que 51 espèces. La similitude entre ces deux stations est grande puisque 39 espèces sont communes.

Dans les deux stations, la richesse spécifique diminue l'été (20 espèces en zone intertidale et 17 dans l'étage infralittoral). En zone intertidale, on observe, de plus, deux maximums; un au printemps (40 espèces au mois d'avril) et un autre au début de l'été (47 espèces au moins de juin) qui, ni l'un ni l'autre, n'apparaissent dans l'étage infralittoral où le nombre d'espèces est stable (hormis la baisse estivale) et oscille chaque mois entre 27 et 30 (Fig. 3).

La richesse spécifique des Mollusques est relativement stable, exception faite d'une très légère baisse estivale, dans l'infralittoral et est toujours nettement inférieure à celle de la zone intertidale qui montre dans son évolution deux périodes de recrutement, au printemps et en automne. Il est intéressant de remarquer que toutes les espèces de Mollusques rencontrés dans l'étage infralittoral (11 au total) appartiennent toutes également au peuplement de la station intertidale qui, elle, en regroupe 24.

Les populations d'Annélides sont très semblables dans les deux stations : 18 espèces en zone intertidale et 16 en zone non exondable, dont 14 communes. L'évolution des richesses spécifiques montre une stabilité presque totale tout au long de l'année, si ce n'est une baisse estivale légère et plus précoce dans la zone subtidale.

Les différences sont nettes au niveau de la richesse spécifique des Crustacés où 7 espèces seulement sont communes aux 18 intertidales et aux 15 infralittorales. Ces différences peuvent être en partie expliquées par les degrés d'euryhalinité de certaines espèces, telle, par exemple *Pontophilus fasciatus*. L'évolution des richesses spécifiques dans ces deux stations ne montre pas de périodes nettes de recrutement.

Quelques points importants ressortent donc de cette étude de la richesse spécifique : une pauvreté en Mollusques de l'étage infralittoral supérieur, deux périodes de recrutement, au printemps et en automne, séparées par une diminution estivale.

2. - Évolution temporelle de la diversité spécifique

La notion de diversité spécifique, en associant la richesse spécifique et l'abondance numérique, rend compte de la répartition inégale des individus (ou de la biomasse) entre les différentes espèces (Daget,

1976). L'indice de diversité le plus utilisé est certainement l'indice de Shannon (Blondel *et al.*, 1973; Amanieu *et al.*, 1979; Cancela da Fonseca, 1980), exprimé en Bits par la formule :

$$I = - \sum \frac{q_i}{Q} \log_2 \frac{q_i}{Q}$$

où q_i est l'abondance de l'espèce i et $Q = \sum q_i$.

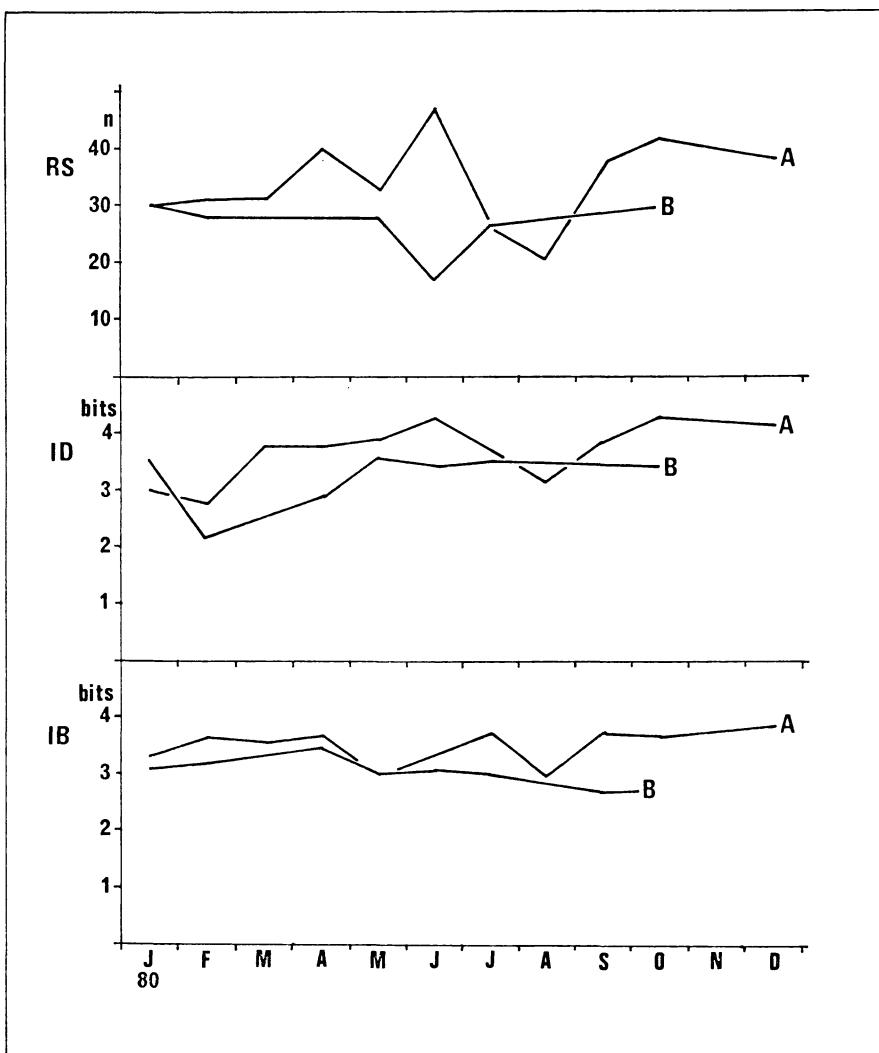


FIG. 3.

Macrofaune benthique du Bassin Oriental du Golfe du Morbihan.

A : Vasière intertidale de l'île Bailleron; B : Vasière subtidale de la côte Est de l'île d'Arz.

Evolution annuelle de la richesse spécifique (RS), exprimée en nombre d'espèces, de la diversité spécifique sur les effectifs (ID) et de la diversité spécifique sur la biomasse (IB), exprimées en Bits, au cours de l'année 1980.

Le rapport entre la diversité réelle et la diversité maximale définit l'équitabilité et renseigne sur le niveau d'équilibre d'une biocoenose (Lloyd et Ghelardi, 1964; Pielou, 1966; Sheldon, 1969).

En zone intertidale, l'indice de diversité sur les effectifs est compris entre 3 et 4 Bits sur l'ensemble de la vasière. La valeur élevée de l'équitabilité (70 à 80 p. 100) permet de considérer le peuplement comme équilibré. Seules, les zones de bordure, le long du littoral, présentent de faibles valeurs (0,5 à 3 Bits) dues à la présence massive d'une espèce particulière (sous-peuplements à *Hydrobia* ou à *Amphipolis*).

La diversité sur les effectifs, plus faible en moyenne dans l'étage infralittoral, ne présente pas la diminution estivale qui caractérise la zone intertidale; par contre, la diminution hivernale est plus marquée (Fig. 3).

La diversité sur la biomasse oscille également entre 3 et 4 Bits tout au long de l'année, avec cependant des valeurs légèrement inférieures en zone subtidale par rapport à la zone intertidale (Fig. 3).

CONCLUSION

Les substrats meubles intertidaux du Golfe du Morbihan se définissent donc bionomiquement, dans le bassin oriental, par un peuplement de base à *Abra ovata*, *Loripes lucinalis*, *Nephthys hombergii* et *Melinna palmata*. Des modifications structurales sont observées dans ce peuplement de base, en réponse aux variations locales des paramètres du milieu (*Hydrobia*, *Amphipolis*, dans les zones à fortes teneurs en matière organique).

Les comparaisons entre une station subtidale et une station intertidale, d'une part, et l'étude détaillée d'une vasière découvrante, d'autre part, montrent qu'il n'existe en fait que peu de différences entre les peuplements infralittoraux et ceux de l'étage médiolittoral, dans le bassin oriental du Golfe du Morbihan. Ces observations permettent de classer le peuplement décrit au centre des vasières parmi le peuplement de l'étage infralittoral. Cette extension en zone intertidale est rendue possible grâce au très fort taux d'imbibition en eau du sédiment. Seules quelques espèces, telle *Leptosynapta inhaerens*, par exemple, individualisent ce peuplement par rapport aux niveaux inférieurs.

En fait, les peuplements benthiques des vasières de la partie orientale du Golfe du Morbihan appartiennent à la communauté des vases sableuses à *Nucula turgida-Melinna palmata-Abra nitida*, au sens de Glémarec (1973). La présence d'herbiers de *Zostera* se traduit notamment par celles d'*Abra ovata* et de *Loripes lucinalis*.

Les peuplements à Ampharetidae, notamment ceux à *Melinna palmata*, décrits par Glémarec (1964) montrent des fluctuations de densités en relation avec l'évolution des herbiers de zostères (Glémarec, 1976). La disparition des herbiers en 1933/34 a, par la suite, permis

l'installation d'un peuplement à *Melinna palmata* dont les densités atteignaient 6 000 individus.m⁻². La recolonisation des platiers par l'herbier à *Zostera marina* a modifié les conditions hydrodynamiques et sédimentologiques et, par conséquence, le peuplement où les phénomènes de compétition limitent les densités de *M. palmata* à environ 300 individus.m⁻² (Glémarec, 1976; Denis, 1979).

Sur ces vasières, la biomasse de la macrofaune benthique ne dépend seulement que de quelques espèces, essentiellement *Leptosynapta inhaerens* et *Loripes lucinalis*. En fait, 45 p. 100 de la biomasse totale est dû aux Mollusques, contre 30 p. 100 aux Annélides, 14 p. 100 aux Echinodermes (deux espèces) et 8 p. 100 aux divers autres groupes. Des valeurs semblables sont mentionnées pour les vasières de la Mer des Waddens pour les Annélides mais, par contre, la proportion des Mollusques y est plus forte (66 p. 100) et les Echinodermes paraissent en être absents (Beukema, 1976).

D'une manière générale, les peuplements des vasières infralittorales sont moins riches et moins diversifiés au niveau spécifique que les peuplements des vasières intertidales, bien que de nombreuses espèces, notamment chez les Mollusques, soient communes aux deux types de milieu. Ces constatations rejoignent celles de Bachelet *et al.* (1981) sur les vasières intertidales de l'estuaire de la Gironde.

La macrofaune benthique intertidale, avec une densité supérieure à 3 700 individus.m⁻² et une biomasse moyenne de l'ordre de 22 g P.S.m⁻², associées à une diversité spécifique élevée (3 à 4 Bits) offre à l'avifaune migratrice exploitant ces substrats l'hiver d'importantes potentialités trophiques.

Je remercie M. le Professeur M. Glémarec d'avoir accepté de lire ce manuscrit et de m'avoir fait part de ses critiques.

Summary

Macrobenthos of mudflats of the Eastern part of the Golfe du Morbihan.

Wide mudflats, with fine granulometry, extend in the Eastern part of the Golfe du Morbihan (southern Brittany coast, France). Bionomically speaking, their basic composition is a community with *Abra ovata*, *Loripes lucinalis*, *Nephthys hombergii*, *Melinna palmata* and *Leptosynapta inhaerens*. Locally, the structure of this association is modified by variations of the parameters and is then characterized by the proliferation of some peculiar species. The repartition of infralittoral species extends higher in the eulittoral zone, essentially in relation with high water content of the substratum. Specific wealth of these mudflats, higher than the subtidal mudflats, is associated with high mean density and high mean biomass ; specific diversity, then, varies between 3 and 4 Bits (Shannon's index).

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

- AMANIEU, M., GUELORGET, O. et MICHEL, P., 1978-1979. — Evolution structurale des peuplements de la macrofaune benthique des étangs palavasiens. *Vie Milieu*, 28-29, sér. AB, pp. 531-547.
 BACHELET, G., BOUCHET, J.M. et LISSALDE, J.P., 1980-1981. — Les peuplements benthiques dans l'estuaire de la Gironde : biomasse, productivité et évolution structurale. *Océanis* (Doc. Océanogr.), pp. 593-620.

- BEUKEMA, J.J., 1976. — Biomass and species richness of the macro-benthic animals living on the tidal flats of the Dutch Wadden Sea. *Neth. J. Sea Res.*, 10, pp. 236-261.
- BLONDEL, J., FERRY, C. et FROCHOT, B., 1973. — Avifaune et végétation. Essai d'analyse et de diversité. *Alauda*, 46, pp. 63-84.
- CANCELA da FONSECA, J.P., 1980. — Le concept de diversité, le chevauchement des niches écologiques et l'organisation des systèmes écologiques. *Acta Oecol. (Oecol. Gén.)*, 1, pp. 293-305.
- DAGET, J., 1976. — Les modèles mathématiques en écologie. Masson, Paris, 172 pp.
- DENIS, P., 1978. — Approche écologique sur les estrans meubles intertidaux de la partie orientale du Golfe du Morbihan. Thèse 3^e cycle, Océanogr. Biol., Paris, 146 pp.
- DENIS, P., 1979. — Golfe du Morbihan. Cartographie des herbiers marins. Minist. Environ. Cadre de Vie/S.E.P.N.B., 33 pp.
- DENIS, P., 1980, a. — Ecologie et productivité des herbiers de zostères du Golfe du Morbihan. Minist. Environ. Cadre de Vie/S.E.P.N.B., 43 pp.
- DENIS, P., 1980, b. — Les herbiers de zostères et leur importance écologique au sein des zones humides littorales. Exemple du Golfe du Morbihan (Sud Bretagne). Bull. spéc. Off. Natl. Chasse, Actes Coll. « Zones Humides Littorales, Aquaculture et Faune Sauvage », Montpellier, 17/19 juin 1980, pp. 75-82.
- DENIS, P. and MAHÉO, R. — The seagrasses of the Golfe du Morbihan (Brittany, France). Distribution and ecology of *Zostera marina*, L. *Aquat. Bot.* (à paraître).
- FENCHEL, T., 1972. — Aspects of decomposers food chains in the marine benthos. *Verh. Dtsch. Zool. Ges.*, 65, pp. 14-22.
- GIERE, O., 1975. — Population structure, food relations and ecological role of marine oligochaetes with special reference to meiobenthic species. *Mar. Biol. Germ.*, 31, pp. 139-156.
- GLÉMAREC, M., 1964. — Bionomie benthique de la partie orientale du Golfe du Morbihan. *Cah. Biol. Mar.*, 5, pp. 33-96.
- GLÉMAREC, M., 1973. — The benthic communities of the european north atlantic continental shelf. *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.*, 11, pp. 263-289.
- GLÉMAREC, M., 1976. — Les peuplements benthiques. In : Rapport S.A.U.M. Etude préliminaire physique et biologique du Golfe du Morbihan. C.N.E.X.O.-C.O.B., pp. 111-138.
- LARSONNEUR, C., 1977. — La cartographie des dépôts meubles sur le plateau continental français : méthode mise au point et utilisée en Manche. *J. Rech. Océanogr.*, 2, pp. 33-39.
- LLOYD, M. and GHELARDI, R.J., 1964. — A table for calculating the «equitability» component of the species diversity. *J. Animal Ecol.*, 33, pp. 217-225.
- LOPEZ-COTELO, I., VIEITEZ, J.M. et DIAZ-PINEDA, F., 1982. — Tipos de comunidades bentónicas de la playa del Puntal (Bahía de Santander). *Cah. Biol. Mar.*, 23, pp. 53-69.
- PIELOU, E.C., 1966. — The measurement of diversity in different types of biological collections. *J. Theor. Biol.*, 13, pp. 131-144.
- PRENANT, M., 1927. — Notes éthologiques sur la faune sessile des environs de Roscoff. Spongiaires, Tuniciers, Anthozoaires, associations de la faune fixée. *Trav. Stat. Biol. Roscoff*, 6, pp. 3-58.
- RASMUSSEN, E., 1973. — Systematics and ecology of the Issefjord marine fauna (Denmark) with a survey of the eelgrass (*Zostera*) vegetation and its communities. *Ophelia*, 142, pp. 1-495.
- SANDERS, H.L., 1960. — Benthic studies in Buzzards Bay. III — The structure of the soft-bottom community. *Limnol. Oceanogr.*, 5, pp. 138-153.
- SHELDON, A.L., 1969. — Equitability indices : dependance of the species count. *Ecology*, 50, pp. 466-467.
- STRIPP, K., 1969. — Jahreszeitliche Flukuationen von Macrofauna und Meiofauna in der Helgoländer Bucht. *Veröff. Inst. Meeresforsch. Bremerh.*, 12, pp. 65-94.
- VIEITEZ, J.M., 1976. — Ecología de poliquetos y moluscos de la playa de Meira (Ria de Vigo). 1. — Estudio de las comunidades. *Invest. Pesq. Barc.*, 40, pp. 223-248.
- WILDE, D.A.W.J., de, 1980. — Dynamics and metabolism of the benthos of the Wadden Sea. *Hydrobiol. Bull.*, 14, pp. 216-218.