



Fluctuation à long terme des peuplements macrobenthiques dans le golfe du Morbihan (Bretagne, France)

Ahmed AFLI & Michel GLÉMAREC

Université de Bretagne Occidentale, Institut Universitaire Européen de la Mer UMR 6539, Écologie Benthique, Place Nicolas Copernic, Technopole Brest-Iroise 29280 Plouzané - France.

Résumé : La partie orientale du golfe du Morbihan (sud de la Bretagne, France) est un milieu confiné, où les actions anthropiques (dragages, rejets urbains et agricoles...) sont de plus en plus importantes. D'autres facteurs, comme les fluctuations climatiques et l'introduction dans le milieu d'espèces allochtones, agissent sur les communautés benthiques et modifient les équilibres au sein des peuplements. La méthode des groupes écologiques et des indices biotiques permet de déceler les signes de perturbation des peuplements. En 1961, les peuplements peu denses étaient pauvres en espèces et dominés par les espèces sensibles dont la plupart étaient des Mollusques Bivalves, ce qui révélait un état normal. En 1995, les peuplements étaient beaucoup plus riches et atteignaient des densités relativement élevées avec une dominance des espèces tolérantes et surtout opportunistes dont la plupart étaient des Polychètes ; celles-ci témoignent de conditions hypertrophiques. Des données intermédiaires (1969 et 1975) permettent de jalonner cette évolution sur 35 ans.

Abstract: *Long-term fluctuation of macrobenthic communities in the Morbihan gulf (Brittany, France).* The eastern part of the Morbihan gulf (south Brittany, France) is a confined area, where the anthropic actions (dredging, urban and agricultural inputs...) are increasingly significant. Other biotic and abiotic factors, in particular the climatic fluctuations and the introduction of exotic species, have an impact on the benthic ecosystem and modify the equilibrium between species within the assemblages. The use of ecological groups and the biotic indices method allows to detect the first signs of disturbance of the assemblages. In 1961, the macrofauna assemblages were poor in number of species and densities. They were dominated by sensitive species, mainly Bivalve Molluscs. Therefore, they seemed to be in a normal state. In 1995, the assemblages were much richer and reached very high densities. The dominance of tolerant and, especially, opportunistic species mainly Polychaetes, signifies that hypertrophic conditions are settled. Intermediate data (1969 and 1975) allow to well appreciate this 35-years evolution.

Keywords: gulf of Morbihan, benthic macrofauna, long-term fluctuation, biotic indices

Introduction

Le golfe du Morbihan est une mer semi-fermée au sud de la Bretagne, il occupe une superficie d'environ 115 km². Le

Reçu le 1^{er} avril 1999; accepté après révision le 19 janvier 2000.
Received 1st April 1999; accepted in revised form 19 January 2000.

bassin oriental, sujet de cette étude, est le réceptacle d'un bassin versant couvrant plus de 260 km² organisé autour de deux rivières principales, les rivières de Noyal et de Vannes. Dans ce bassin oriental plus de la moitié de la surface découvre lors des basses mers sous forme de vastes platières. Ceux-ci sont entaillés de chenaux correspondant au prolongement sous-marin des rivières. La plupart des fonds

sont inférieurs à 5 mètres, à l'exception des chenaux, où la profondeur peut atteindre voire dépasser les 10 mètres.

Les peuplements macrobenthiques de la partie orientale du golfe du Morbihan (figure 1), qui avaient fait l'objet d'une étude détaillée en 1961 (Glémarec, 1964), ont été de nouveau échantillonnés en 1995, après que des prospections plus partielles aient été réalisées en 1969 et en 1975. D'autres secteurs de Bretagne sud, tels que la baie de Concarneau et le Mor Bras, ont aussi été revisités (Glémarec et al., 1986), mais sur une période plus restreinte et sans avoir fait l'objet d'une analyse détaillée. Depuis 35 ans, la partie orientale du golfe du Morbihan a été soumise à l'influence croissante de plusieurs facteurs : accroissement des apports terrigènes et de nutriments, fluctuation de l'extension des herbiers de *Zostère* liée au climat, introduction d'espèces allochtones (*Crépidule*, *Palourde japonaise*, *Cyclope*...), activités de dragage, etc. Face à de telles conditions, la modification de la composition des peuplements de la macrofaune benthique constitue un outil efficace mettant en évidence la perturbation d'un écosystème. Le présent article a pour objectif de rechercher et hiérarchiser les

causes possibles de l'évolution à long-terme du macrobenthos de la partie orientale du golfe du Morbihan.

Matériel et méthodes

Plus de 330 prélèvements à la drague ont été réalisés de mai 1961 à juillet 1962 dans le bassin oriental du golfe du Morbihan (Glémarec, 1964). A partir de cette étude, il est possible de retenir trois noyaux représentant les entités biosédimentaires reconnues en 1961 et qui ont été échantillonnées ensuite en 1969, 1975 et 1995. Avec ce seul critère, 85 prélèvements seulement ont été retenus (figure 2).

Les missions en mer ont été effectuées à bord de l'“Armorique” en octobre 1969 et octobre 1975, et de la “Nebalia” de la station biologique de Bailleron (Université de Rennes 1) du 24 au 28 octobre 1995. Les stations ont été réparties dans la zone d'étude d'une façon aléatoire, et repérées par l'intersection de deux alignements fixes (clocher, balise, cale, etc.). Pour ces trois campagnes, les prélèvements ont été effectués à la benne Smith-McIntyre de

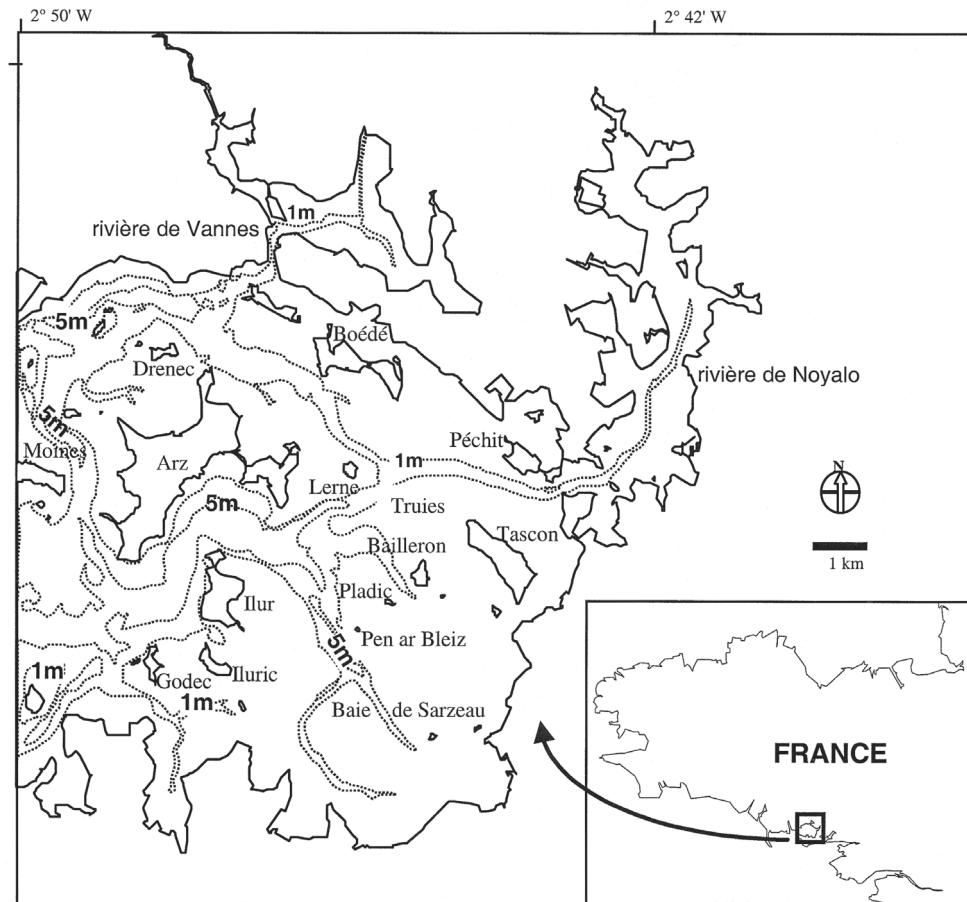
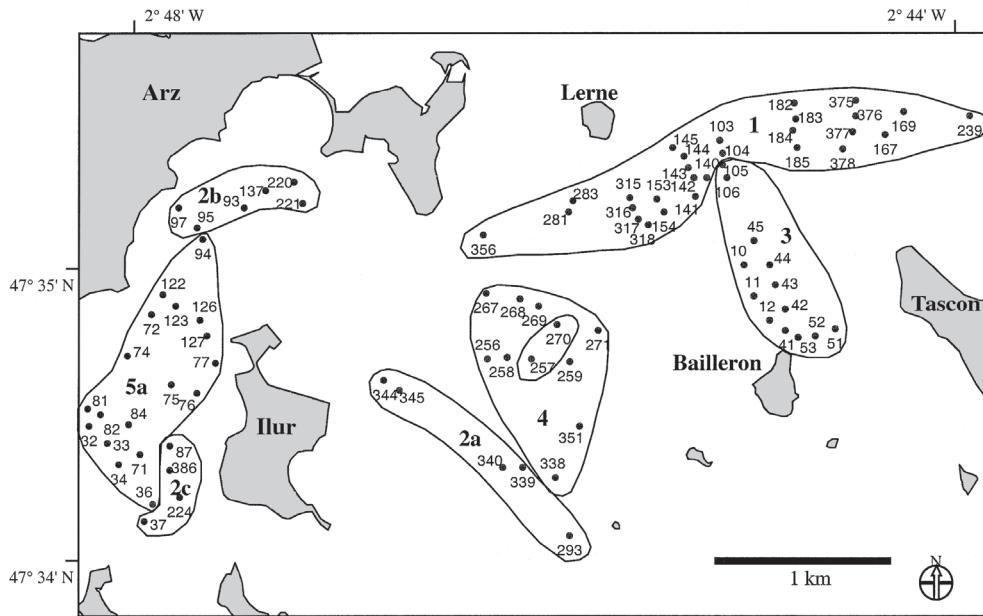


Figure 1. Localisation géographique du golfe du Morbihan.

Figure 1. Geographical location of the Morbihan gulf.



N_1 : effectif total de tous les individus de la station 1
 f_{ij} : fréquence de l'espèce i dans l'entité biosédimentaire j
 nb_{ij} : nombre de stations de l'entité biosédimentaire j contenant l'espèce i
 Nb_j : nombre total de stations dans l'entité biosédimentaire j

Les données de 1961 issues des prélèvements réalisés à la drague ne peuvent donner qu'une indication semi-quantitative de la richesse spécifique (S) et de l'abondance (A). Ainsi, la comparaison avec des données quantitatives des autres années effectuées à la benne, apparaît difficile. Par contre la comparaison de ces paramètres au sein des mêmes campagnes de 1961 est possible. Même si le nombre de stations contenues dans chaque groupe n'était pas constant, il était suffisamment grand pour que les valeurs de S puissent donner une estimation correcte de la richesse spécifique. Quant à A, elle a été estimée pour 1961 en comptant tous les individus présents dans les n stations du groupe, rapportés ensuite à 10 coups de drague. Cette estimation, en supposant que la drague prélève une superficie constante, est imprécise, mais elle donne toutefois des informations relatives tout à fait intéressantes. Pour avoir une idée sur les volumes prélevés, la drague utilisée en 1961 était munie d'une poche de 20 dm³ de contenance, soit 2 fois le volume prélevé par la benne.

Un nom composé du type de sédiment (défini par sa granulométrie) et de la (ou les) première(s) espèce(s) dominante(s) (définie[s] par les paramètres D-P) a été ensuite attribué à chaque groupe de stations défini par la CAH (Glémarec, 1964). Par exemple, le terme "vases sableuses" à *Melinna palmata* (Vs à MEp) signifie que le milieu sédimentaire correspond à des vases sableuses et qu'il est habité par une macrofaune benthique dont le leader est l'espèce *Melinna palmata*. Les paramètres synthétiques descriptifs des peuplements A, S, E ont été ensuite calculés en moyennant les données sur les quelques stations de chaque groupe prédéfini par la CAH.

La méthode des groupes écologiques et des indices biotiques (Hily, 1984) a été utilisée pour évaluer l'état de dégradation des peuplements. Elle est basée sur le regroupement des espèces en 5 groupes dits "écologiques" (I : espèces sensibles, II : espèces indifférentes, III : espèces tolérantes, IV : espèces opportunistes de 2nd ordre et V : espèces opportunistes de 1^{er} ordre). Ils rassemblent ainsi des espèces se comportant de façon similaire face à des excès de matière organique. La définition des indices biotiques (IB) repose sur la part respective des différents groupes écologiques. En se basant sur les travaux réalisés en rade de Brest (Grall et Glémarec, 1997), le tableau 1 définit plus précisément les pourcentages des groupes écologiques contribuant à la définition de chaque indice biotique. C'est ainsi que les IB 0, 2, 4 et 6 sont respectivement dominés par les groupes I, III, IV et V. L'IB 0 indique une situation normale, l'IB 2

un premier déséquilibre, les IB 4 et 6 signifient que les milieux sont pollués et très pollués. Par contre les IB impairs indiquent des situations de transition (écotone) pour lesquelles les pourcentages des groupes écologiques ne peuvent être utilisés. Le groupe II qui peut caractériser la situation écotonale IB 3, n'a pas à être utilisé dans le tableau I.

Tableau 1. Pourcentages des groupes écologiques (I à V) pour chaque étape de dégradation ou indice biotique (IB 0 à 6). Un double indice (0-2 ou 0-4) signifie que deux groupes écologiques sont d'importance équivalente.

Table 1. Percentages of the ecological groups (I to V) for each stage of degradation or biotic index (IB, 0 to 6). A double indice (0-2 or 0-4) signifies that two ecological groups are in balance.

groupes écologiques	Indices biotiques					
	0	0-2	2	0-4	4	6
I	> 40 %	20-40 %	20-40%	20-40 %	< 20 %	
III	20-40 %	20-40 %	> 40 %	< 20 %	20-40 %	< 20 %
IV	< 20 %	< 20 %	< 20 %	20-40 %	> 40 %	20-40 %
V						> 40 %

Chaque espèce a été assignée à l'un des groupes trophiques ou guildes suivants, d'après les travaux de Fauchald et Jumars (1979), Luca et Roy (1983), Gros et Hamon (1988) et Grall et Glémarec (1997). La classification de Hily et Bouteille (1999) repose sur la nature de la nourriture et son mode de collecte sans évoquer la mobilité des espèces. Si l'on tient compte de la taille des particules, les quatre premiers groupes sont dits macrophages, les quatre derniers microphages.

- Herbivores (H) : brouteurs mangeurs d'algues.
- Nécrophages (N) : mangeurs de chair d'animaux morts ; ce sont essentiellement des Mollusques Gastéropodes et des Crustacés Décapodes.
- Détritivores (Det) : animaux vagiles mangeurs de détritus d'origine essentiellement végétale ; ce sont des Crustacés Amphipodes et Tanaïdaces et quelques Annélides Polychètes (Nereidae).
- Carnivores (C) ou prédateurs : certains sont vagiles (Polychètes errantes, Gastéropodes, Ophiures, Décapodes...), d'autres sont des formes fixées ou sédentaires (Actinies, Hydriantes).
- Microbrouteurs (μ B) : brouteurs de microphytes, bactéries et détritus ; ce sont essentiellement des Mollusques Polyplacophores et des microgastéropodes.
- Suspensivores (S) : ils se nourrissent dans la tranche d'eau au-dessus du sédiment, par filtration des particules alimentaires et du plancton en suspension ; c'est le cas par exemple de nombreux Mollusques Bivalves.

- Dépositoires de surfaces (DS) : ils se nourrissent de particules organiques, support de bactéries et d'algues unicellulaires, qui décantent sur le sédiment ; il s'agit en grande partie des Polychètes sédentaires et de certains Mollusques vivant sur la couche sédimentaire superficielle.
- Dépositoires de sub-surface (DSS) : ces animaux vivent en profondeur dans le sédiment qu'ils ingèrent pour prélever la matière organique (micro-organismes, méiofaune benthique, bactéries) ; il s'agit essentiellement de Polychètes sédentaires.

Résultats

1. La disposition des peuplements en 1961

Les données brutes de 1961 publiées par Glémarec (1964) ont été retraitées par les méthodes statistiques adéquates. La première caractéristique était le faible nombre d'espèces présentes, aussi les analyses de la CAH ont-elles été effectuées en considérant toutes les espèces, même celles qui étaient rares. Le dendrogramme (figure 3), réalisé sur les 85 prélèvements retenus, montre un gradient granulométrique allant

des vases (Vm, groupes 1 et 2) aux graviers (Gr, groupe 5). A une distance d'agrégation autour de 50 (distances euclidiennes), deux grands ensembles apparaissent, les vases molles (Vm) à gauche d'une part (groupes 1 et 2) et d'autre part les vases sableuses (Vs, groupe 3), les sables hétérogènes envasés (Shv, groupe 4) et les graviers (Gr, groupe 5). A une distance inférieure (20), cinq groupes sont isolés : Le groupe 1 est formé de 28 stations. Il correspond à une vaste zone longeant le chenal des Truies (figure 2 (1)), de l'est d'Arz jusqu'à l'embouchure de la rivière de Noyal ; il s'agit des vases molles (Vm) de fond de chenal.

Le groupe 2 est formé de 15 stations ; il correspond à trois zones de vases molles séparées géographiquement (figure 2 (2a), (2b), (2c)). Ce groupe est limité à des croissants de vases molles à l'accordé des chenaux, dans des régions correspondant à un ralentissement du courant.

Le groupe 3, situé au nord de Bailleron, contient 13 stations ; il correspond à des vases sableuses (Vs) compactées (figure 2 (3)).

Le groupe 4, situé entre Bailleron et Ilur, contient 9 stations ; il correspond à des sables hétérogènes envasés (Shv) (figure 2 (4)).

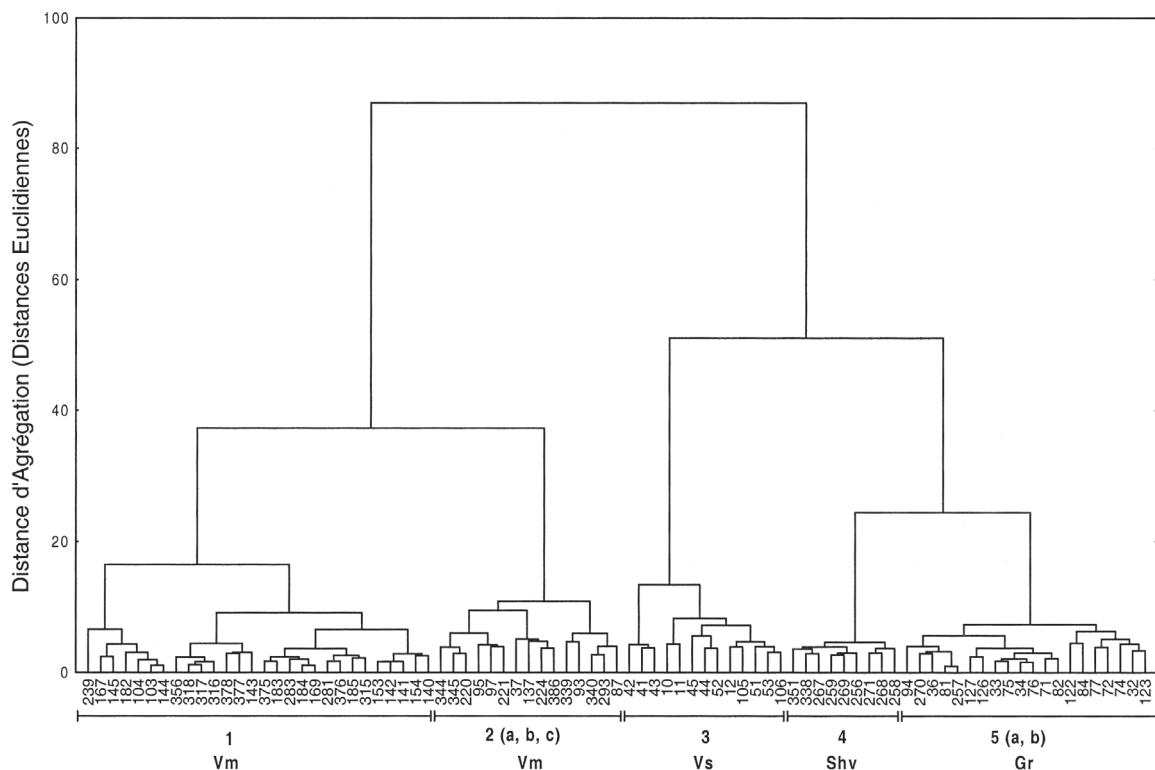


Figure 3. Classification Ascendante Hiérarchique (CAH) établie sur les données des stations retenues pour les campagnes de 1961. Cinq noyaux principaux sont identifiés pour la distance d'agrégation de 20. Au dessus de cette distance, les noyaux ne sont pas identifiables géographiquement. Vm : vases molles, Vs : vases sableuses, Shv : sables hétérogènes envasés, Gr : graviers.

Figure 3. Ascending Hierarchical Clustering (CAH) established on the data of the stations retained for the cruises of 1961. Five principal groups are identified with aggregation distance around 20. Above this limit, these groups are not geographically identifiable. Vm: soft muds, Vs: sandy muds, Shv: muddy heterogenous sands, Gr: gravels.

Le groupe 5 s'étale sur deux zones. La première est située au fond du chenal au sud-est d'Arz et à l'ouest d'Ilur (figure 2 (5a)), et comprend 18 stations. L'autre zone est située entre Bailleron et Ilur (figure 2 (5b)), et comprend les stations 257 et 270. Ce groupe correspond à des graviers (Gr).

L'analyse des paramètres D-P permet d'identifier les espèces responsables de la partition qui précède (tableau 2). Les vases molles (groupes 1 et 2 de la CAH) sont placées à gauche du tableau, les vases sableuses (groupe 3) à droite et les Shv (groupe 4) et graviers (groupe 5) au milieu du tableau. Les vases molles, qu'elles soient de fond de chenal (groupe 1) ou d'accrocs de chenaux (groupe 2), sont caractérisées toutes deux par un ensemble de Bivalves, parmi lesquels *Nucula nitidosa*, *Abra nitida* et *Pandora inaequivalvis* dominent. On retrouve dans le chenal des Truies une influence estuarienne avec la présence conjointe de *Cerastoderma lamarcki* et *C. edule*, alors que *Nephtys hombergii*, espèce euryhaline, est le seul Polychète notable. Dans les vasières du groupe 2, *Turritella communis* devient leader ; d'autres Bivalves apparaissent, tels *Solen marginatus* et *Tapes aureus* (leader dans le groupe 4), ainsi que des Polychètes comme *Melinna palmata* et *Cirriformia tentaculata*. Les Shv (groupe 4) voient la suprématie des Bivalves qui accompagnent le leader *Tapes aureus*, notamment *Parvicardium exiguum*, *Corbula gibba*, *Solen marginatus*. Les graviers à *Nucula nucleus* (groupe 5) sont caractérisés par un plus grand nombre d'espèces à la fois présentes et dominantes avec un coefficient D-P supérieur à 50. La plupart de ces espèces témoignent de l'hétérogénéité du substrat car ce sont des espèces épifauniques et vagiles comme *Syllis* sp., *Harmothoe* sp., *Lepidonotus squamatus*, *Amphipolis squamata*, *Gibbula cineraria*, *Calypterae chinensis*, *Eunice vittata*, *E. harassii*, *Bittium reticulatum*, *Anapagurus hyndmanni*, *Nobsterinereis glauca*, *Perinereis cultrifera*, *Hinia incrassata*, etc. Le peuplement des vases sableuses à *Melinna palmata* (groupe 3) est réellement dominé par son leader accompagné d'autres Polychètes de l'endofaune comme *Euclymene oerstedi*, *Terebellides stroemi*, *Notomastus latericeus*. La présence d'Amphipodes *Ampelisca* spp., témoigne de la stabilité du sédiment compacté. L'Amphipode *Siphonoecetes sabatieri* habite les nombreuses coquilles de *Rissoa membranacea* (J. Adams) qui vit dans les herbiers voisins. Le sédiment étant homogène, on assiste à la disparition de toutes les espèces épifauniques et vagiles caractéristiques au bénéfice d'espèces endofauniques.

L'équabilité (tableau 3) est élevée pour les graviers (0,855), ce qui signifie que le peuplement est diversifié et n'est pas réellement dominé par ses leaders. Ceci est sans doute lié à l'hétérogénéité du substrat (coquillier). Par contre, l'abondance y est très nettement plus faible que dans les sédiments homogènes. C'est dans les vases sableuses compactées que l'abondance est la plus élevée, mais l'équi-

tabilité y est la plus faible (0,385) signifiant que le peuplement est dominé par son leader *Melinna palmata*. Les deux entités de vases molles se distinguent par une abondance nettement supérieure et une équabilité plus faible au fond du chenal (groupe 1), tandis que la richesse spécifique est peu différente. Le nombre de prélèvements est différent selon les entités reconnues et le fait que les échantillons ne soient pas quantitatifs au sens strict nous empêche de développer les comparaisons.

L'analyse de la structure taxonomique (tableau 4) au sein de chaque entité de peuplement, montre que les Mollusques et surtout les Bivalves dominent partout, sauf dans les vases sableuses compactes à *Melinna palmata* où les Polychètes sédentaires deviennent largement majoritaires. Dans les graviers à *Nucula nucleus*, les Mollusques et les Polychètes sont en proportions équivalentes.

Quant à l'analyse trophique (tableau 4), elle montre que les dépositoires, de surface surtout, sont très bien représentés dans les graviers par plusieurs espèces sans une réelle dominance de l'une ou de quelques-unes ; ce sont par exemple *Golfingia elongata*, *Amphicteis gunneri*, *Melinna palmata*. Ils sont extrêmement majoritaires dans les Vm à *Turritella communis* où ils sont représentés essentiellement par *Nucula nitidosa* et *Abra nitida*, dans les Vs par *Melinna palmata* et dans les Vm du chenal des Truies par *Nucula nitidosa* et *Abra nitida*. Ce groupe est la guilde la mieux représentée dans tous les peuplements, sauf celui des Shv où les Bivalves suspensivores *Tapes aureus* et *Parvicardium exiguum* monopolisent le milieu. Ce dernier groupe est aussi présent dans les vases molles à *Turritella communis* à cause notamment de la dominance nette de son leader. La présence des prédateurs est généralement faible, sauf dans les graviers à *Nucula nucleus* grâce à plusieurs espèces dont *Nephtys hombergii* et *Sthenelais boa*. Quelques microbrouilleurs y sont présents quoique de façon discrète ; il s'agit de *Bittium reticulatum*, *Gibbula cineraria* et *G. magus* qui se nourrissent des couvertures algales fixées sur les cailloutis et les coquilles.

La figure 4 rassemble pour les 5 entités reconnues la distribution des différents groupes écologiques. Cette distribution montre que quatre peuplements sur cinq ont une structure de peuplement dominée par le groupe des espèces sensibles (groupe I), ce qui signifie que l'“état de santé” du peuplement est satisfaisant. Dans les graviers, l'apparition significative d'espèces indifférentes peut être interprétée comme un premier signe de perturbation. Celle-ci est réelle (indice biotique, IB 2) dans les vases sableuses à *Melinna palmata* où les espèces tolérantes (groupe III) dominent, ce déséquilibre est également souligné par l'accroissement très significatif de l'abondance, et par les valeurs relativement faibles de H' (1, 424 bits) et de E (0,395).

Tableau 2. Coefficients de Dominance-Présence (D-P) des peuplements de la partie orientale du golfe du Morbihan obtenus avec les données de 1961. Vm : vases molles, Shv : sables hétérogènes envasés, Gr : graviers, Vs : vases sableuses.

Table 2. Coefficients of Dominance-Presence (D-P) of the assemblages in the eastern part of the Morbihan gulf determined from the data of 1961. Vm: soft muds, Shv: muddy heterogeneous sands, Gr: gravels, Vs: sandy muds.

groupes de la CAH entités biosédimentaires	1 Vm	2 Vm	4 Shv	5 Gr	3 Vs
<i>Cerastoderma lamarckii</i> (Reeve)	51				
<i>Cerastoderma edule</i> (Linné)	36				
<i>Abra nitida</i> (Moller)	801	280			2
<i>Spisula subtruncata</i> (Da Costa)	34	53	6	1	15
<i>Abra alba</i> (Wood)	27	152	15	2	15
<i>Dentalium novemcostatum</i> (Lamarck)		102			
<i>Hinia incrassata</i> (Ström)	1	49		46	
<i>Pandora inaequivalvis</i> (Linné)	301	38			43
<i>Nucula nitidosa</i> Winckworth	2494	842	5		44
<i>Nephtys hombergii</i> Savigny	38	23		3	87
<i>Thyone fusus</i> (O.F.Müller)	3		40		
<i>Liocarcinus arcuatus</i> (Leach)			31		1
<i>Ampelisca tenuicornis</i> Liljeborg			31		13
<i>Solen marginatus</i> Pulteney		34	8		24
<i>Turritella communis</i> Risso		2574	8	27	
<i>Corbula gibba</i> (Olivii)	14	177	199	59	5
<i>Melinna palmata</i> Grube		183	20	34	3913
<i>Gibbula magus</i> (Linné)		3	126	15	
<i>Megalomma vesiculosum</i> (Montagu)			66	9	1
<i>Parvicardium exiguum</i> (Gmelin)	2	1	860	30	4
<i>Tapes aureus</i> (Gmelin)	1	14	2381	129	20
<i>Amphicteis gunneri</i> (M. Sars)			56	375	36
<i>Sthenelais boa</i> (Johnston)			1	133	96
<i>Terebellides stroemi</i> (M. Sars)	1	6	42	28	73
<i>Golfingia elongata</i> (Keferstein)			1	37	138
<i>Euclymene oerstedi</i> (Claparède)			5	66	139
<i>Marphysa bellii</i> (Audouin et Milne-Edwards)				89	60
<i>Nucula nucleus</i> (Linné)			10		1732
<i>Lumbrineris latreilli</i> Audouin et Milne-Edwards		2		62	
<i>Cirriformia tentaculata</i> (Montagu)			6	65	2
<i>Syllis</i> sp.				222	
<i>Harmothoë</i> sp.				197	
<i>Lepidonotus squamatus</i> (Linné)				168	
<i>Apseudes latreilli</i> (Milne-Edwards)				162	
<i>Scalibregma inflatum</i> Rathke				148	
<i>Amphipholis squamata</i> (Chiaje)				143	
<i>Gibbula cineraria</i> (Linné)				123	
<i>Calyptroa chinensis</i> (Linné)				118	
<i>Nobsterinereis glauca</i> (Claparède)				118	
<i>Eunice vittata</i> (Chiaje)				106	
<i>Bitium reticulatum</i> (Da Costa)				93	
<i>Eulalia bilineata</i> (Johnston)				63	
<i>Venus verrucosa</i> Linné				63	
<i>Anapagurus hyndmanni</i> (Bell)				60	
<i>Eunice harassii</i> Audouin et Milne-Edwards				56	
<i>Lanice conchilega</i> (Pallas)				56	
<i>Perinereis cultrifera</i> (Grube)				56	
<i>Edwardsia</i> sp.				44	
<i>Aonides oxycephata</i> (M. Sars)				40	
<i>Notomastus latericeus</i> M. Sars		6	1		229
<i>Sabella pavonina</i> Savigny					39
<i>Siphonoecetes sabatieri</i> De Rouville					169
<i>Phoronis psammophila</i> Cori					52
<i>Ampelisca brevicornis</i> (Costa)					47


 : D-P > 50
 : 50 > D-P > 20
 : espèce leader

Tableau 3. Caractéristiques générales des 5 peuplements reconnus en 1961. Vs, Gr, Vm, Shv comme dans le tableau 2.
Table 3. General characteristics of the 5 assemblages recognized in 1961. Vs, Gr, Vm, Shv as in table 2.

paramètres	Vs à <i>Melinna palmata</i>	Gr à <i>Nucula nucleus</i>	Vm à <i>Turritella communis</i>	Vm à <i>Nucula nitidosa</i>	Shv à <i>Tapes aureus</i>
nombre de prélèvements	13	20	15	28	9
S (nb.d'esp présentes)	36	49	31	26	28
A (individus/10 dragues)	2946	171	838	1376	589
H' (bits)	1,424	2,346	2,279	1,224	2,047
écart-type de H'	0,637	0,647	0,400	0,315	0,361
équitabilité (E)	0,385	0,855	0,715	0,476	0,637
écart-type de E	0,155	0,102	0,103	0,104	0,096

Tableau 4. Pourcentages des différents groupes taxonomiques et trophiques des peuplements reconnus en 1961. Vs, Gr, Vm, Shv comme dans le tableau 2.

Table 4. Percentages of the various taxonomic and trophic groups of the assemblages recognized in 1961. Vs, Gr, Vm, Shv as in table 2.

groupes taxonomiques et trophiques	Vs à <i>Melinna palmata</i>	Gr à <i>Nucula nucleus</i>	Vm à <i>Turritella communis</i>	Vm à <i>Nucula nitidosa</i>	Shv à <i>Tapes aureus</i>
Crustacés	1	2	0	0	1
Mollusques	6	45	90	98	89
Polychètes	92	42	10	2	9
divers	1	11	0	0	1
Microbrouteurs	0	3	2	0	2
Carnivores	2	18	2	1	3
Dépos. de surface	89	56	61	90	16
Dépos. de sub-surface	4	6	2	0	1
Détritivores	1	2	0	0	0
Nécrophages	0	2	1	0	0
suspensivores	4	13	32	9	78

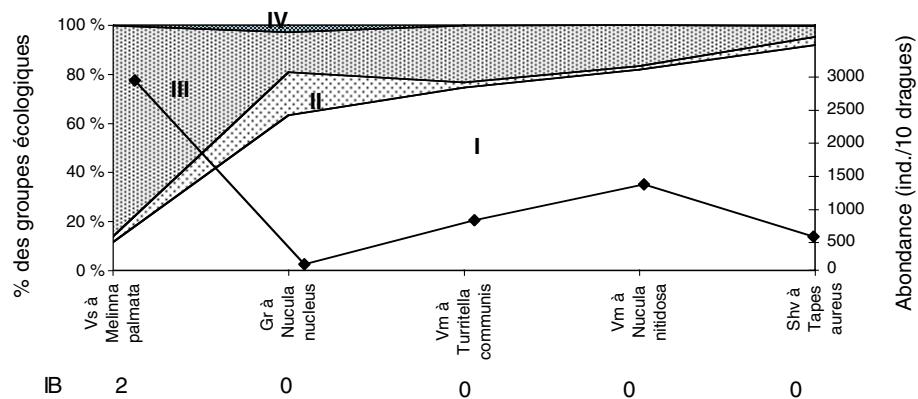


Figure 4. Abondance (courbe), pourcentages des groupes écologiques (I à IV) et indices biotiques (IB) des peuplements reconnus en 1961. Vs, Gr, Vm, Shv comme dans la figure 3.

Figure 4. Abundance (curve), percentages of the ecological groups (I to IV) and biotic index (IB) of the assemblages recognized in 1961. Vs, Gr, Vm, Shv as in figure 3.

2. La disposition des peuplements en 1995

En 1961 l'analyse granulométrique n'était que ponctuelle et n'avait pas été réalisée sur chaque station. La disposition des peuplements benthiques étant très liée à la granulométrie du sédiment, l'analyse réalisée sur les stations échantillonnées en octobre 1995 (figure 5) permet, grâce au diagramme triangulaire de Shepard (figure 6), de classer les stations en 5 groupes :

vases (Vm) : taux de pélites $\geq 70\%$, taux de graviers $\leq 7\%$, 23 stations ;

vases sableuses (Vs) : 35 à 70 % de pélites, taux de graviers $\leq 15\%$, 13 stations ;

vases hétérogènes (Vh) : 50 à 60 % de pélites, 15 à 25 % de graviers, 2 stations ;

sables hétérogènes envasés (Shv) : 10 à 35 % de pélites, taux de graviers $< 30\%$, 7 stations ;

graviers (Gr) : taux de vases $< 15\%$, taux de graviers $> 35\%$, 2 stations.

Dans la Classification Ascendante Hiérarchique, CAH (figure 7), les stations de vases molles (groupe 1) apparaissent les plus isolées et à une distance d'agrégation de 10 (distances euclidiennes), six groupes de stations sont isolés ; ils correspondent bien aux données granulométriques puisqu'ils permettent de séparer nettement les différents types sédimentaires. Toutefois, et afin d'avoir un noyau de Vs plus consolidé et homogène, le petit groupe formé des stations

71, 77, 79 et 83 à majorité de vases est groupé avec l'autre petit groupe adjacent de stations de vases (37, 65 et 107). Ce dernier groupe ainsi formé, relativement hétérogène d'un point de vue faunistique, apparaît par contre plus homogène du point de vue de la nature sédimentaire.

Le groupe 1 est formé de 8 stations de vases molles (Vm), d'une station de vases sableuses (27) et d'une station de Shv (75). Ce groupe est appelé "Vm du chenal des Truies".

Le groupe 2 comprend 4 stations de sables hétérogènes envasés (51, 89, 91, 105), deux stations de graviers (101 et 103) et une station de vases sableuses (99). Ce groupe est appelé communément "Shv".

Le groupe 3 est composé des stations de vases compactes (Vc) et d'une station de vases sableuses (33). Il sera appelé "Vc de Bailleron".

Le groupe 4 est composé seulement des deux stations de vases hétérogènes (Vh).

Le groupe 5 est composé de deux sous-groupes de stations de vases pauvres et une autre de vases sableuses (77). L'association de ces deux sous-groupes, pourtant plus hétérogènes du point de vue faunistique, est d'ordre granulométrique puisque tous deux correspondent à des vases, appelées communément "V de la rivière de Sarzeau".

Le groupe 6 est le plus important, il contient 9 stations de vases sableuses (Vs), 2 stations de vases (23 et 29) et 2 stations de Shv (41 et 73). Il est appelé communément "Vs".

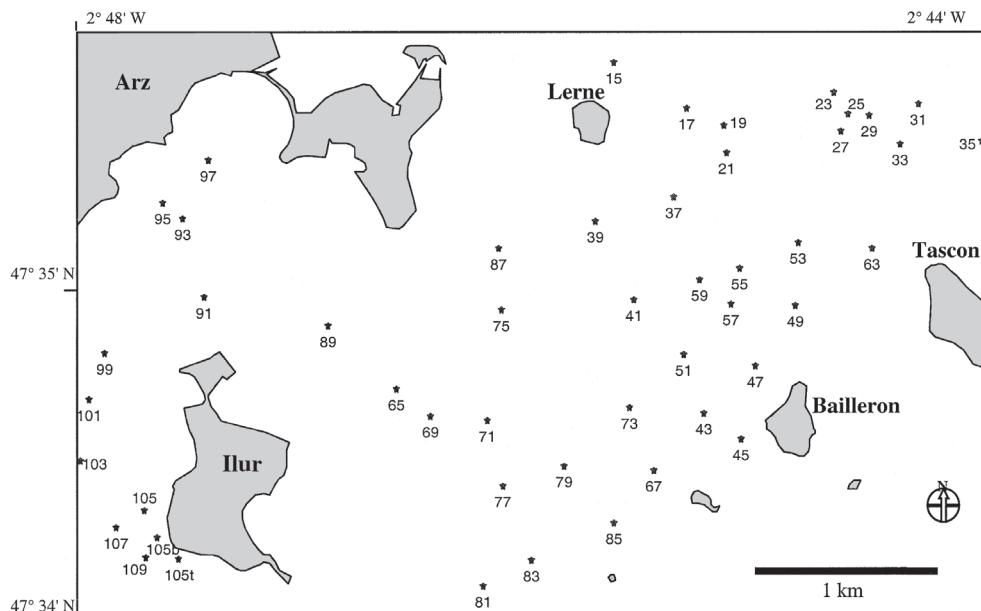


Figure 5. Localisation géographique des stations échantillonnées en 1995.

Figure 5. Geographical location of the stations sampled in 1995.

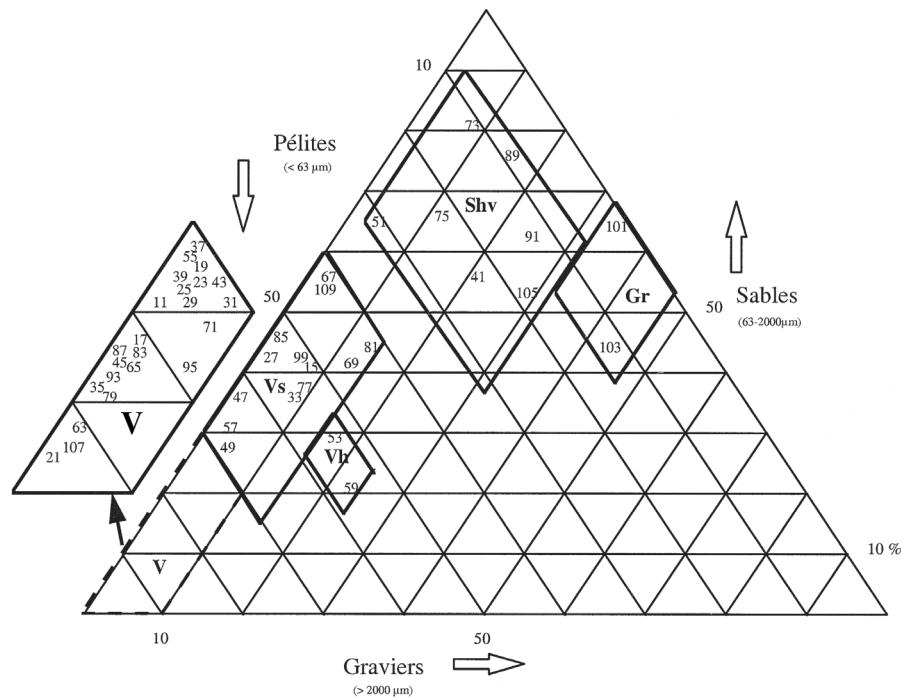


Figure 6. Diagramme triangulaire de Shepard permettant de grouper les stations en 5 grands ensembles sédimentaires. V : vases, Vs : vases sableuses, Vh : vases hétérogènes, Shv : sables hétérogènes envasés et Gr : gravier.

Figure 6. Triangular diagram of Shepard allowing to group the stations in 5 sedimentary units. V: muds, Vs: sandy muds, Vh: heterogeneous muds, Shv: muddy heterogenous sands and Gr: gravels.

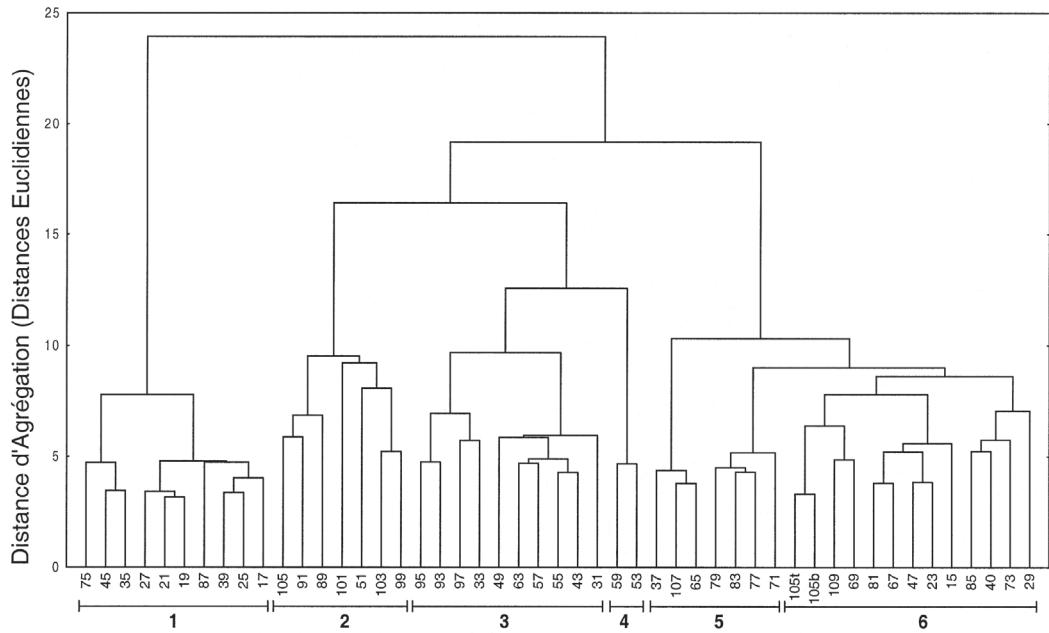


Figure 7. Classification Ascendante Hiérarchique (CAH) établie sur les données biologiques de 1995. Six noyaux sont identifiés pour une distance d'agrégation de 10. Les abréviations utilisées sont les mêmes que dans le tableau 5.

Figure 7. Ascending Hierarchical Clustering (CAH) established on the biological data of 1995. Six groups are identified for an aggregation distance near 10. Abbreviations are the same as in table 5.

Le tableau 5 contient les valeurs de Dominance-Présence D-P des 6 entités biosédimentaires reconnues en 1995. Par rapport au tableau similaire réalisé sur les données de 1961 (tableau 2), il est évident qu'il ne contient que très peu de valeurs nulles. On constate aussi que les leaders des peuplements ont des D-P très inférieures à celles établies en 1961 (121-463 en 1995 contre 1732-3913 en 1961). Tout est beaucoup plus homogène en 1995 et les différences entre les groupes semblent très atténuées, ce qui était également apparent avec la CAH. Ce tableau permet tout de même de définir les espèces leaders dans chaque entité biosédimentaire, même si elles ne sont pas réellement dominantes comme c'était le cas en 1961.

- Les sables hétérogènes envasés (groupe 2) sont caractérisés par la présence de *Crepidula fornicata* dont le coefficient D-P est très faible (121). Ils semblent avoir d'autres espèces caractéristiques comme les Annélides *Caulieriella alata*, *C. bioculata*, *Pomatoceros triqueter*, *Aonides oxycephala*, et certains Crustacés comme *Corophium* sp., *Phtisica marina*, *Ampelisca diadema*.

- Trois types de peuplements de vasières sont situés au centre du tableau. Ils ont le maximum d'espèces en commun et ne se distinguent que par des différences quantitatives entre leaders. Ils ont en commun la majorité des espèces dominantes dont la plupart sont des Polychètes comme *Melinna palmata*, *Cirriformia tentaculata*, *Marphysa bellii*, *Euclymene oerstedi*, *Chaetozone setosa*, *Notomastus latericeus*. Ce sont :

* les vases à *Melinna palmata-Euclymene oerstedi* (groupe 5 de la CAH) caractérisées aussi par deux *Ampelisca* ;

* les vases sableuses à *Melinna palmata-Marphysa bellii* (groupe 6) ;

* les vases à *Cirriformia tentaculata-Melinna palmata* (groupe 3). Ici *Melinna palmata* est supplantée par le cirrulidé *Cirriformia tentaculata*.

- Un faciès très localisé (groupe 4), correspondant aux vases hétérogènes (Vh), a été isolé. Il est défini essentiellement par *Tharyx marioni* et correspond à la présence sur le platier de crépidules, ce qui entraîne la présence de Polychètes opportunistes (*Tharyx marioni*, *Capitella capitata*) et d'Amphipodes détritivores (*Gammarus locusta*, *Microdeutopus anomalus*, *Ampithoe rubricata*, *Dexamine spinosa*), qui utilisent les crépidules comme support et refuge. Ce "récif" de crépidules favorise la fixation de végétaux et de leurs consommateurs.

- Quant aux vases du chenal des Truies (groupe 1), elles sont caractérisées par le leader *Nephtys hombergii* accompagné de *Streblospio shrubsolii*, *Melinna palmata* et des Bivalves *Cerastoderma lamarcki*, *C. edule* et *Parvicardium exiguum*.

La richesse spécifique (tableau 6) est relativement très élevée dans les vases sableuses à *Melinna palmata*.

Marphysa bellii, moyenne dans les Shv à *Crepidula fornicata*, les vases à *Melinna palmata-Euclymene oerstedi* et les vases à *Cirriformia tentaculata-Melinna palmata*, et relativement faible dans les Vh à *Tharyx marioni* et les vases molles à *Nephtys hombergii-Cerastoderma* spp. Quant à l'abondance, elle est dans les Vh à *Tharyx marioni*, à l'inverse de S, très élevée compte tenu de la présence de petits Polychètes opportunistes. Les Vm à *Nephtys hombergii-Cerastoderma* spp. apparaissent les plus pauvres selon le critère d'abondance. Les valeurs de l'équitabilité ne montrent pas une grande différence entre les peuplements.

Les Polychètes sont largement dominants dans ces peuplements (tableau 7) et surtout dans les Vases à *Melinna palmata-Euclymene oerstedi*, les vases compactes, Vc, à *Cirriformia tentaculata* et les vases sableuses, Vs, à *Melinna palmata-Marphysa bellii*, sédiments toujours compacts. Les Crustacés sont classés en deuxième rang dans les sédiments plus grossiers, les sables hétérogènes envasés, Shv, à *Crepidula fornicata* et les vases hétérogènes, Vh, à *Tharyx marioni*, c'est-à-dire là où il y a hétérogénéité du fait de la présence de cailloutis et de coquilles où ils se réfugient. Leurs abondances sont comparables à celles des Polychètes. Par contre les Mollusques sont mieux représentés dans les vases molles du chenal et les Échinodermes sont partout les moins bien représentés.

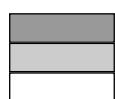
L'analyse trophique révèle que les détritivores ne sont bien représentés que dans les sédiments hétérogènes Shv et Vh (tableau 7). Ce sont les dépositaires de surface qui sont les mieux représentés (groupes 3, 4, 5 et 6 de la CAH), sauf dans les vases molles du chenal où les carnivores représentés par *Nephtys hombergii* et les Bivalves suspensivores sont les groupes dominants. Les suspensivores sont abondants dans les chenaux (chenal des Truies et chenal d'Arz), où les courants forts remettent en suspension le matériel particulaire. Ces mêmes groupes dominent dans les Shv où l'hydrodynamisme est intense. Par contre, dans les vasières bien établies et compactes, les dépositaires de sub-surface apparaissent.

En reprenant la définition des indices biotiques IB, établie sur les données de 1961, il apparaît que les vases qui occupent les platiers de la baie de Sarzeau sont habitées par des peuplements en état de déséquilibre (IB 2) avec une dominance d'espèces tolérantes (figure 8) ; il s'agit des vases sableuses à *Melinna palmata-Marphysa bellii*. Les vases à *Melinna palmata-Euclymene oerstedi* qui les jouxtent sont aussi en état de déséquilibre, mais elles ont perdu une partie de la richesse spécifique des premières. Sur les vases compactes des platiers (Vc) apparaît le groupe des opportunistes (IV) sans qu'ils soient exclusifs, d'où le double indice 0-4, preuve d'un état de dégradation ; c'est aussi le cas au bas de l'herbier d'Arz. Dans les Vh, au cœur de ces vasières, le peuplement est plus dégradé. Il est dominé par les opportunistes (IB 4). Les vases molles du chenal

Tableau 5. Coefficients de Dominance-Présence (D-P) des peuplements de la partie orientale du golfe du Morbihan identifiés en 1995. Shv : sables hétérogènes envasés, V : vases pures, Vs : vases sableuses, Vc : vases compactes, Vh : vases hétérogènes, Vm : vases molles.

Table 5. Coefficients of Dominance-Presence (D-P) of the assemblages of the eastern part of the Morbihan gulf determined from the data of 1995. Shv: muddy heterogenous sands, V: pure muds, Vs: sandy muds, Vc: consolidated muds, Vh: heterogeneous muds, Vm: soft muds.

groupes de la CAH entités biosédimentaires	2 Shv	5 V	6 Vs	3 Vc	4 Vh	1 Vm
<i>Caprella acanthifera</i> Leach	34					
<i>Caulieriella alata</i> (Southern)	67	4	8	7	8	
<i>Pomatoceros triquetter</i> (Linné)	59			3	1	
<i>Parvicardium scabrum</i> (Philippi)	25	3				
<i>Aonides oxycephala</i> (M. Sars)	24		5	1		
<i>Caulieriella bioculata</i> (Keferstein)	34	2	3	3	2	
<i>Corophium</i> sp.	30	1	4	1	12	
<i>Golfingia elongata</i> (Keferstein)	39	1	2	6	2	
<i>Phtisica marina</i> Slabber	22	3	15	6	16	
<i>Ampelisca diadema</i> (Costa)	28	34	7	2		
<i>Crepidula fornicata</i> (Linné)	121	13	7	48	58	27
<i>Apseudes latreilli</i> (Milne-Edwards)	33	2	4	19	43	2
<i>Nucula nitidosa</i> (Winckworth)		48	3	1		8
<i>Ampelisca tenuicornis</i> Liljeborg	9	82	37	1		2
<i>Ampelisca typica</i> (Bate)	11	78	1			1
<i>Euclymene oerstedi</i> (Claparède)	4	90	68	24		9
<i>Heteromastus filiformis</i> (Claparède)	7	36	14	14	3	2
<i>Harpinia pectinata</i> G.O. Sars	2	33	11	3		2
<i>Abra alba</i> (Wood)	2	22	10	4	1	3
<i>Labidoplax digitata</i> (Montagu)		20		1		13
<i>Marphysa bellii</i> (Audouin et Milne-Edwards)	58	43	93	72	4	13
<i>Cyathura carinata</i> (Kröyer)	48	12	41	1		
<i>Chaetozone setosa</i> Malmgren	40	74	40	52	77	30
<i>Melinna palmata</i> Grube	37	245	321	127		92
<i>Parvicardium exiguum</i> (Gmelin)	27	26	65	79	5	70
<i>Cirriformia tentaculata</i> (Montagu)	9	39	20	171	38	
<i>Notomastus latericeus</i> M.Sars	13	25	21	45	24	2
<i>Clymenura clypeata</i> (Saint Joseph)	1		67	1		
<i>Ampithoe rubricata</i> (Montagu)	1	3	5	46	19	6
<i>Sabella pavonina</i> Savigny		3	1	31		
<i>Platynereis dumerilii</i> (Audouin et Milne-Edwards)	2		1	21	6	4
<i>Microdeutopus</i> sp.	15	4	11	34	184	8
<i>Tharyx marioni</i> (Saint Joseph)	1	7	18	11	463	10
<i>Gammarus locusta</i> (Linné)					95	
<i>Capitella capitata</i> (Fabricius)	1	4			62	
<i>Microdeutopus anomalus</i> (Rathke)	1			13	55	
Nématodes indéterminés	1			13	46	
<i>Dexamine spinosa</i> (Montagu)	13		7	4	35	1
<i>Aora typica</i> Kröyer	5	2	2	5	28	3
<i>Schistomysis kervillei</i> (G.O. Sars)					20	
<i>Nephtys hombergii</i> Savigny	1	16	17	35	1	221
<i>Cerastoderma lamarcki</i> (Reeve)						133
<i>Streblospio shrubsolii</i> (Buchanan)						127
<i>Cerastoderma edule</i> (Linné)	15			2		93
<i>Ampelisca brevicornis</i> (Costa)		3	12	2		55
<i>Eunice harassii</i> (Audouin et Milne-Edwards)						36
<i>Amphipholis squamata</i> (Chiaje)	10	3	1	5	4	36
<i>Spisula subtruncata</i> (Da Costa)			1			25
<i>Parvicardium ovale</i> (Sowerby)						20



: D-P > 50
: 50 > D-P > 20
: espèce leader

Tableau 6. Caractéristiques générales des 6 peuplements identifiés en 1995. Vh, Vm, Vc, Vs, V, Shv comme dans le tableau 5.
Table 6. General characteristics of the 6 assemblages recognized in 1995. Vh, Vm, Vc, Vs, V, Shv as in table 5.

paramètres	Vh à <i>Tharyx marioni</i>	Vm à <i>Nephtys hombergii</i>	Vc à <i>Cirriformia tentaculata</i>	Vs à <i>Melinna palmata</i> <i>Marphysa bellii</i>	V à <i>Melinna palmata</i> <i>Euclymene oerstedi</i>	Shv à <i>Crepidula fornicata</i>
nombre de prélèvements	4	16	16	24	16	10
S (nb.d'esp présentes)	93	93	149	186	156	163
A (ind. m ⁻²)	10135	1326	4911	6096	5440	4594
H' (bits)	3,918	3,325	4,210	3,681	3,723	4,262
écart-type de H'	0,023	0,483	0,450	0,393	0,906	0,952
équitabilité (E)	0,638	0,702	0,706	0,622	0,630	0,707
écart-type de E	0,002	0,108	0,084	0,072	0,130	0,102

Tableau 7. Pourcentages des différents groupes taxonomiques et trophiques des peuplements reconnus en 1995. Vh, Vm, Vc, Vs, V, Shv comme dans le tableau 5.

Table 7. Percentages of the various taxonomic and trophic groups of the assemblages recognized in 1995. Vh, Vm, Vc, Vs, V, Shv as in table 5.

groupes taxonomiques et trophiques	Vh à <i>Tharyx marioni</i>	Vm à <i>Nephtys hombergii</i>	Vc à <i>Cirriformia tentaculata</i>	Vs à <i>Melinna palmata</i> <i>Marphysa bellii</i>	V à <i>Melinna palmata</i> <i>Euclymene oerstedi</i>	Shv à <i>Crepidula fornicata</i>
Crustacés	37	11	14	13	15	34
Mollusques	6	30	19	13	9	26
Polychètes	49	54	63	73	74	37
divers	8	5	4	1	2	4
microbrouteurs	0	0	0	0	0	1
carnivores	5	31	16	18	9	22
dépos. de surface	61	29	47	51	58	27
dépos. de sub-surface	7	2	9	13	14	4
détritivores	15	3	6	3	3	11
nécrophages	0	1	1	0	0	0
suspensivores	12	34	21	16	17	35

des Truies correspondent à un peuplement de transition où les groupes écologiques II et III sont bien représentés. Le peuplement est pauvre en abondance et en richesse spécifique, ce qui nous autorise à le classer en état écotonal (IB 3) avec la présence significative du groupe d'espèces indifférentes auquel appartient *Nephtys hombergii*. En effet, la définition des indices biotiques de numérotation paire suppose un seuil d'abondance minimal. Lorsque ce n'est pas le cas, comme ici, il s'agit d'un écotone ou étape de transition. Dans la continuité de ce chenal, vers l'aval, les sédiments hétérogènes envasés voient la suprématie du groupe des espèces tolérantes (III) ; c'est déjà un stade de déséquilibre (IB 0-2). Certaines localités abritées sont les plus touchées, leurs peuplements étant dominés à environ 62 % par des espèces opportunistes du premier ordre : *Capitella capitata*

à la station 75 et deux espèces de Nématodes à la station 97.

La totalité des stations échantillonnées en 1961 et en 1995 a permis d'élaborer les cartes biosédimentaires (figure 9). On constate que les sédiments envasés sont de plus en plus étendus et que les vases pures autrefois limitées essentiellement aux chenaux gagnent aujourd'hui les platiers de la zone centrale. Cette action a conduit à la régression des graviers qui se sont transformés en Shv, c'est le cas au sud d'Arz, dans le chenal de Boédé et dans la partie aval de la rivière de Noyal. A leur tour les Shv dans la partie amont de la rivière de Noyal se sont envasés (Vs). Notons que la présence d'herbiers de *Zostera marina* (Linné) est rare, elle est comparable en 1961 et en 1995, et limitée essentiellement à deux croissants à l'est d'Arz.

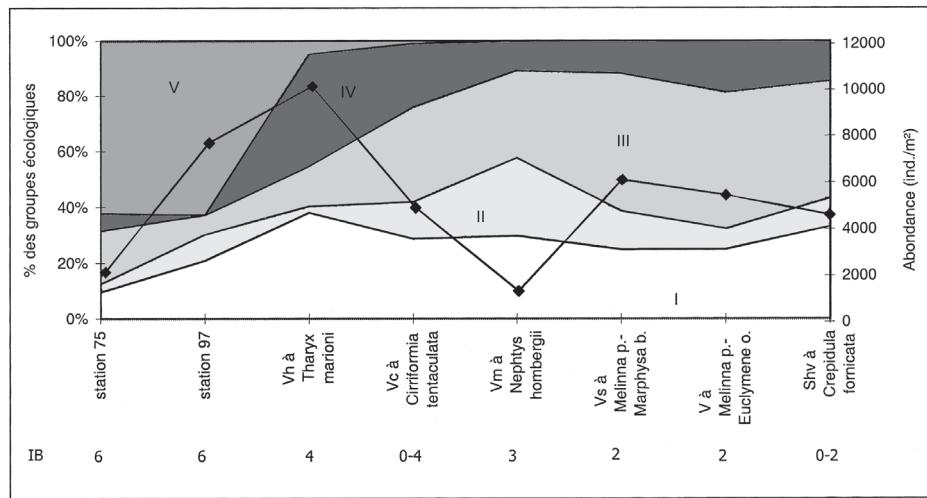


Figure 8. Abondance (courbe), pourcentages des groupes écologiques (I à V) et indices biotiques (IB) des peuplements en 1995.

Figure 8. Abundance (curve), percentages of the ecological groups (I to V) and biotic index (IB) of the assemblages recognized in 1995.

3. Suivi à long terme de quelques noyaux de peuplements

Les données de 1961 et de 1995 révèlent donc des états de peuplements très différents (tableau 8), et pour mieux analyser cette évolution à long terme les données sur les étapes intermédiaires (1969 et 1975) sont fort utiles. Nous disposons de données réellement quantitatives obtenues à la benne à partir de 1969, mais seulement certains sites privilégiés ont ainsi été échantillonnés, nous les appelons noyaux de peuplements (figure 10) et nous en avons retenu trois dans l'analyse ci-dessous.

La figure 11 illustre pour les trois noyaux l'évolution des paramètres richesse spécifique (S), abondance (A), équitabilité (E), ainsi que la succession des espèces aux places de leaders ; de plus l'état de dégradation des peuplements se traduit dans les indices biotiques (IB). Les données de 1961 ne sont que semi-quantitatives, aussi il serait imprudent de développer des comparaisons des données S et A. Il est cependant évident que les valeurs de ces paramètres sont en augmentation depuis 1969. Quant à l'équitabilité, elle est faible en 1961 dans la zone amont (Bailleron et chenal des Truies), puis elle augmente nettement en 1969 pour se stabiliser en 1995 à une valeur commune légèrement inférieure. Dans le noyau en aval (Ilur), l'évolution de l'équitabilité est identique, sauf en 1961 où elle est relativement plus élevée. L'évolution globale des peuplements montre qu'en 1961 les espèces sensibles dominent. En 1969, ce sont les espèces tolérantes qui apparaissent et témoignent du déséquilibre du milieu. En 1975, on enregistre le retour des espèces sensibles et, en 1995, le milieu est dominé par des espèces tolérantes et surtout des espèces opportunistes témoins d'une dégradation importante des peuplements.

Sur la figure 12 sont portés les pourcentages des groupes taxonomiques et des groupes trophiques, pour les quatre campagnes et dans les trois noyaux. L'évolution temporelle globale montre que les peuplements sont de plus en plus diversifiés.

noyau 1 : les vases molles du chenal des Truies

La tendance générale est à un peuplement de plus en plus riche en termes d'abondance et de richesse spécifique. En 1961, le peuplement est dominé exclusivement par les Mollusques (98 %) dont la plupart sont des Bivalves dépositaires de surface. Les suspensivores n'atteignent que 9 %. Quant aux carnivores, ils ne sont représentés que par le Polychète *Nephtys hombergii* qui reste très rare. Le chenal des Truies est alors comblé de débris de zostères, ce qui correspond vraisemblablement à des conditions anoxiques (Glémarec, 1964). Les dépositaires de surface restent toujours présents pendant les autres campagnes, mais sont de moins en moins abondants. Quant aux suspensivores, ils régressent en 1969 de 9 à 2 %, puis explosent en 1975 (69 %), en liaison avec les herbiers, ensuite ils régressent en 1995 à 35 % malgré l'importance croissante des espèces. Les carnivores apparaissent de plus en plus nombreux au cours des trois dernières campagnes.

La dominance relative des groupes écologiques montre que les espèces sensibles sont largement majoritaires en 1961. L'arrivée des espèces tolérantes en 1969 suggère un état de déséquilibre (IB 2) qui s'est normalisé avec le retour des espèces sensibles en 1975. Enfin en 1995, les espèces tolérantes et surtout les opportunistes sont dominantes avec une abondance faible (1326 individus m^{-2}) ; le secteur semble alors dans un état dégradé (IB 3).

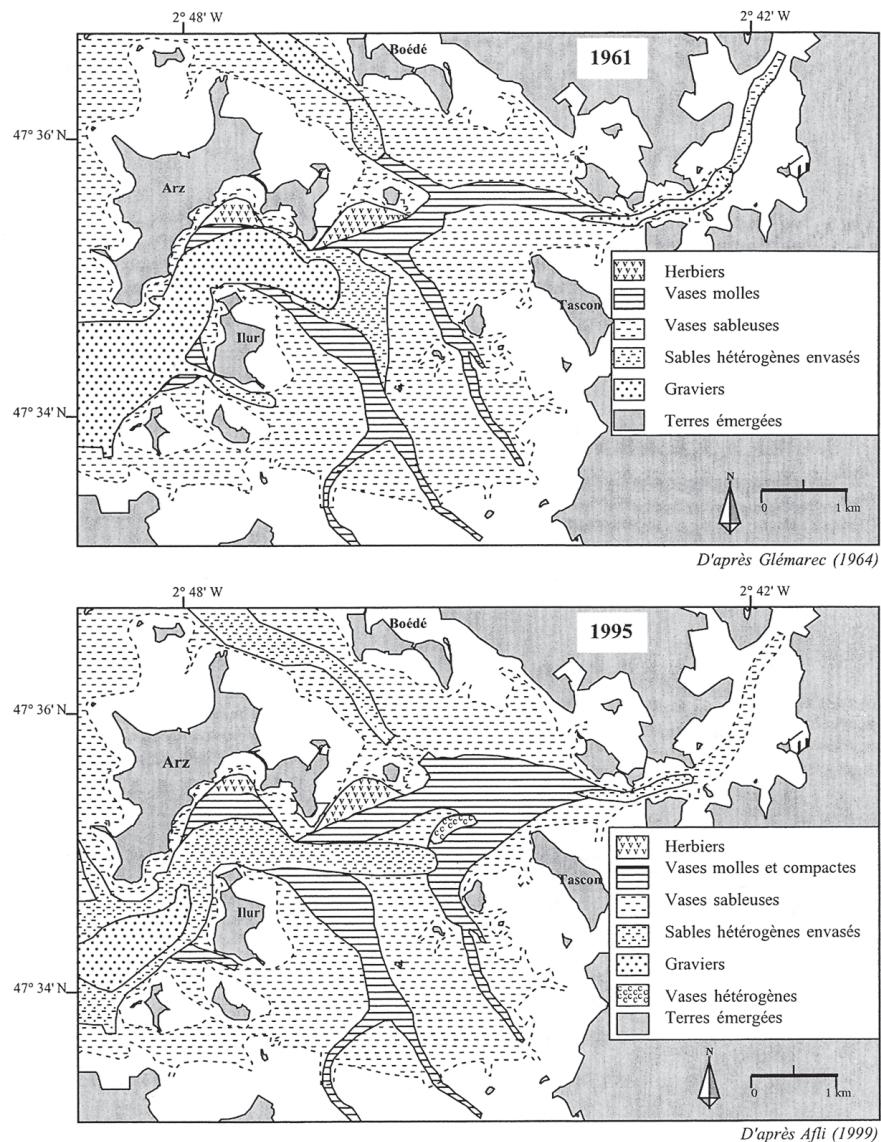


Figure 9. Distribution des grandes unités de peuplement dans le bassin oriental du golfe du Morbihan en 1961 et 1995.
Figure 9. Distribution of the great assemblages in the Eastern part of the Morbihan gulf in 1961 and 1995.

noyau 2 : les vases compactes de Bailleron

L'évolution générale des paramètres S, A et E est à la croissance. Le peuplement est dominé en 1961 par son leader *Melinna palmata* et pendant les autres campagnes il n'y a pas de dominance nette d'une ou de quelques espèces. Ce peuplement est constitué presque exclusivement de Polychètes (92 %) et les dépositoires de surface sont largement dominants (89 %). Si la dominance des Polychètes persiste dans ce noyau pendant les autres campagnes, elle n'est toutefois pas aussi importante. En fait, il y a une pré-

sence plus marquée des Bivalves dès 1969 (24 %), et les Crustacés font réellement leur apparition en 1995 (14 %). En 1969, les dépositoires de surface ne représentent plus qu'un peu plus de la moitié (55 %) du peuplement et les dépositoires de sub-surface sont relativement bien représentés (22 %). Les carnivores, constitués des mêmes espèces qu'en 1961, passent de 2 à 11 %. En 1975, la situation est comparable à la précédente et les Bivalves *Abra ovata* (Philippi) et *Loripes lucinalis* (Lamarck) font leur apparition et atteignent de fortes densités en 1975 en liaison avec

Tableau 8. Devenir des noyaux de peuplement définis en 1961 et revisités en 1995. IB = indice biotique, Gr, Vm, Shv, Vs, V, Vc comme dans le tableau 5.

Table 8. General evolution of assemblages recognized in 1961 and resampled in 1995. IB = biotic index, Gr, Vm, Shv, Vs, V, Vc as in table 5.

	Arz-Ilur	rivière de Sarzeau	Arz	Centre	Bailleron	Chenal des Truies
1961	Gr à <i>Nucula nucleus</i>	Vm à <i>Turritella communis</i>	Vm à <i>Turritella communis</i>	Shv à <i>Tapes aureus</i>	Vs à <i>Melinna palmata</i>	V à <i>Nucula nitidosa</i>
IB	0	0	0	0	2	0
IB	0-2	2	0-4	2	0-4	3
1995	Shv à <i>Crepidula fornicata</i>	Vm à <i>Melinna palmata-Euclymene oerstedi</i>	Vc à <i>Cirriformia tentaculata</i>	Vm à <i>Melinna palmata-Euclymene oerstedi</i>	Vc à <i>Cirriformia tentaculata</i>	Vm à <i>Nephthys hombergii</i>

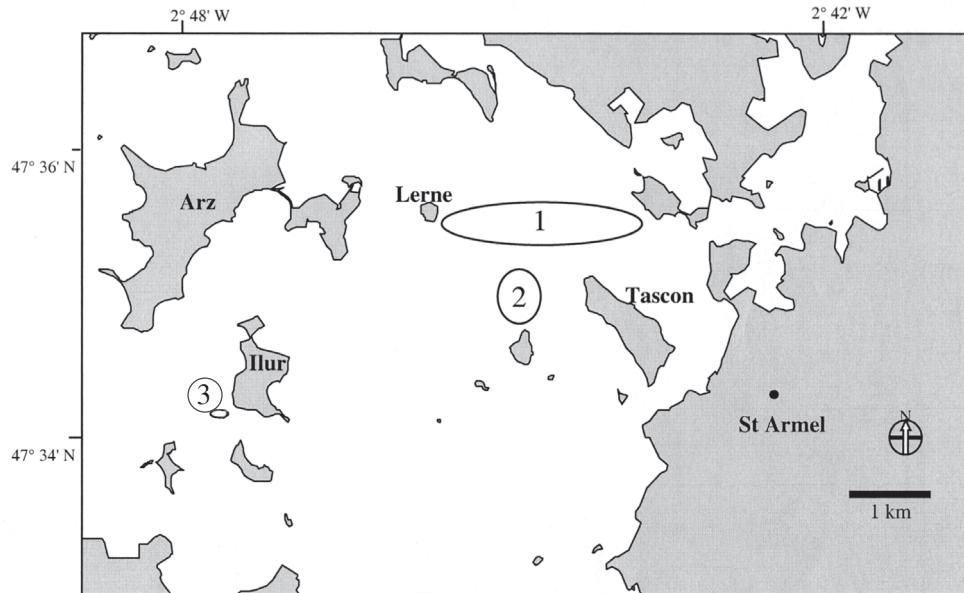


Figure 10. Localisation géographique des noyaux du suivi à long terme. (1 à 3).
Figure 10. Geographical location of the studied long-term noda. (1 to 3).

la présence des herbiers. En 1995, on constate l'apparition des Crustacés (14 %) ; ce sont des Amphipodes et un Tanaïdace (*Apseudes latreilli*) détritivores. Parallèlement, on assiste à la disparition de Bivalves, mais avec le retour de *Melinna palmata* et l'apparition de *Cirriformia tentaculata*, les dépositoires de surface passent alors de 37 à 47 %. Par contre, les dépositoires de sub-surface baissent de 19 à 9 %.

Les indices biotiques montrent que le peuplement est dans un état de déséquilibre en 1961 (IB 2), cette situation s'améliore (IB 0-2) en 1969 pour passer à un état normal (IB

0) en 1975, puis revenir à une situation de déséquilibre (IB 0-4) en 1995.

noyau 3 : les vases d'Ilur

En 1961, à l'inverse des autres noyaux, l'équitabilité est plus élevée (0,66), ce qui signifie qu'il n'y a pas de domination réelle d'une ou de quelques espèces au sein du peuplement. Par contre, la valeur la plus faible dans ce noyau est enregistrée en 1969 (0,55), où le peuplement est dominé par son leader *Abra nitida*. En 1961 et 1969, les Mollusques

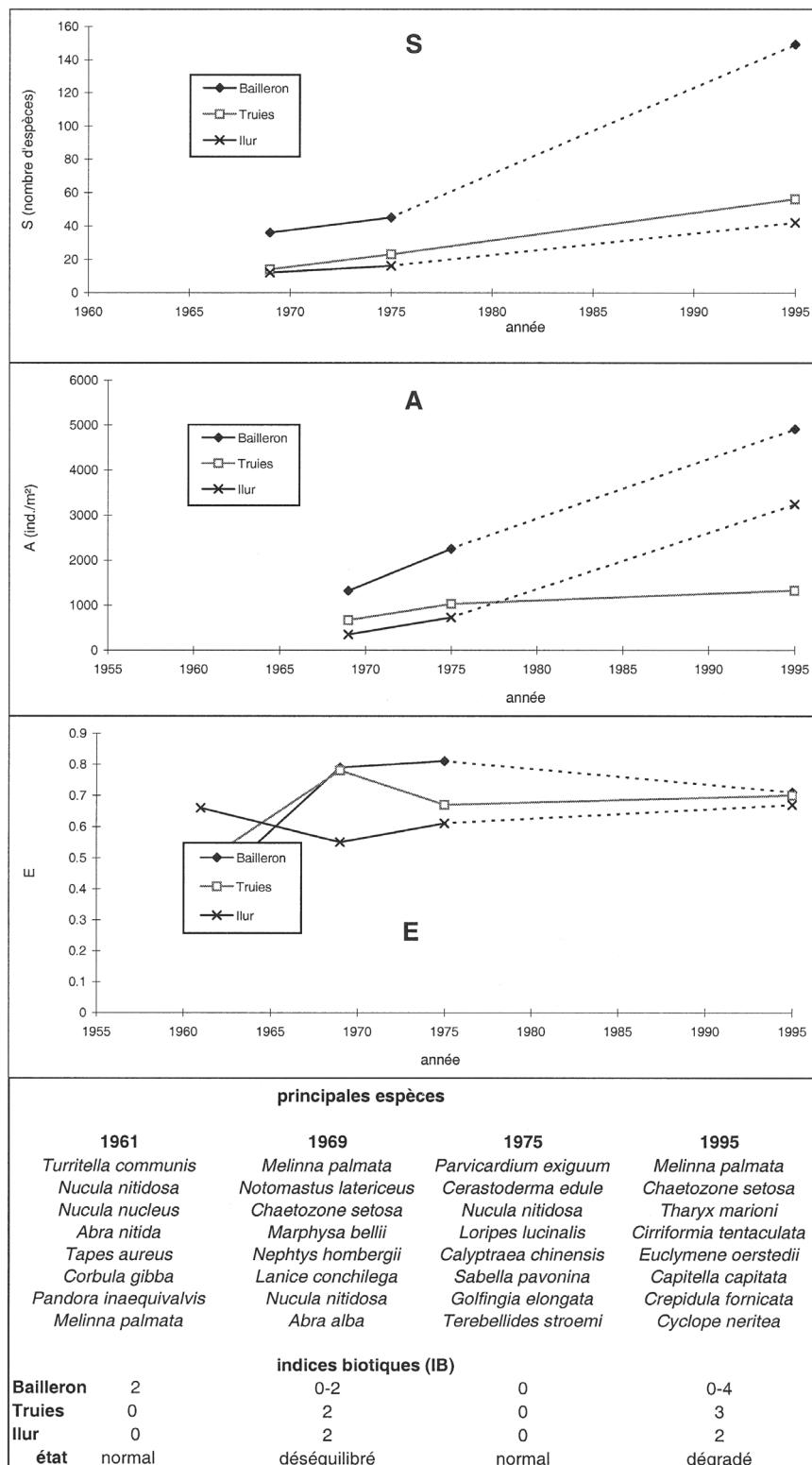


Figure 11. Évolution à long terme des paramètres synthétiques: richesse Spécifique (S), Abondance (A), Équitabilité (E), ainsi que des espèces leaders et des indices biotiques (IB).

Figure 11. Long-term evolution of the synthetic parameters: Specific richness (S), Abundance (A), Equitability (E) with the leader species and biotic index (IB).

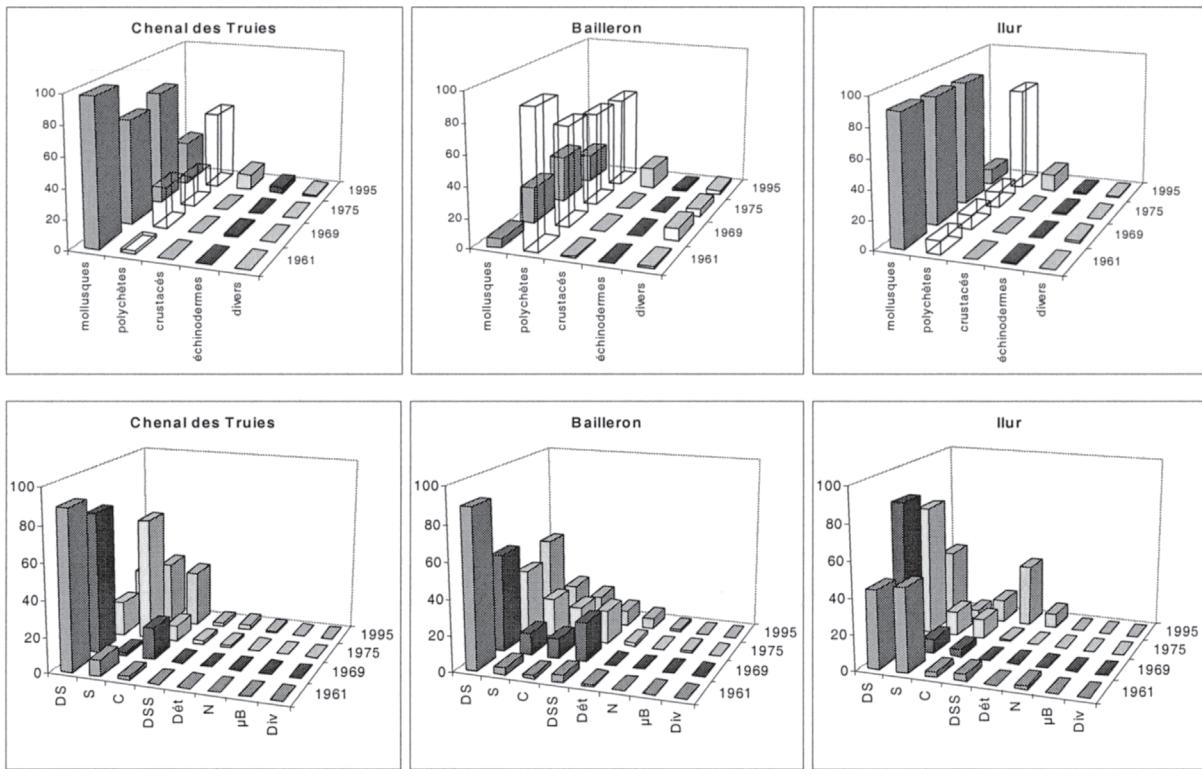


Figure 12. Évolution à long terme (A) des pourcentages des groupes taxonomiques et (B) des groupes trophiques dans les trois noyaux du suivi temporel. DS : dépositaires de surface, S: suspensivores, C : carnivores, DSS : dépositaires de sub-surface, Det : détritivores, N: nécrophages, μ B : microbrouteurs et Div : divers.

Figure 12. Long-term evolution of (A) the percentages of the taxonomic groups and (B) the trophic groups in the three noda. DS: surface deposit-feeders, S: suspension-feeders, C: carnivores, DSS: sub-surface deposit feeders, Det: detritus-feeders, N: necrophagous, μ B: micrograzers and Div: miscellaneous.

sont largement dominants (autour de 90 %). Ils chutent en 1995, cédant la place aux Polychètes (74 %), et les Crustacés apparaissent significativement dans cette dernière campagne (12 %). En 1961, on enregistre une nette domination conjointe des suspensivores (47 %) et des dépositaires de surface (44 %). En 1969, ces derniers (84 %) ont pris largement le dessus sur les autres groupes, notamment les suspensivores qui ne représentent plus que 8 %. La situation en 1975 montre une légère augmentation en faveur des suspensivores. Enfin, en 1995 les dépositaires de sub-surface (35 %) prennent le relais des dépositaires de surface (39 %). Les carnivores (13 %) sont bien présents et on note l'apparition pour la première fois des espèces détritivores (8 %). Quant aux suspensivores, ils ont régressé de 14 à 5 % entre 1975 et 1995.

L'analyse des groupes écologiques montre la présence importante d'espèces opportunistes en 1995 ; malgré cela le peuplement est encore dans un état de déséquilibre (IB 2).

Discussion

A la suite de son travail pionnier dans la région du Kattegat, Petersen en 1911-1912 a été à l'origine des études d'éco- logie benthique (Petersen, 1918). Pearson et al. (1985) ont réexaminé, 70 ans plus tard et de façon méthodique, les mêmes stations et ont été les premiers à envisager les facteurs responsables des fluctuations à long terme enregistrées. Il n'y a pas d'autre travail actuellement publié sur une telle échelle de temps, bien que depuis quelques années des suivis méthodiques aient été entrepris (Ibanez et Dauvin, 1988). Au travail réalisé sur les peuplements dans le golfe du Morbihan s'ajoutent des données partielles sur l'évolution des principaux facteurs environnementaux en partie responsables de la variabilité temporelle des peuplements. En prenant comme indicateurs les peuplements benthiques, il est possible d'esquisser un "bilan de la santé" global du secteur étudié. En effet, l'ensemble du bassin oriental du golfe a subi d'importantes modifications depuis le début des

années 60, et seul le secteur du sud d'Arz semble moins affecté, même s'il enregistre aujourd'hui un enrichissement notable (Aflfi, 1999). La comparaison des tableaux de D-P (tableaux 2 et 5) révèle qu'actuellement la séparation des peuplements n'est pas aussi aisée qu'elle l'était en 1961. Les différences entre unités de peuplement sont plus quantitatives que qualitatives et sont dues à des positions hiérarchiques distinctes d'espèces qui ne sont pas exclusives d'un peuplement.

Les principaux facteurs susceptibles de jouer un rôle dans les fluctuations à long-terme de ces peuplements sont commentés ci-dessous.

1. L'envasement :

Comme dans bien d'autres régions, le type sédimentaire est le facteur maître régissant la distribution des peuplements (Aflfi, 1999). L'hydrodynamisme et la géomorphologie isolent relativement le secteur oriental des parties centrale et occidentale du golfe avec pour conséquence l'extension des vases dans cette région qui concentre les particules sédimentaires fines véhiculées par les rivières et les chenaux. Les sédiments sont donc nettement plus envasés en 1995 qu'en 1961. C'est ainsi que le peuplement de sables envasés à *Tapes* spp. à dominance d'espèces suspensives, témoin d'un processus d'érosion (Glémarec et al., 1986), a aujourd'hui totalement disparu. Les vases pures ($> 70\%$ de pélites) ne sont plus cantonnées dans les chenaux, mais débordent largement sur les platiers. Les sables hétérogènes envasés (pélites $< 35\%$) ont été remplacés dans la rivière de Noyal par des vases sableuses ($70\% > \text{pélites} > 35\%$) ; par contre ils ont largement progressé vers l'ouest dans les chenaux de Boédé et d'Arz qui étaient occupés par des sédiments plus grossiers (graviers). Ceci est le meilleur témoin de cet envasement général qui fait que les graviers propres (graviers $> 35\%$ et pélites $< 15\%$) ont régressé fortement pour n'être réellement présents qu'au sud d'Arz. De plus, au sein des vases centrales, un noyau de Vh (pélites autour de 55 % et graviers entre 15 et 25 %) apparaît au nord de Bailleron. Les groupes trophiques traduisent aussi de façon satisfaisante ces changements physiques. Les dépositaires de surface, par exemple, sont un bon indicateur des particules fines qui se déposent tandis que les dépositaires de sub-surface sont le signe d'une stabilisation sédimentaire avancée avec incorporation de la matière organique au sein du sédiment. La progression des Polychètes Maldanidés en est un bon exemple.

2. L'accroissement des apports de nutriments :

Les sels nutritifs et les substances polluantes (hydrocarbures, détergents, pesticides, métaux lourds, germes fécaux...) proviennent essentiellement du bassin versant situé au nord de la zone d'étude où les activités agricoles et les agglomérations se sont développées. D'après Gaudéy (1995), plus de la moitié de l'azote est d'origine agricole et

plus du tiers est d'origine domestique dans la période 1988-1994. Les nitrates par exemple ont plus que doublé entre 1978 et 1986 dans l'étang de Noyal (10 à 22 mg l⁻¹) et la rivière de Vannes (11 à 27 mg l⁻¹) (Anonyme, 1990). Les apports d'azote et de phosphore, toutes sources confondues, sont respectivement estimés à 1400 et 620 tonnes par an dans la période 1992-1996 (Gaudéy et al., 1995; Marcos et al., 1995). Entre novembre 1994 et juin 1996, la production primaire phytoplanctonique dans le bassin oriental du golfe du Morbihan est estimée à 204 gC m⁻² an⁻¹ (Le Rouzic et Bertru, 1996). Cette production primaire, très largement supérieure à celle enregistrée en baie de Quiberon et en rade de Brest, est variable d'une année à l'autre en fonction des éléments nutritifs et de la luminosité. Le transport des substances polluantes du bassin versant à la partie orientale du golfe est assuré par la rivière de Noyal et aussi très vraisemblablement par celle de Vannes, comme semble l'indiquer la carte des courants résiduels (Marcos et al., 1995). Cet accroissement des apports de matière organique se traduit au niveau du benthos par une augmentation des paramètres descriptifs, abondance et richesse spécifique, mais aussi par une modification qualitative des peuplements (Gray, 1992). Ces manifestations restent du domaine de l'eutrophisation, tant que n'apparaissent pas de graves problèmes de toxicité. L'importance croissante des carnivores dans l'ensemble des peuplements témoigne du fonctionnement encore satisfaisant de l'écosystème, les prédateurs empêchant toute monopolisation des ressources (nourriture et habitat) par quelques espèces opportunistes.

3. Les fluctuations climatiques et l'évolution des herbiers de Zostères (essentiellement *Zostera marina*) :

Les perturbations climatiques peuvent apparaître sur une ou quelques années. L'hiver 1962-1963 exceptionnellement froid a eu un impact crucial sur les peuplements benthiques dans l'ensemble de la Bretagne. Il en est de même au début des années 70 où la température hivernale est descendue au-dessous des moyennes habituelles (Gerdes, 1977 ; Glémarec, 1979). L'extension des herbiers de *Zostera marina*, espèce à affinité froide, a fluctué avec les températures. Ces herbiers ont disparu pendant les années 1940 et 1950 (années chaudes) pour renaître soudainement lors des années froides (années 1970 ; Glémarec, 1979), et disparaître à nouveau en réponse au réchauffement général à partir de la deuxième moitié des années 1980. La présence des herbiers accentue la sédimentation en freinant les actions hydrodynamiques, et l'essentiel du transit sédimentaire s'effectue alors par les chenaux, qui se creusent, et dans lesquels la présence de nombreux suspensivores témoigne de l'importance du matériel particulaire en transit. Par contre, le sédiment des platiers n'est plus remis en suspension, il devient plus compact et les herbiers ainsi installés constituent un abri et une ressource écologique pour bon nombre

d'espèces. C'est le cas par exemple de *Loripes lucinalis*, bien présent à partir des années 1970 et jusqu'en 1975. Cette espèce colonisait pratiquement toutes les vasières du centre et surtout celles situées au nord de Bailleron avec des densités pouvant dépasser 600 individus m⁻². Depuis, *L. lucinalis* a régressé, suite à la disparition des zostères sur les platiers, pour ne compter aujourd'hui que quelques individus au m². La présence des herbiers favorise le développement d'une faune vagile, notamment de Crustacés (Isopodes, Amphipodes, Décapodes) et de leurs prédateurs (Céphalopodes, Poissons).

4. L'activité de dragage :

Elle a été pratiquée intensivement dans cette partie du golfe dans les années 1960 pour la pêche de l'huître plate (*Ostrea edulis*, Linné) par plus de 300 bateaux. Suite aux épizooties successives, cette activité a périclité dans les années 1970 avec simultanément le retour des herbiers de Zostères. Des dragages beaucoup moins intensifs ont repris dans les années 1980 avec l'introduction de la palourde japonaise (*Ruditapes philippinarum*, Adams et Reeve). Aujourd'hui, la tendance générale dans la partie orientale du golfe est à l'envasement, car les activités de dragage qui remettent en suspension les particules fines sont bien inférieures à celles des années 1960. Les dragages des années 1960 ont favorisé le développement d'espèces tolérantes et dépositoires de surface comme *Melinna palmata*. Ce peuplement était alors maintenu à l'état pionnier grâce à ces remaniements incessants. Aujourd'hui l'envasement progressif et la stabilité sédimentaire peuvent expliquer la présence croissante de dépositoires de sub-surface et d'espèces opportunistes. Le tableau 8 résume les modifications des habitats sédimentaires et de leurs peuplements dans les secteurs échantillonés en 1961 et revisités jusqu'en 1995.

5. Le rôle des espèces invasives :

Les espèces introduites accidentellement (Crépidule, Cyclope...) ou volontairement (Palourde japonaise, Huître creuse...) peuvent avoir un rôle important au sein des peuplements. Certaines, comme *Cyclope neritea* (Linné), Gastéropode Nassaridé, signalée pour la première fois dans le golfe du Morbihan en mai 1984 (Le Roux et al., 1988), prennent une place secondaire dans l'écosystème et ne représentent pas un danger réel pour les espèces indigènes. D'autres, comme la crépidule *Crepidula fornicata* (Linné), Mollusque Gastéropode, introduite en Europe dans les années 20, sont dotées de caractères plus opportunistes quant à l'utilisation des ressources. Leur présence peut alors modifier les équilibres de l'écosystème. La crépidule qui envahit actuellement le golfe du Morbihan atteint localement des densités très élevées pouvant atteindre 3725 individus m⁻² (Aflifi, 1999).

L'évolution sur 35 ans est donc importante et nous avons tenté d'en représenter et d'en hiérarchiser les causes (figure

13). En 1961, à la suite d'une période chaude, les sédiments des platiers étaient dépourvus des couvertures d'herbiers de zostère (*Zostera marina*). L'activité de dragage liée à l'ostéiculture (dragage de naissains) était alors importante. Ces platiers dénusés de végétation étaient soumis à des périodes d'érosion ou de sédimentation en liaison avec les régimes des rivières, les coefficients de marée, l'activité de dragage, etc., d'où une instabilité des conditions sédimentaires favorable aux suspensivores et aux dépositoires de surface. Le peuplement y était globalement dominé par les Mollusques *Nucula nitidosa*, *Tapes aureus*, *Pandora inaequivalvis*, *Corbula gibba*, *Abra nitida*, *A. alba*, *Turritella communis*, etc., dont la plupart sont des espèces sensibles (groupe I). Un état qualifié de normal (IB 0), était donc établi dans l'ensemble du bassin oriental du golfe, hormis les vases compactes au nord de Bailleron où le Polychète *Melinna palmata* (espèce tolérante) domine largement (IB 2).

Durant l'hiver 1962-1963, l'ensemble des banquettes intertidales a été recouvert de glace. Suite à cet accident majeur, les activités de dragage se sont peu à peu réduites, puisque l'huître plate, victime d'épizooties, disparaît au début des années 1970. Cela signifie la remise à disposition pour les autres espèces d'un abondant matériel nutritif en suspension. Petit à petit les espèces sensibles citées ci-dessus, qui sont des suspensivores supportant bien ces conditions de remise en suspension incessante des particules fines, ont disparu au profit d'espèces indifférentes aux apports croissants de matière organique (*Marphysa bellii*, *Nephtys hombergii*...), d'espèces tolérantes (*Melinna palmata*, *Notomastus latericeus*...) et opportunistes (*Chaetozone setosa*, *Cirriformia tentaculata*...). Ces espèces ont bénéficié globalement de la stabilité sédimentaire, ce qui a été noté dès 1969.

La période froide, centrée sur le début des années 1970, a induit la renaissance des herbiers subtidiaux de *Zostera marina*, qui ont recouvert en 1975 une grande superficie des platiers du bassin oriental. On y retrouve notamment les populations de *Loripes lucinalis*, *Lucinoma borealis* (Linné), *Calyptrea chinensis*, *Hydrobia ulvae* (Pennant), etc. et on assiste aussi au retour des espèces sensibles comme *Parvicardium exiguum*, *Pista cristata* (Müller), *Sabella pavonina*, *Golfingia elongata*, etc. Dans ces conditions, l'état de santé des peuplements est de nouveau satisfaisant (IB 0).

De 1975 à 1995, plusieurs facteurs semblent avoir agi de façon concomitante sur les écosystèmes benthiques du golfe. Il s'agit de la disparition une nouvelle fois des herbiers suite au réchauffement général, et de l'introduction dans le milieu d'espèces allochtones et de type invasif (Crepidule, Palourde japonaise, Cyclope...), tout cela dans un milieu confiné soumis à l'augmentation des apports en sels nutritifs et en éléments polluants. De plus, avec l'explosion démographique de la palourde japonaise, les

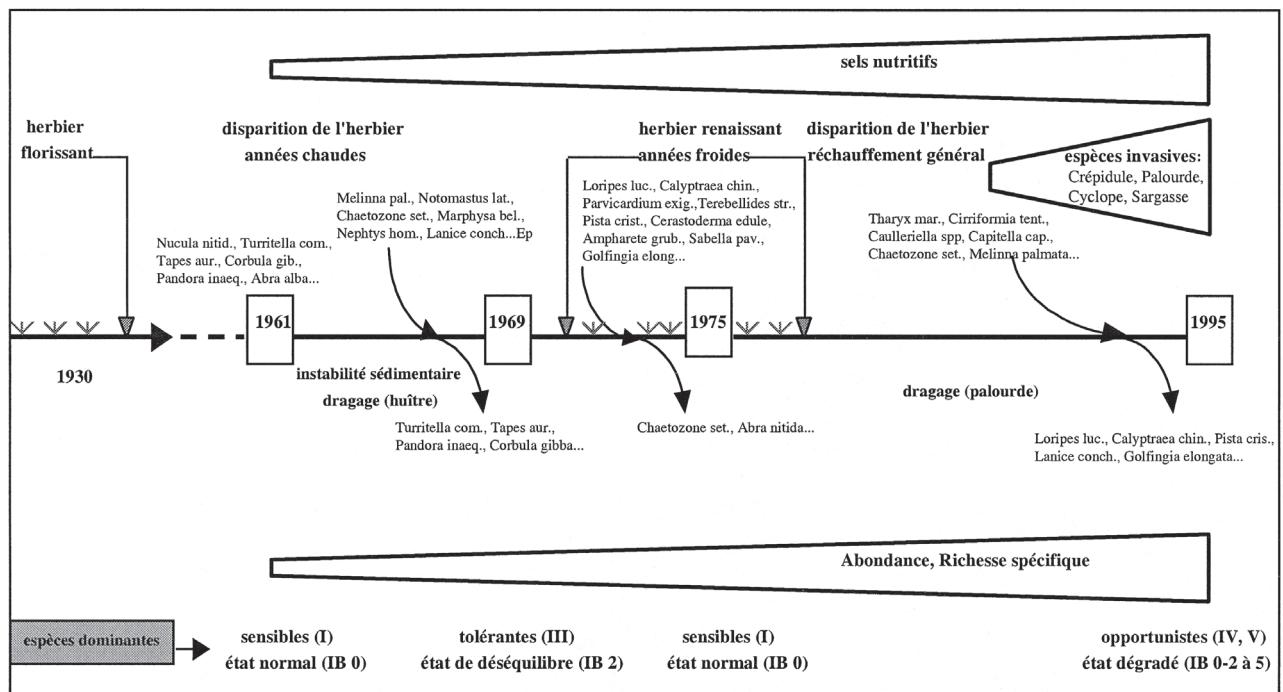


Figure 13. Représentation synthétique des facteurs responsables des évolutions à long terme de la macrofaune benthique dans le bassin oriental du golfe du Morbihan et place des leaders sur ce suivi temporel. Les flèches symbolisent les mouvements d'entrée et de sortie des espèces dominantes.

Figure 13. Synthetic representation of the factors responsible of the long-term evolution of the benthic macrofauna in the eastern part of the Morbihan gulf, and place of the leaders on this scenario. Arrows indicate entrance and exit of dominant species.

activités de dragage ont repris. Elles ont aussi pu contribuer aux changements enregistrés dans les peuplements. Si la figure 13 semble faire apparaître des changements graduels lents, il est évident que le système a aussi pu évoluer par saccades. L'hiver 1962-1963, qui n'a pu être enregistré dans notre étude, a été un réel accident climatique, tout comme, dans une moindre mesure, les années froides 1972 et 1974 qui ont pu favoriser la renaissance des herbiers. Avec ceux-ci apparaissent le peuplement de sédiment stabilisé sur les platiers et le creusement des chenaux avec présence des suspensivores, favorisés eux-mêmes par l'existence d'un matériel en suspension non consommé par les huîtres et devenu disponible pour les autres espèces.

Dans les années 1980 et 1990, les espèces sensibles ont été supplantées progressivement par des espèces tolérantes à l'excès de matière organique (*Melinna palmata*, *Euclymene oerstedi*, etc.) et par des espèces opportunistes (*Tharyx marioni*, *Cirriformia tentaculata*, *Caulieriella bioculata*, *C. alata*, *Capitella capitata*, etc.).

Une telle évolution basée sur l'accroissement de l'abondance et de la richesse spécifique ne semble pas toujours marquée par la disparition des premières espèces installées. Il s'agit du processus général de facilitation et de tolérance (Hily et Glémarec, 1990). Ce processus est commun à toutes

les entités biosédimentaires et l'accroissement général des paramètres d'abondance et de richesse spécifique traduit bien cette stimulation générale de l'écosystème, mais ceci est bien le premier signe de l'eutrophisation générale au sens de Gray (1992) qui affecte de nos jours les eaux côtières. La forte production primaire participe à l'augmentation du taux de matière organique et les espèces tolérantes cèdent la place petit à petit aux espèces opportunistes qui profitent de cet excès de nourriture. La présence croissante des crépidules, qui se traduit par un abondant dépôt organique sous forme de fèces et de pseudofèces, participe à cet enrichissement général dont les espèces opportunistes vont bénéficier.

Conclusion

La partie orientale du golfe du Morbihan est une région qui rassemble l'essentiel des menaces qui pèsent actuellement sur les écosystèmes côtiers des mers européennes. Sur l'espace de temps choisi (35 années), les phénomènes d'eutrophisation sont apparus progressivement, les actions anthropiques se sont modifiées, des accidents climatiques sont intervenus tandis que des espèces allochtones déve-

loppent aujourd’hui leur stratégie invasive. Les peuplements macrobenthiques sont susceptibles de rendre compte de ces évolutions à long terme si l’on utilise une gamme d’outils appropriés apportant chacun sa part d’explication : ce sont les paramètres synthétiques, les indices de diversité et d’équitabilité d’une part, la reconnaissance conjointe de groupes écologiques et de groupes trophiques d’autre part. A titre d’exemple on peut citer le rôle croissant des Crustacés dans l’écosystème, qui ne peut être interprété que si l’on considère au sein de ce groupe taxonomique le pourcentage de carnivores comparé à celui des détritivores. Par ailleurs il faut distinguer, dans ce groupe des Crustacés, les espèces qui sont sensibles ou au contraire tolérantes à la charge croissante en matière organique.

Remerciements

Ce travail a été réalisé grâce à l’aide de Roger MAHÉO et Auguste LE ROUX qui nous ont permis d’utiliser le bateau *Nebalia* de la Station Biologique de Bailleron (Université de Rennes I). Au laboratoire, l’aide de Jacques GRALL et de Christian HILY a été précieuse.

Références

- Afli A. 1999.** Variabilité temporelle des peuplements macrobenthiques de la partie orientale du golfe du Morbihan (Bretagne, France). *Thèse de doctorat, Université de Bretagne Occidentale, Brest (France)*. 205 pp.
- Anonymous 1990.** Étude pour la protection et la préservation de la qualité des eaux du golfe du Morbihan. *Rapport d’études, Institut de Recherche d’Hydrologie, Agence Ouest*. 169 pp.
- Benzécri J.P. & F., Alawieh A., Amani N., Arbache C., Van Bellinghem M., Cabannes J.P., Cheung Y.L., Cholakian V., Dehédin J., Desroussilles C., Féghali C., Gnardellis H., Gopalan T., Grouvêa V.H., Grossetête, C. Ibrahim C., Kraibani M., Maïza S., Mourad G., Skalli A., Teillard P. & Thiam M. 1984.** *La pratique de l’analyse des données. I - Analyse des correspondances et classification. Exposé élémentaire*. 2^e Édition, Dunod: Paris. 456 pp.
- Chassé C. & Glémarec M. 1976.** Principes généraux de la classification des fonds pour la cartographie biosédimentaire. *Journal de Recherche Océanographique*, **1** : 1-12.
- Fauchald K. & Jumars P.A. 1979.** The diet of worms : a study of polychaete feeding guilds. *Oceanography and Marine Biology an Annual Review*, **17** : 193-284.
- Gaudey A.L. 1995.** Évaluation des flux potentiels d’azote et de phosphore en provenance du bassin versant du golfe du Morbihan. *Pré-contrat de Baie “Golfe du Morbihan”, Groupes d’études “Qualité des eaux, milieu marin”*. 19 pp.
- Gaudey A.L., Le Gall J.Y. & Camus P. 1995.** Évolution des flux potentiels d’azote et de phosphore en provenance du bassin versant du golfe du Morbihan. In : *Actes du Colloque Pluridisciplinaire “La qualité de l’eau”*. Université de Nantes. 25-27/10/1995, pp. 131-134.
- Gerdes D. 1977.** The re-establishment of an *Amphiura filiformis* (O. F. Müller) population in the inner part of the German Bight. In: *Biology of benthic organisms* (B.F. Keegan, P. O’Ceidigh, P.J.S. Boaden eds), pp. 277-284, Pergamon Press : Oxford.
- Glémarec M. 1964.** Bionomie benthique de la partie orientale du golfe du Morbihan. *Cahiers de Biologie Marine*, **5** : 33-96.
- Glémarec M. 1979.** Les fluctuations temporelles des peuplements benthiques liées aux fluctuations climatiques. *Oceanologica Acta*, **2** : 365-371.
- Glémarec M., Le Bris H. & Le Guellec C. 1986.** Modifications des écosystèmes des vasières côtières du sud-Bretagne. *Hydrobiologia*, **142** : 159-170.
- Grall J. & Glémarec M. 1997.** Biodiversité des fonds de maerl en Bretagne : approche fonctionnelle et impacts anthropiques. *Vie et Milieu*, **47** : 339-349.
- Gray J.S. 1992.** Eutrophication in the sea. In: *Marine eutrophication and population dynamics* (G. Colombo, I. Ferrari, V. U. Ceccherelli & R. Rossi eds), pp. 3-15. Olsen & Olsen: Fredensborg.
- Gros P. & Hamon D. 1988.** Typologie biosédimentaire de la baie de Saint-Brieuc (Manche ouest), et estimation de la biomasse des catégories trophiques macrozoobenthiques. *Rapport Ifremer, DERO-88-27 EL, Euphorbe*. 153 pp.
- Hily C. 1984.** Variabilité de la macrofaune benthique dans les milieux hyper-trophiques de la rade de Brest. *Thèse de doctorat d’état, Université de Bretagne Occidentale, Brest (France)*. 359 pp.
- Hily C. & Bouteille M. 1999.** Modifications of the diversity and feeding guilds in an intertidal sediment colonized by an eelgrass meadow (*Zostera marina*) (Brittany, France). *Comptes Rendus de l’Académie des Sciences*. (Paris). 322, 1-11. pp. 277-284
- Hily C. & Glémarec M. 1990.** Dynamique successionnelle des peuplements de fonds meubles au large de la Bretagne. *Oceanologica Acta*, **13** : 107-115.
- Ibanez F. & Dauvin J.C. 1988.** Long-term changes (1977 to 1987) in a muddy fine sand *Abra alba-Melitta palmata* community from the western English Channel: Multivariate time-series analysis. *Marine Ecology Progress Series*, **49** : 65-81.
- Le Roux A., Mahéo R. & Daguzan J. 1988.** Présence et particularités écologiques de *Cyclope neritea* (Linné, 1758; Gastéropode prosobranche) dans le golfe du Morbihan. *Haliotis*, **18** : 310.
- Le Rouzic B. & Bertru G. 1996.** Etudes des algues microscopiques (phytoplancton) : détermination de la production photosynthétique, évaluation des facteurs limitants et du risque d’eutrophisation. *Rapport d’études Conseil Général, Muséum d’Histoire Naturelle, Université de Rennes 1*. 61 pp.
- Lebart L., Morineau A. & Fenelon J.P. 1982.** Traitement des données statistiques, méthodes et programmes. *Dunod*: Paris. 518 pp.
- Luca Y. & Roy R. 1983.** Sur la terminologie des régimes alimentaires des animaux. *Bulletin de la Société Zoologique de France*, **108** : 347-363.
- Marcos F., Janin J.M. & Le Saux J.M. 1995.** Modélisation hydrodynamique du golfe du Morbihan. In: *Électricité de France, Direction des études et recherches, Service Applications de l’Électricité et Environnement*. 120-135. EDF-DER 1996.

- Pearson T.H. 1975.** The benthic ecology of Loch Linnhe Eil, a sea-loch system on the west coast of Scotland. IV. Changes in the benthic fauna attributable to organic enrichment. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **20** : 1-41.
- Pearson T.H., Josefson A.B. & Rosenberg R. 1985.** Petersen's stations revisited. Is the Kattegat becoming eutrophic ? *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **92** : 157-206.
- Petersen C.G.J. 1918.** The sea-bottom and its production of fish food. A survey of the work done in connection with valuation of the Danish waters from 1883-1917. *Report of the Danish Biological Station*, **25** : 1-62.
- Pielou E.C. 1966.** Shannon's formula as a measure of specific diversity: its use and measure. *American Naturalist*, **100** : 463-465.
- Shannon C.E. & Weaver W. 1963.** The mathematical theory of communication. *University Illinois Press: Urbana*. 117 pp.
- Shepard F.P. 1954.** Nomenclature based on sand-silt-clay ratios. *Journal of Sedimentological Petrology*, **24** : 151-158.