

DISTRIBUTION VERTICALE DE LA MACROFAUNE BENTHIQUE DANS UN SÉDIMENT FIN NON EXONDABLE

par

J. Clavier

Laboratoire Maritime du Muséum National d'Histoire Naturelle
17, avenue Georges-V - 35801 Dinard
France

Résumé

L'étude fine de la répartition de l'endofaune dans un sédiment fin à l'aide d'un carottier manœuvré en plongée a permis de mettre en évidence une stratification verticale du peuplement en termes d'abondance et de biomasse. L'abondance décroît de manière très rapide avec la profondeur alors que l'évolution de la biomasse est moins marquée. Ce schéma général s'applique aux Annélides Polychètes et aux Crustacés Amphipodes, tandis que le maximum pondéral des Mollusques Bivalves a été observé à une profondeur comprise entre 2 et 3 centimètres. De telles distributions verticales prouvent l'importance de l'interface eau-sédiment dans le fonctionnement de l'écosystème benthique.

Introduction

L'étude synécologique d'une biocénose passe par la connaissance des paramètres qui déterminent sa structure et régissent son fonctionnement. Parmi ceux-ci, la distribution spatiale spécifique ou individuelle apparaît comme un élément nécessaire à une interprétation cohérente des relations biotiques. La répartition verticale des endobiontes dans un substrat meuble, par exemple, joue un rôle important dans l'économie d'un peuplement benthique et mérite une attention particulière.

Dans le cadre d'une étude fonctionnelle du peuplement des sables fins vaseux du bassin maritime de la Rance, nous avons entrepris de préciser la distribution de la macrofaune au sein du sédiment, à une dizaine de mètres de profondeur. En dépit de quelques travaux menés dans la zone de balancement des marées (Vader, 1964; Johnson, 1967), ce type d'approche reste rare en milieu non exondable et nous ne disposons pas de données locales sur ce sujet.

La distribution verticale de la faune endogée a été étudiée en plongée, tout d'abord à un niveau global jusqu'à 30 centimètres de profondeur de manière à dégager les traits généraux de son agencement, puis nous avons affiné sa description dans les 10 premiers centimètres du substrat afin de cerner l'intérêt fonctionnel de l'interface eau-sédiment.

Matériel et méthodes

Le peuplement étudié est localisé dans le bassin maritime de la Rance (Bretagne Nord) en amont de l'usine marémotrice, face à la pointe du Châtelais, sur substrat de sables fins vaseux (Fig. 1); ses caractéristiques ont été détaillées par Retière (1979). Nous avons décrit la répartition verticale des endobiontes grâce à deux protocoles. Dans

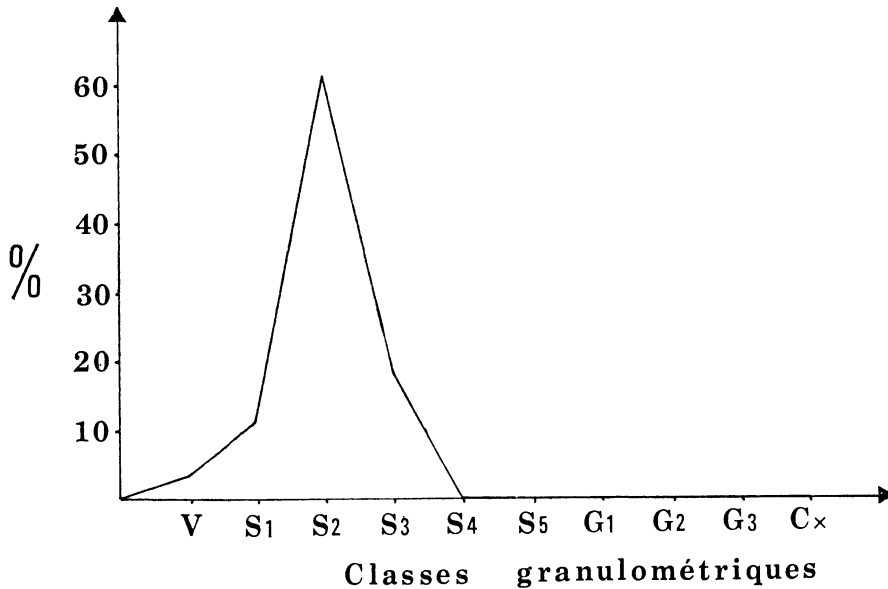


FIG. 1

Polygone de fréquence des différentes classes granulométriques de la station étudiée. Les classes granulométriques sont celles définies par Larssonneur (1977).

un premier temps, la faune enfouie jusqu'à 30 centimètres a été prélevée à l'aide d'un carottier en P.V.C. de 16 centimètres de diamètre recouvert d'une toile en nylon de 1 millimètre de vide de maille. Ce cylindre est incisé à différents niveaux sur la moitié de sa circonférence de manière à isoler *in situ* des strates de sédiment en introduisant des plaques métalliques (Fig. 2). Les épaisseurs de ces strates sont identiques à celles retenues par Christie et Allen (1972); leur succession de haut en bas est la suivante : 0-5, 5-10, 10-20 et 20-30 centimètres. Les couches plus profondes n'ont pas été échantillonnées en raison de la présence de tange compacte sous-jacente. Les prélèvements ont été passés à travers un tamis à mailles carrées de 1 millimètre de côté.

La répartition de la faune dans les 10 premiers centimètres du substrat a ensuite été analysée grâce à l'appareil présenté à la figure 3. Les dimensions hors-tout de l'ensemble sont de $30 \times 17 \times 13$ centimètres. Le diamètre intérieur du cylindre est de 9,5 centimètres et il échantillonne sur une surface de $1/130 \text{ m}^2$; il est coiffé d'une toile en

nylon de 200 μ m de vide de maille. Ce cylindre est enfoncé dans le substrat à 10 centimètres de profondeur, en plongée, puis il est obturé à la base et remonté en surface. Il est ensuite introduit dans le bâti

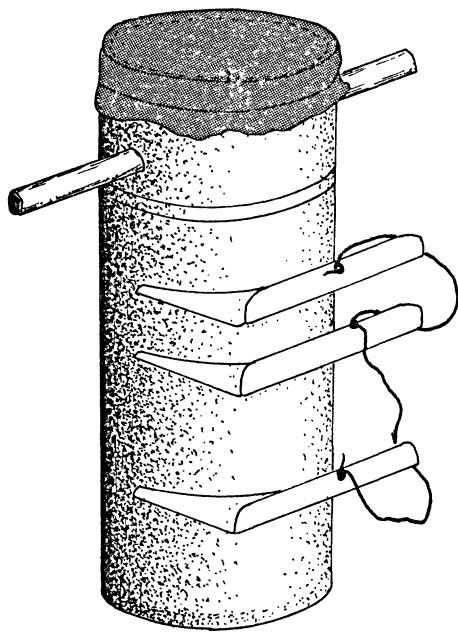


FIG. 2

Carottier manœuvré en plongée, muni de ses plaques séparatrices.

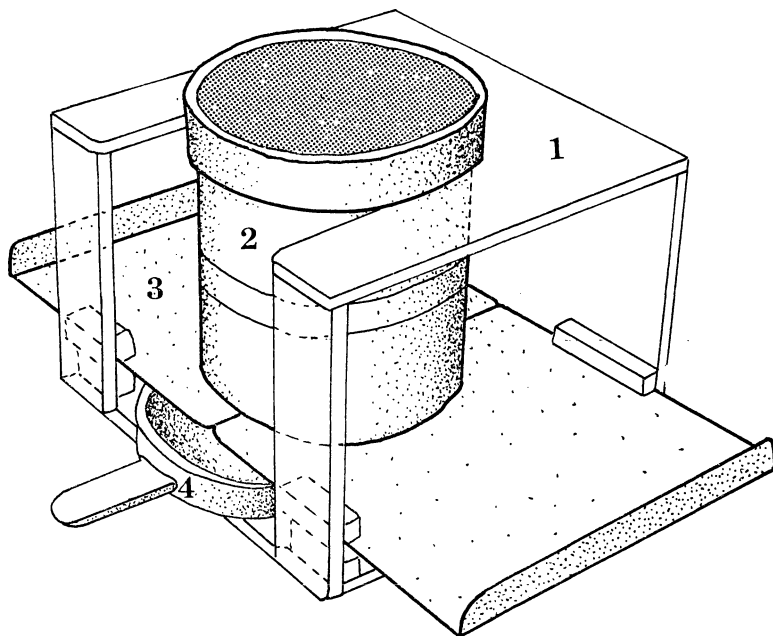


FIG. 3

Appareil permettant de séparer une carotte du sédiment en fractions régulières. 1 — boîtier en plexiglass; 2 — carottier en P.V.C. manœuvré en plongée; 3 — plaques séparatrices métalliques; 4 — godet amovible (hauteur 1 cm).

en effleurant les plaques métalliques; celles-ci sont écartées et la carotte de sédiment descend, sous son propre poids, de 1 centimètre dans le godet récupérateur. Les plaques sont alors repoussées, fermant le cylindre et isolant une tranche régulière. Cette strate peut être aisément recueillie en retirant le godet. L'opération, répétée dix fois permet un fractionnement précis du substrat. Nous avons ainsi découpé 13 carottes et les sous-échantillons obtenus ont été tamisés sur mailles carrées de 500 μm de côté.

RÉSULTATS

I — Distribution verticale de la faune dans les 30 premiers centimètres du substrat

Les distributions verticales de l'abondance et de la biomasse du peuplement jusqu'à 30 centimètres de profondeur sont présentées à la figure 4. La décroissance de l'abondance est très marquée : 3 p. 100 des individus ont été rencontrés au-delà de 10 centimètres. Par contre, l'évolution de la biomasse apparaît plus lente et nous avons relevé 70 p. 100 de sa valeur dans les 10 premiers centimètres de sédiment. Les espèces qui pénètrent plus profondément sont des Annélides Polychètes tubicoles (*Melinna palmata*, *Lanice conchilega*) ou galericoles (*Nephtys hombergii*).

II — Distribution verticale de l'endofaune dans les 10 centimètres superficiels du substrat

Les résultats obtenus varient selon les niveaux taxonomiques et la distribution verticale globale pourra différer des distributions spécifiques qu'elle intègre.

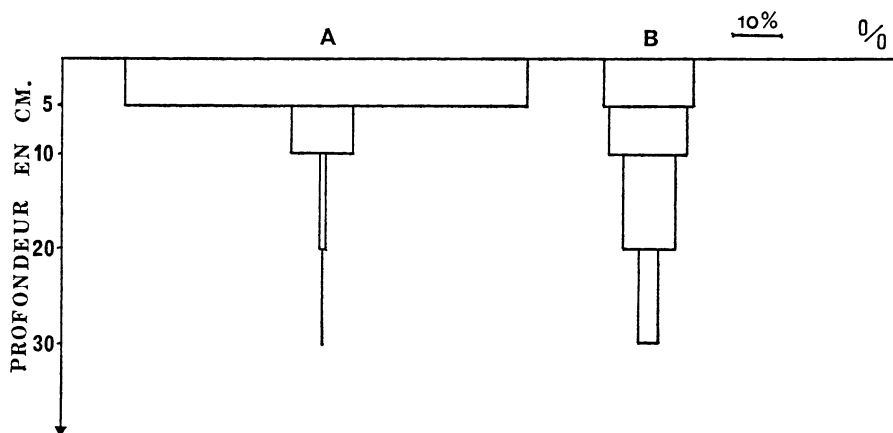


FIG. 4

Distributions verticales des abondances (A) et des biomasses (B) depuis la surface du sédiment jusqu'à une profondeur de 30 cm.

1) Distribution verticale globale

Dans les 10 premiers centimètres du substrat, la distribution verticale de l'abondance de la faune est encore d'allure exponentielle (Fig. 5A). Les 2 centimètres superficiels renferment environ 80 p. 100 des individus. Par contre, la biomasse évolue moins rapidement avec la profondeur (Fig. 5B) et les 3/4 de sa valeur ont été relevés dans les

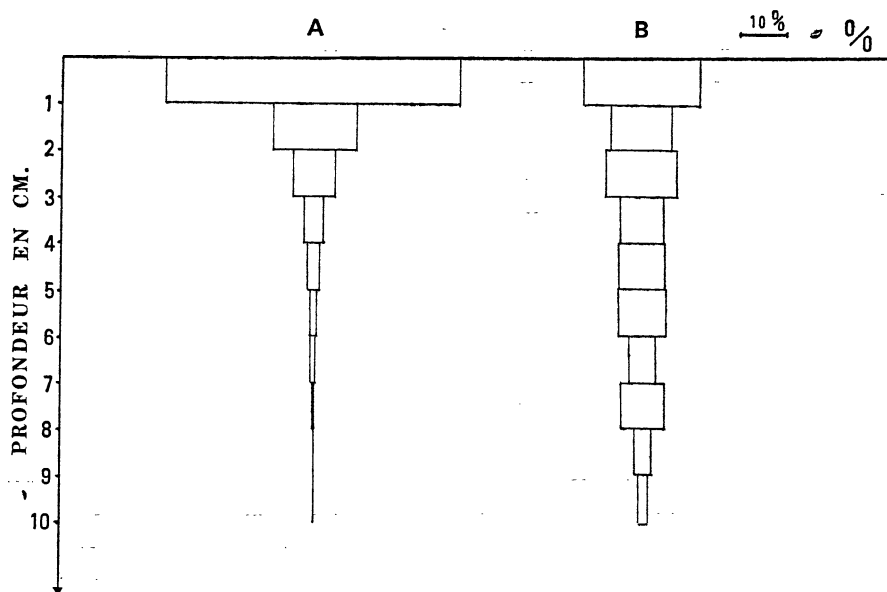


FIG. 5

Distributions verticales des abondances (A) et des biomasses (B) depuis la surface du sédiment jusqu'à une profondeur de 10 cm, par strates de 1 cm.

5 premiers centimètres du sédiment. Ces résultats globaux permettent de conclure à un foisonnement d'espèces ou de spécimens de petite taille très près de la surface. Ce phénomène, accentué par le faible maillage du tamis utilisé, s'inverse progressivement et on ne rencontre, plus profondément, que de rares individus de grande taille.

2) Distribution verticale des groupes zoologiques

Le peuplement de la station étudiée est dominé par quatre groupes zoologiques (Retière, 1979) : les Annélides Polychètes, les Crustacés Amphipodes du genre *Ampelisca* principalement, les Mollusques Bivalves et les Anthozoaires représentés presque exclusivement par *Edwardsia* sp. Ces quatre catégories offrent des modalités de répartition très diverses (Fig. 6) :

— les Annélides Polychètes, envisagés dans leur ensemble, présentent une distribution verticale régulière en diminution progressive de la surface vers les couches plus profondes du sédiment; cette tendance est néanmoins plus marquée pour l'abondance que pour la biomasse;

— les Crustacés Amphipodes Ampéliscidés habitent des tubes à la surface du substrat, leur enfouissement est donc faible;

— les Mollusques Lamellibranches offrent une grande disparité dans leurs répartitions verticales de biomasse et d'abondance; cette

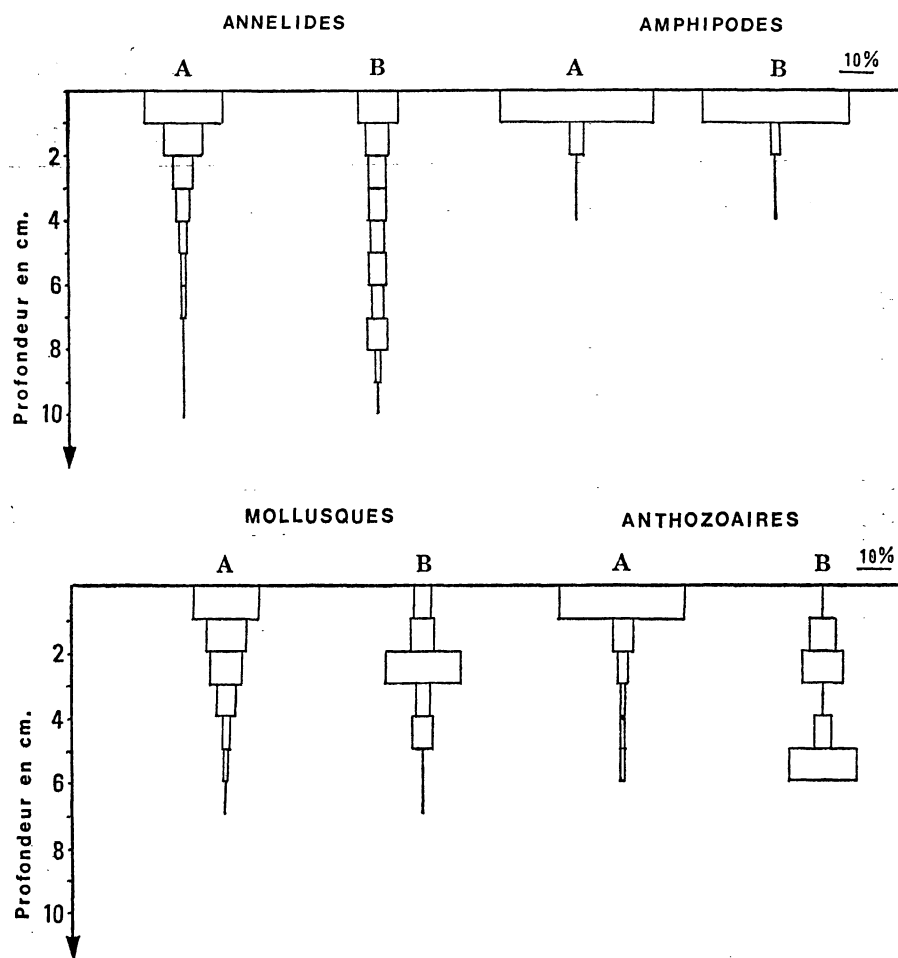


FIG. 6

Distributions verticales des groupes zoologiques dominants depuis la surface du sédiment jusqu'à une profondeur de 10 cm (A : abondance; B : biomasse).

dernière se rapproche du type régulier illustré par les Polychètes, la biomasse par contre, est très inégale selon les strates et présente un maximum entre 2 et 3 centimètres;

— la distribution des Anthozoaires, restreints à une seule espèce (*Edwardia sp.*) est liée à son comportement et sera commentée ultérieurement.

Ces distributions collectives ébauchent les traits caractéristiques de chaque groupe; elles résultent cependant des diverses distributions spécifiques que nous allons détailler maintenant.

3) Distributions verticales spécifiques (Tableaux 1 et 2)

Nous allons distinguer les espèces du peuplement selon leur profondeur d'enfouissement.

TABLEAU 1
Distributions verticales des densités spécifiques (N/0,1 m²).

Espèces	Profondeur en cm									
	0-1	1-2	2-3	3-4	4-5	5-6	6-7	7-8	8-9	9-10
<i>Edwardsia</i> sp.	40	6	4	1	1	1	—	—	—	—
<i>Harmothoe</i> sp.	—	—	—	—	—	1	1	—	—	—
<i>Pholoë minuta</i>	3	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Phyllodoce</i> sp.	1	1	—	1	—	—	—	—	—	—
<i>Eumida sanguinea</i>	3	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Nephtys hombergii</i>	4	1	7	1	4	1	3	—	—	—
<i>Hyalinoecia bilineata</i>	11	5	5	—	—	1	3	—	—	—
<i>Spio filicornis</i>	9	2	1	—	—	—	—	—	—	—
<i>Polydora antennata</i>	2	1	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Heterocirrus alatus</i>	8	3	1	—	—	—	—	—	—	—
<i>Chaetozone setosa</i>	137	152	81	21	8	—	—	—	—	—
<i>Diplocirrus glaucus</i>	3	8	2	—	—	—	—	—	—	—
<i>Notomastus latericeus</i>	1	—	—	1	2	1	1	—	—	—
<i>Heteromastus filiformis</i>	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—
<i>Euclymene oerstedii</i>	107	26	14	10	8	8	2	1	1	—
<i>Ampharete acutifrons</i>	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Melinna palmata</i>	165	31	11	15	9	12	14	9	8	1
<i>Lanice conchilega</i>	—	—	—	1	—	—	1	2	—	—
<i>Branchiomma vesiculosum</i>	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—
<i>Microspio mecznikowianus</i>	6	1	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Jasmineira elegans</i>	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Streblospio shrubsolii</i>	2	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Spiophanes bombyx</i>	2	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Nucula turgida</i>	32	19	7	2	—	—	—	—	—	—
<i>Lucinoma borealis</i>	9	1	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Thyasira flexuosa</i>	3	9	16	10	5	2	—	—	—	—
<i>Abra alba</i>	2	1	—	1	—	—	—	—	—	—
<i>Pandora albida</i>	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—
<i>Solen marginatus</i>	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—
<i>Cardium scabrum</i>	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Tapes</i> sp.	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Eudorella truncatula</i>	23	1	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Ampelisca tenuicornis</i>	487	39	2	—	—	—	—	—	—	—
<i>Ampelisca brevicornis</i>	23	—	1	—	—	—	—	—	—	—
<i>Cheirocratus intermedius</i>	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Aoridae</i> ♀	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Corophium sextoni</i>	14	2	—	2	—	—	—	—	—	—
<i>Leucothoe incisa</i>	3	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Perioculodes longimanus</i>	4	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Leptognathia</i> sp.	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Total	1.111	309	154	67	37	27	25	13	9	1

TABLEAU 2
Distributions verticales des biomasses (poids secs décalcifiés) des espèces principales (mg/0,1 m²).

Espèces	Profondeur en cm									
	0-1	1-2	2-3	3-4	4-5	5-6	6-7	7-8	8-9	9-10
<i>Edwardsia</i> sp.	1.6	10.1	14.3	4.5	5.9	25.3				
<i>Nephtys hombergii</i>	2.1	4.2	22.8	11.8	13.8	10.4	11.0	39.8	1.0	6.5
<i>Hyalinoecia bilineata</i>	2.9	25.2	12.8	9.0	11.9	22.0	17.0	4.6	4.2	—
<i>Chaetozone setosa</i>	11.2	14.9	8.0	4.9	2.0	—	—	—	—	—
<i>Euclymene oerstedii</i>	60.4	27.7	23.0	28.1	28.0	27.3	6.4	5.7	2.7	0.5
<i>Melinna palmata</i>	108.3	53.8	25.0	25.5	17.0	18.4	17.5	13.8	17.3	3.7
reste polychètes	9.8	0.9	2.5	16.8	2.7	11.7	14.7	44.7	12.1	
Mollusques	16.5	23.6	75.0	14.8	25.0	4.6	2.1	—	—	—
Crustacés	42.6	3.9	1.4	1.0	—	—	—	—	—	—
Total	255.4	164.3	184.8	116.4	106.3	119.7	68.7	108.6	37.3	10.7

Espèces de surface :

Ces populations, en relation étroite avec la surface, sont limitées aux trois premiers centimètres du substrat. Ce sont : les Crustacés Amphipodes et Cumacés *Ampelisca tenuicornis*, *Ampelisca brevicornis* et *Eudorella truncatula*, les Mollusques à siphons courts *Lucinoma borealis* et *Nucula turgida* ainsi que les Polychètes sédentaires de petite taille *Spio filicornis*, *Heterocirrus alatus*, *Chaetozone setosa* et *Diplocirrus glaucus*.

Espèces moyennement enfouies :

Ces espèces présentent à l'état adulte leur densité maximale entre 3 et 6 centimètres de profondeur. Il s'agit, soit du Mollusque Lucinidé *Thyasira flexuosa* étirant un long pied jusqu'à la surface ou d'Annélides Polychètes tel *Notomastus latericeus*, soit des individus atteignant normalement la surface qui réagissent au prélèvement par une intense rétraction comme *Edwardsia* sp.

Espèces pénétrant jusqu'à 10 centimètres de profondeur :

Ce sont des Annélides Polychètes psammivores, *Euclymene oerstedii*, ou « deposit-feeders », *Melinna palmata*, ou bien des prédateurs, *Hyalinoecia bilineata* et *Nephtys hombergii*. Ces espèces habitent un tube ou une galerie.

DISCUSSION

Notre étude, réalisée sur une brève période, n'offre qu'une image instantanée de la répartition verticale du peuplement et des facteurs saisonniers peuvent venir perturber la distribution réelle de la faune dans le sédiment. Par exemple, dans le bassin maritime de la Rance,

Euclymene oerstedii se reproduit au mois de juin (Clavier, 1983) et nos prélèvements, réalisés au mois d'octobre, recelaient de nombreux juvéniles. Ces jeunes vers habitent le premier centimètre du substrat et contribuent nettement à la forte abondance de l'espèce observée à ce niveau.

D'autre part, la distribution verticale du peuplement est altérée lors de l'enfoncement du carottier. En dépit de nos précautions tendant à minimiser cet inconvénient (injection d'anesthésique à haute dose ou repos du prélèvement avant son découpage), nous avons constaté une accentuation de l'enfouissement de la faune. Cette réaction de défense était nettement identifiable chez *Melinna palmata* qui s'alimente à la

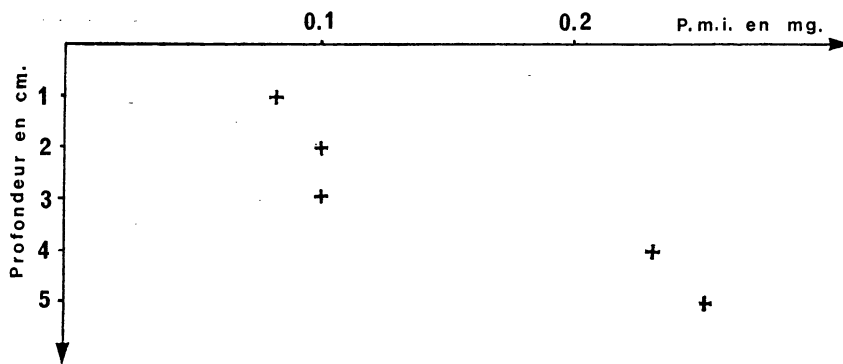


FIG. 7

Evolution du poids moyen individuel (P.m.i.) de *Chaetozone setosa* avec l'enfouissement.

surface du sédiment (Gibbs *et al.*, 1981) mais dont certains prostomiums ont été notés à plus de 10 centimètres de profondeur. De même *Edwardsia sp.* se rétracte au moindre stress, bien qu'étant un prédateur opportuniste de surface. Ce phénomène, diversement marqué selon les espèces, explique partiellement les disparités des répartitions verticales des abondances et des biomasses (Fig. 4 et 5). Les données que nous avons obtenues reflètent donc imparfaitement les conditions de vie « normales » des espèces endogées et correspondent à l'enfouissement maximal de la faune après une perturbation.

En dépit de telles limitations inhérentes à la technique employée, il semble possible de distinguer les principaux facteurs d'enfouissement. D'une manière générale, les espèces qui s'alimentent sur ou près de l'interface eau-sédiment vivent dans les strates superficielles du substrat, exception faite de certains Bivalves comme *Thyasira flexuosa*. Par contre, les psammivores ou les prédateurs endogés habitent à un niveau variable; leur alimentation peut néanmoins s'effectuer préférentiellement près de la surface, dans la zone où la concentration de matière organique est maximale. La distribution verticale de la faune n'est pas figée et de nombreuses espèces peuvent se déplacer dans le sédiment. Par exemple, d'après Retière (1979), *Nephtys hombergii* entretient un réseau de galeries, les plus profondes permettant un retrait en cas de danger. La répartition de la faune

dans le substrat fluctue donc autour d'une tendance générale, aussi bien à court qu'à long terme, en fonction des rythmes d'activités spécifiques.

L'enfouissement progressif des individus au cours de leur croissance constitue un exemple de variation à long terme de cette distribution verticale. Chez les Annélides Polychètes, ce phénomène est

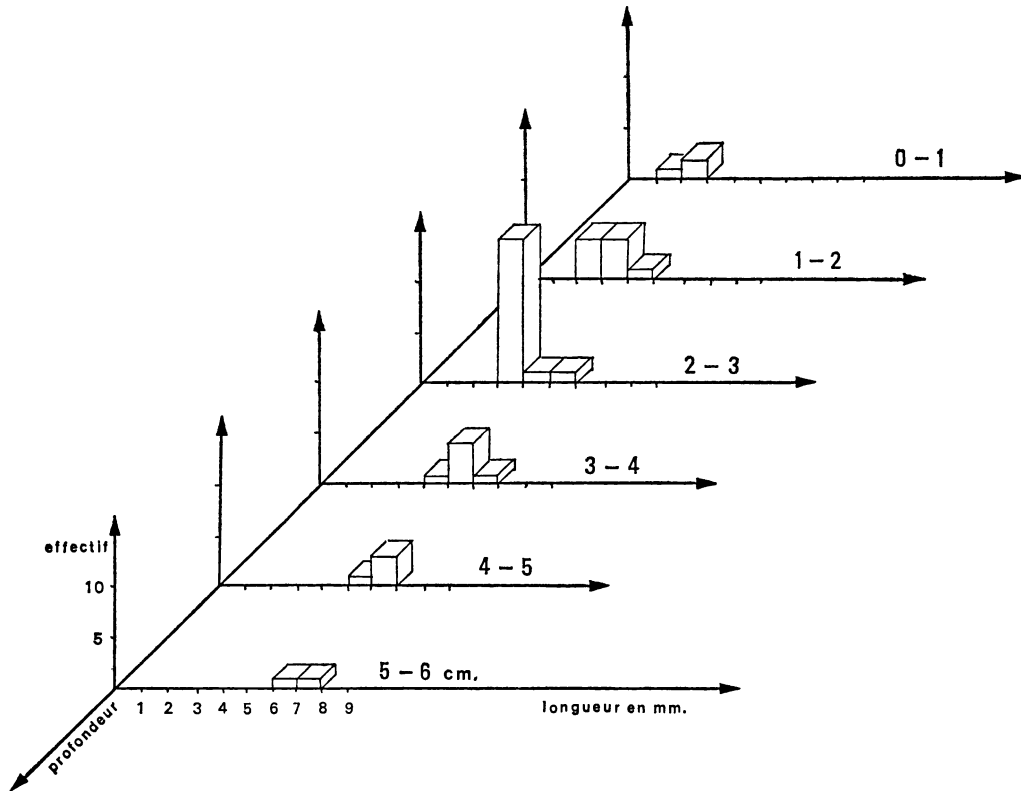


FIG. 8

Histogrammes de distribution de fréquence de taille de *Thyasira flexuosa* selon des profondeurs croissantes de 1 à 10 cm.

difficile à mettre en évidence en raison du fractionnement des animaux lors du découpage du substrat. Seule une espèce de petite taille comme *Chaetozone setosa* a pu être épargnée et nous servira d'exemple. Nous avons déterminé un poids moyen individuel par strate en divisant la biomasse par l'effectif spécifique; ces valeurs augmentent avec la profondeur (Fig. 7).

La distribution verticale est plus aisée à représenter chez les groupes possédant des structures rigides, comme les Lamellibranches (L'Herroux, 1970). Nous avons établi les histogrammes de distribution de taille de *Thyasira flexuosa* par strate (Fig. 8). Nous pouvons y observer un déplacement progressif du mode avec la profondeur : la largeur moyenne des valves passe de 2 millimètres en surface à 7 millimètres à une profondeur comprise entre 5 et 6 centimètres. Ce

phénomène peut être généralisé à l'ensemble de la faune : les jeunes individus vivent ordinairement près de la surface, puis selon les espèces, s'enfouissent plus ou moins au cours de leur croissance.

La réduction du substrat est intrinsèquement un facteur limitant la pénétration de la faune (Christie, 1975). Au moment de notre étude (automne), la couche oxydée s'étendait sur 3 centimètres environ; cependant, la restriction à cette zone de nombreuses espèces semble plutôt due aux facteurs biotiques évoqués précédemment. Les espèces qui habitent partiellement dans la zone réduite s'abritent dans des tubes (*Melinna palmata*, *Euclymene oerstedii*, *Hyalinoecia bilineata*) ou des galeries (*Nephtys hombergii*) gainées d'une mince couche oxydée entretenue par une circulation d'eau. Le Bivalve *Thyasira flexuosa* colonise également la zone réduite; Purchon (1968) considère que les Lucinidés sont adaptés à une survie dans des conditions qui apparaîtraient trop sévères à la majorité des Bivalves. Cet auteur leur attribue un pied très long et fin pouvant atteindre dix fois le diamètre de la coquille; ce pied est étiré jusqu'à la surface du sédiment et sert à l'alimentation, il chemine dans une galerie verticale en assurant une circulation d'eau et autorisant la vie en milieu réduit. La réduction du sédiment est en étroite relation avec sa texture : plus cette dernière sera fine et plus la couche oxydée sera mince. En règle générale, la pénétration de la faune semble augmenter avec la texture du substrat et un sédiment grossier abritera une faune profondément endogée (Keegan et Könnecker, 1973). Cependant la nature même du substrat sélectionne les espèces du peuplement qui l'habite et il apparaît difficile, en définitive, de définir le facteur prépondérant; une comparaison de la répartition verticale de la faune à des stations différentes ne pourrait porter que sur une espèce eurytope.

CONCLUSION

La distribution verticale de l'endofaune à la station étudiée démontre l'importance de la surface du substrat et plus généralement de l'interface eau-sédiment, dans le fonctionnement de l'écosystème benthique.

La majorité des espèces macrobenthiques de l'endofaune, plus ou moins confinées à ce niveau par la réduction du sédiment, s'y nourrissent aux dépens des échelons trophiques inférieurs. Cette quête de nourriture les expose aux prédateurs épibenthiques et détermine le niveau d'enfouissement des prédateurs endogés.

Summary

Infaunal micro-distribution within a fine sediment was studied with the aid of a diver held corer. The abundance of both Amphipods and Polychaetes decreased rapidly with depth accompanied by a moderate evolution in biomass. Bivalves, however, achieved their maximum biomass at the 2-3cm level. Such a vertical stratification underlines the importance of the sediment-water interface in the functioning of benthic ecosystems.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

- CHRISTIE, N.D., 1975. — Relationship between sediment texture, species richness and volume of sediment sampled by a grab. *Marine biology*, 30, pp. 89-96.
- CHRISTIE, N.D. and ALLEN, J.C., 1972. — A self contained diver-operated quantitative sampler for investigating the macrofauna of soft substrates. *Trans. R. Soc. South Africa*, 40, pp. 299-307.
- CLAVIER, J., 1983. — Description du cycle biologique d'*Euclymene oerstedii* (Annélide Polychète) dans le bassin maritime de la Rance. *C.R. Acad. Sci.*, 296, pp. 483-486.
- GIBBS, P.E., BRYAN, G.W. and RYAN, K.P., 1981. — Copper accumulation by the polychaete *Melinna palmata*. An antipredation mechanism? *Jour. Mar. Biol. Ass. U.K.*, 61, pp. 707-722.
- JOHNSON, R.G., 1967. — The vertical distribution of the infauna of a sand flat. *Ecology*, 48, pp. 571-578.
- KEEGAN, B.F. and KÖNNECKER, G., 1973. — In situ quantitative sampling of benthic organisms. *Helgolander Wiss. Meeres.*, 24, pp. 256-263.
- LARSONNEUR, C., 1977. — La cartographie des dépôts meubles sur le plateau continental français : méthode mise au point et utilisée en Manche. *J. Res. Océanogr.*, 7, pp. 33-39.
- L'HERROUX, M., 1970. — Peuplements de sables fins de la baie de Saint-Brieuc (Manche). *Thétys*, 2, pp. 41-88.
- PURCHON, R.D., 1968. — The biology of the Mollusca. *Inter. Ser. Monogr. in pure and applied biol.*, 40, 560 pp.
- RETIÈRE, C., 1979. — Contribution à la connaissance des peuplements benthiques du golfe normanno-breton. *Thèse d'Etat, Univ. Rennes*, 433 pp.
- VADER, W.J.M., 1964. — A preliminary investigation into the reactions of the infauna of the tidal flats to tidal fluctuations in water level. *Netherlands J. Sea Res.*, 2, pp. 189-222.