

Évolution à long terme des peuplements de sédiments fins sablo-vaseux de la Manche et de la mer du Nord



Vlaams Instituut voor de Zee
Flanders Marine Institute

Jean-Claude DAUVIN

Station marine
CNRS UPRES A 8013 ELICO
28, avenue Foch
BP 41
62930 Wimereux
dauvin@pop.univ-lille1.fr

Mots clés : macrobenthos, évolution à long terme, variations climatiques, intra-site, inter-sites

Résumé

Pendant les vingt dernières années, la macrofaune benthique du peuplement sablo-vaseux à *Abra alba* a fait l'objet d'observations régulières en quatre sites de la Manche et de la mer du Nord : Pierre Noire et Rivière de Morlaix en baie de Morlaix, Baie de Seine et Gravelines dans le sud de la mer du Nord. Ces séries chronologiques se prêtent particulièrement bien à une analyse intra- et inter-sites le long d'un gradient climatique caractérisé à l'ouest par l'influence atlantique et à l'est par une influence continentale, d'autant que le macrobenthos se révèle un excellent témoin des variations de l'environnement. Les analyses réalisées sur les assemblages faunistiques ou sur une espèce de bivalve, *Abra alba*, présente en abondance dans tous les sites, illustrent des changements globaux relativement différents d'un site à l'autre malgré un environnement climatique à méso-échelle relativement comparable, marqué par un cycle climatique avec une période de sept ans et un contexte cénotique équivalent. Deux éléments essentiels apparaissent :

1. la nécessité d'avoir des sites de référence avant d'interpréter les conséquences d'une perturbation,
2. l'existence de réponses spécifiques des organismes benthiques aux

Ce travail a été réalisé dans le cadre du GDR « Manche » et de l'opération « Séries à long terme » du Programme national d'océanographie côtière.

atteintes naturelles ou anthropiques de l'environnement. Maintenant, il convient d'assurer la poursuite de ces longues séries d'observations, au moins sur plusieurs décennies, pour cerner les changements à très long terme de l'écosystème côtier Manche-mer du Nord.

Long term changes of the muddy fine sand macrobenthic assemblages in the English Channel and the southern part of the North Sea

Keywords : macrobenthos, long term changes, climatic changes, intra-site, inter-sites

Abstract

During the last twenty years, the macrobenthic fauna of the muddy fine-sand *Abra alba* community has been studied at four sites from the English Channel and the North Sea: at Pierre Noire and rivière de Morlaix in the Bay of Morlaix, the Bay of Seine and Gravelines (North Sea). These chronological data series have allowed intra-site and inter-site changes to be investigated along a climate gradient from the temperate Atlantic waters to the Continental climate further east. The macrobenthic fauna is a good candidate to evaluate the environmental changes of the marine coastal ecosystems. Chronological analyses on the communities and on the dominant *Abra alba* species show that the overall changes are different among the sites in spite of similar climatic environments all with a 7-year cycle and a similar type of community. Two main lessons appear:

1. it is absolutely necessary to have reference sites to measure the effect of a perturbation,
2. the responses are specific.

Now, it is important to continue long-term surveys on these communities for several decades, in order to have any chance of discerning long-term changes in the English Channel and North Sea coastal ecosystem.

1. Introduction : contexte général

Les écosystèmes marins, comme tous les écosystèmes, possèdent une variabilité qui leur est propre. Cette propriété se traduit par des fluctuations saisonnières bien connues des biologistes et par des variations cycliques à une échelle pluri-annuelle, auxquelles se superposent des accidents apériodiques dont la nature est le plus souvent difficile à identifier. Depuis plusieurs décennies, et en particulier depuis les années soixante dans le domaine côtier, la dynamique des écosystèmes est en outre perturbée par les activités humaines. La question fondamentale qui se pose aux spécialistes de l'environnement est donc : comment distinguer la variabilité naturelle des écosystèmes marins des changements

d'origine anthropique ? Une stratégie planétaire s'est d'ailleurs constituée afin d'étudier les changements de l'écosystème marin ; ces actions internationales, qui dépendent du programme IGBP (*International Geosphere Biosphere Programme*), sont : JGOFS (*Joint Global Ocean Flux Study*) et LOICZ (*Land-Ocean Interactions In Coastal Zones*).

Pour apporter des réponses précises à la question posée ci-dessus, il semble donc indispensable de décrire et de comparer les évolutions temporelles des écosystèmes côtiers en divers sites géographiques et de rechercher des points de référence, des sites épargnés par tel ou tel processus externe. Pour apprécier la dégradation éventuelle des équilibres biologiques en zone côtière, l'étude de l'écologie des peuplements benthiques semble primordiale, car ceux-ci constituent de véritables indicateurs des changements climatiques et de l'impact anthropique (DAUVIN, 1993). Les organismes marins, principalement les organismes benthiques sédentaires, réagissent nettement aux atteintes de l'environnement : changements physiologiques, modification de la composition des populations (pouvant entraîner la sélection d'un génotype adapté au type de variation) et enfin jusqu'à un changement des limites biogéographiques des espèces et des aires de reproduction.

De nombreux chercheurs universitaires ou du CNRS avaient entrepris des séries d'échantillonnage plus ou moins régulier en un ou plusieurs points dans une zone donnée. Le départ d'une série est souvent un travail de thèse dont l'échantillonnage est poursuivi ou repris après des interruptions. Dès 1991, la composante « Séries à long terme » du Programme national d'océanographie côtière (PNOC-SLT) s'est efforcée de recenser ces données éparses afin de répondre à deux questions fondamentales :

1. Qu'entend-on par un écosystème « sain » par rapport à un écosystème « malade » ? (en effet, il n'existe pas de normes, ni de paramètres de références à l'instar des sciences médicales pour juger de l'état d'un écosystème).
2. Comment dissocier les effets d'un changement graduel climatique de ceux d'une pollution naturelle ou de l'impact anthropique ?

Certes la quasi-absence de programmes de soutien au suivi, de standardisation des moyens de récoltes, l'interruption ou l'irrégularité des observations produisent un ensemble de données hétérogènes, mais cette information permet localement ou globalement, comme il a été vérifié, de décrire l'évolution temporelle des écosystèmes littoraux français métropolitains.

À partir de telles séries, il a donc été proposé dans le cadre du PNOC-SLT de démêler trois sources principales de variabilité (influence du climat, action de l'homme et dynamique des processus biologiques) et d'identifier les signaux

suivants : cycles annuels, évolutions pluri-annuelles, tendance générale et événements apériodiques, afin de préciser pour chacun la part des composantes locales et globales (études intra-sites et inter-sites) pour comprendre l'origine des accidents ou des variations dans la dynamique des populations d'espèces marines.

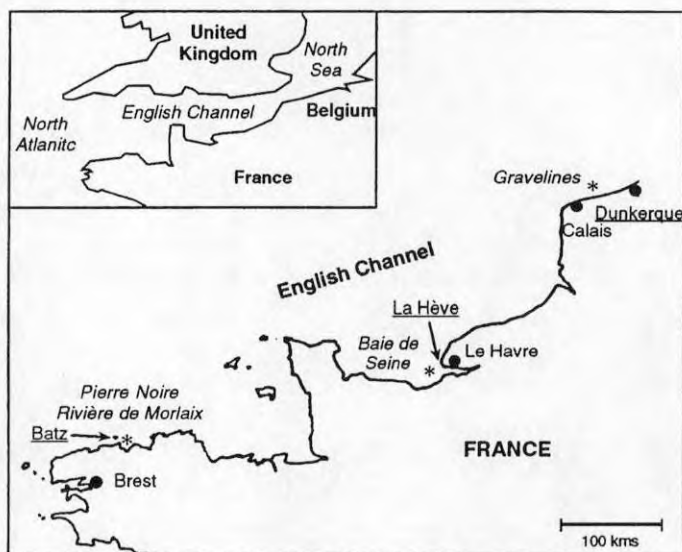


Figure 1 : Localisation des peuplements subtidaux de sédiments fins sablo-vaseux de la Manche et de la mer du Nord, qui ont fait l'objet d'un suivi à long terme depuis plus d'une décennie, et des stations météorologiques (nom souligné) (d'après FROMENTIN *et al.*, 1997a).

Pour la façade mer du Nord-Manche, les observations pouvant être reconnues comme de vraies séries à long terme (durée des observations au moins égale à 10 ans et au moins une observation par trimestre), traitées dans le cadre du PNOC-SLT et acquises avec le soutien du GDR « Manche », sont peu nombreuses. Il s'agit du macrobenthos du peuplement des sédiments fins sablo-vaseux à *Abra alba* sous divers faciès, en trois sites et quatre stations : Gravelines (une station, baie sud de la mer du Nord), partie orientale de la baie de Seine (une station, Manche orientale), et de la baie de Morlaix (deux stations, Pierre Noire et Rivière de Morlaix, Manche occidentale, figure 1). Ces longues séries sont intégrées soit au réseau de surveillance des centrales nucléaires littorales pour Gravelines (réseau IFREMER IGA : impact des grands aménagements), soit au RNO (réseau national d'observation, baie de Morlaix depuis 1990 ; série qui, après avoir été soutenue dans le cadre des programmes

« *Amoco Cadiz* » et « Veille écologique » de 1978-1984, s'est poursuivie sans financement particulier de 1985 à 1990). La série « Baie de Seine » est, quant à elle, obtenue dans le cadre de contrats COFAZ-NHA de surveillance de rejets industriels. Les séries disponibles se prêtent donc à deux types d'analyses complémentaires développées ci-dessous : les analyses intra-sites (mise en évidence des événements locaux) et les analyses inter-sites (mise en évidence des événements à méso-échelle).

2. Changements climatiques et environnement en Manche-mer du Nord

L'enregistrement des températures de surface de la mer entre 1856 et 1989 dans l'hémisphère Nord illustre sur plus d'un siècle un changement climatique à large échelle géographique (voir DAUVIN, 1993 ; BINET, 1997). Le début de la série est caractérisé par un refroidissement, tendance qui s'inverse au début des années vingt pour atteindre un maximum à la fin des années cinquante. Le début des années soixante-dix est marqué par une période de refroidissement de courte durée puisque la tendance s'inverse dès 1976 (voir BINET, 1997). Dans la région de Roscoff, les mesures effectuées au large de l'île de Batz et à l'extrémité de l'estacade du port de Roscoff attestent de l'augmentation des températures de l'eau depuis le début des années quatre-vingt ; à l'opposé, les données des années 1961 à 1980 avaient montré un léger refroidissement (0,3 °C) entre les deux périodes 1960-1969 et 1970-1981, comme celui relevé à l'échelle de tout l'Atlantique (DAUVIN *et al.*, 1989 ; DAUVIN, 1991 ; SOURNIA & BIRRIEN, 1995). En Manche et dans le golfe de Gascogne, les périodes favorables au hareng ou à la sardine correspondent respectivement à des années froides ou chaudes. Ces changements concernent également un grand nombre d'espèces planctoniques et benthiques, et ont été décrits sous le nom de « cycle de Russel » (BINET, 1997).

Traditionnellement, la météorologie enregistre depuis longtemps les fluctuations du climat, et avec une fréquence excellente, à raison le plus souvent de plusieurs observations journalières. Avec ce type de données, il était intéressant de se demander quels événements climatiques majeurs sont apparus au cours des cinquante dernières années dans la zone littorale ? Quelle est la tendance à long terme, quels sont les cycles des paramètres climatiques ? Et enfin est-ce que tous les sites avaient été et sont soumis aux mêmes phénomènes climatiques, avec quel synchronisme ? Ainsi, à partir du traitement de séries temporelles (1949-1992) de température de l'air (figure 2), de précipitations, de pression

atmosphérique et de vent provenant de sémaphores situés à proximité de sites d'observations (Dunkerque, La Hève et île de Batz), FROMENTIN & IBAÑEZ (1994) ont montré une bonne homogénéité de la variabilité temporelle du climat à l'échelle de la façade (bon synchronisme des évolutions des températures moyennes annuelles dans les trois sites) et l'existence de cycles de 7-8 ans (période de 90-96 mois mise en évidence par l'analyse spectrale) pour la température (figure 3) et de 3 ans pour les précipitations et la pression atmosphérique sur l'ensemble de ces quatre sites. Ces résultats montrent ainsi qu'à l'échelle de la façade étudiée l'hétérogénéité spatiale des variables météorologiques est plus faible que l'hétérogénéité temporelle, tous les sites étant soumis au régime atlantique dominé par l'oscillation nord-atlantique (NAO), phénomène atmosphérique de grande échelle spatio-temporelle lié à l'importance respective du centre dépressionnaire centré sur l'Islande et du centre anticyclonique centré sur les Açores.

Station	GRA	BS	PN	RM
Profondeur en m	10	10,5	17	10
Médiane du sédiment en μm	100-150	80-120	148-184	77-122
% de particules fines < 63 μm	5-10	10-30	1	17-39
Température de l'eau de mer				
minimum hivernal	4	6	8	7
maximum hivernal	19	19,5	15,5	16,5
Salinité				
minimum	32	20,5	34,5	34
maximum	34	33,1	35,3	35,2
Nombre de répliquats par échantillon	10	3	10	10
Surface échantillonnée	1 m ²	0,3 m ²	1 m ²	1 m ²
Taille du tamisage en mm	1,0	1,0	1,0	1,0
Nombre de séries annuelles	4 à 10	2 à 5	5 à 12	4 à 6
Nombre total de séries	87	43	117	77
Durée de l'échantillonnage	1977-1992	1983-1992	1977-1992	1977-1992

Tableau 1 : Principales caractéristiques de l'échantillonnage réalisé avec une benne Smith McIntyre dans les quatre stations. GRA : Gravelines (mer du Nord), BS, Baie de Seine (Manche orientale), PN : Pierre Noire et RM : Rivière de Morlaix (Manche occidentale).

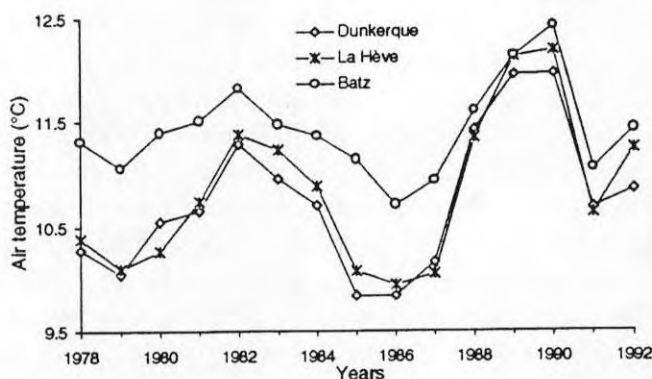


Figure 2 : Évolution de la température moyenne annuelle de l'air mesurée dans les sémaphores de l'île de Batz, de La Hève et de Dunkerque (d'après FROMENTIN *et al.*, 1997a)

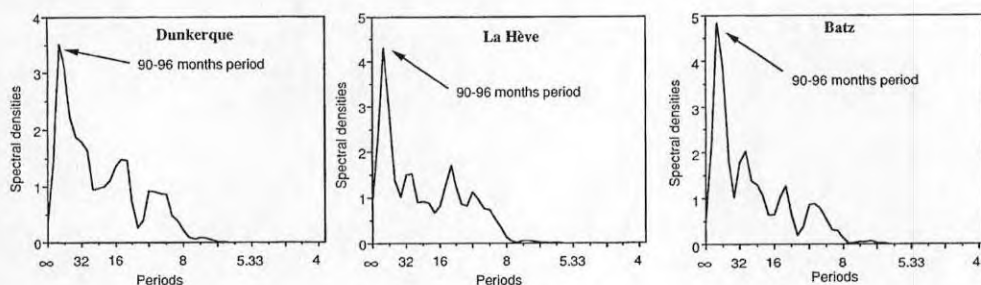


Figure 3 : Analyse spectrale sur les tendances cycliques des températures mensuelles des trois sites des côtes françaises en Manche et en mer du Nord : île de Batz, La Hève et Dunkerque. L'axe des abscisses représente les périodes en mois (échelle logarithmique), l'axe des ordonnées la densité spectrale (d'après FROMENTIN & IBÁÑEZ, 1994).

3. Stations d'études

Les dénominations « Pierre Noire », « Rivière de Morlaix », « Baie de Seine » et « Gravelines », attribuées aux quatre stations d'échantillonnage dont les principales caractéristiques sont données dans le tableau 1, correspondent aux positions et conditions suivantes :

Pierre Noire : 48° 42,50' N, 3° 51,97' W, à 0,3 mille au sud-est de la balise de la Pierre Noire par 17 mètres de profondeur par rapport au zéro des cartes : fonds de sables fins peu envasés. D'un point de vue biocénotique, le peuplement des sables fins de la Pierre Noire est un peuplement de transition entre un peuplement de sables fins à *Venus gallina* et un peuplement de sables fins envasés à *Abra alba*. CABIOCH (1968) le désigne sous le nom de peuplement à *Abra alba-Hyalinoecia bilineata*.

Rivière de Morlaix : 48° 39,27' N, 3° 52,07' W, dans le chenal de la rivière de Morlaix au niveau de Kerarmel par 10 mètres de profondeur par rapport au zéro des cartes : fonds de vases sableuses. CABIOCH (1968) le désigne sous le nom de peuplement à *Abra alba*-*Melinna palmata*. Il a été reconnu dans de nombreuses baies et estuaires de l'Atlantique nord-oriental, dont le golfe du Morbihan, la rade de Brest, la baie de Morlaix et la Rance maritime pour les côtes françaises atlantiques. Ils sont dominés par les populations de polychètes : *Melinna palmata*, *Chaetozone setosa*, Capitellidés, ...

Baie de Seine : 49° 27,98' N, 00° 02,03' E, au débouché en mer de la Seine par 10,5 m de profondeur par rapport au zéro des cartes : fonds de sables fins envasés. CABIOCH & GENTIL (1975) le désignent sous le nom de peuplement à *Abra alba* et *Pectinaria koreni*. Il forme le long des côtes françaises la plus grande enclave de ce type de peuplement à *Abra alba*, jouxtant l'estuaire de la Seine, et est, pour la Manche, le peuplement marin le plus directement soumis aux apports polluants d'un grand fleuve.

Gravelines : 51° 01,03' N, 02° 04,90' E, à proximité du rejet des eaux réchauffées de la centrale de Gravelines, mais en dehors du panache, par 10 m de profondeur : fonds de sable fins peu envasés. Il est désigné par DAVOULT *et al.* (1988) comme peuplement à *Abra alba*. En Manche orientale, ce peuplement est distribué parallèlement à la côte à partir du pays de Caux jusqu'au Boulonnais, puis à partir du cap Blanc-Nez en mer du Nord où il forme un très vaste continuum qui englobe le delta Escaut-Rhin-Meuse, et se prolonge encore au-delà sur les côtes allemandes.

Les peuplements à *Abra alba* ont été recensés sous divers aspects dans toutes les mers européennes. Cependant l'extrême abondance à Pierre Noire des Amphipodes Ampeliscidés du genre *Ampelisca* (> 10 000 ind./m²), tubicoles suspensivores et dépositivores de surface, est un phénomène relativement peu répandu dans l'océan mondial. Seuls quelques fonds sablo-vaseux infralittoraux en Atlantique nord, dans le Pacifique nord et le long des côtes chiliennes semblent favorables à de telles populations (DAUVIN, 1984; DAUVIN *et al.*, 1993a).

4. Échantillonnages

Les échantillonnages sont effectués à la benne Smith McIntyre (10 prélèvements unitaires de 0,1 m² à chaque relevé soit une surface totale de 1 m² sauf

à la station Baie de Seine, uniquement trois prélèvements) (tableau 1); le tamisage est réalisé sur un tamis d'ouverture circulaire de 1 mm de diamètre; les refus de tamis sont fixés au formol neutre à 10 %. À Pierre Noire, les prélèvements ont été effectués mensuellement d'avril à mars 1982, puis à raison de cinq relevés annuels depuis juin 1982 (mars, juin, août, octobre et décembre). Un total de 117 observations a ainsi été réalisé d'avril 1977 à décembre 1992, et de 137 jusqu'en décembre 1996. À la station Rivière de Morlaix, de quatre à six observations annuelles ont été réalisées d'août 1977 à avril 1982, puis comme à Pierre Noire à raison de cinq relevés annuels à partir de juin 1982. Un total de 77 observations a ainsi été réalisé d'août 1977 à décembre 1992, et de 97 jusqu'en décembre 1996. À la station Baie de Seine, de deux à cinq relevés annuels ont été réalisés pour un total de 43 observations de 1983 à 1992. Enfin à Gravelines, de quatre à dix relevés annuels ont été réalisés pour un total de 87 observations de 1983 à 1992.

5. Suivi à long-terme du système côtier de la mer du Nord-Manche-Atlantique

5.1. Évolution intra-sites

5.1.1. Effet de la pollution par les hydrocarbures de l'*Amoco Cadiz* sur le macrobenthos de la baie de Morlaix

L'*Amoco Cadiz*, pétrolier libérien, s'échouait sur les roches de Portsall, à 60 km dans l'ouest de la baie de Morlaix, dans la nuit du 16 au 17 mars 1978. En deux semaines 223 000 tonnes d'hydrocarbures se déversèrent en mer et polluèrent 350 km de côtes et les fonds marins subtidaux de l'infralittoral au circalittoral, jusqu'aux environs de 90 m au large de l'île de Batz au nord de la baie de Morlaix. Début avril, soit deux semaines après l'arrivée des nappes de pétrole en surface en baie de Morlaix, la présence de pétrole dans le sédiment de cette baie fut observée pour la première fois au niveau du peuplement des sables fins peu envasés de la station Pierre Noire.

Ce phénomène de pollution de fonds subtidaux se confirma pour l'ensemble des sédiments sublittoraux de la baie de Morlaix, même dans les zones épargnées par les nappes de pétrole de surface (station Rivière de Morlaix). La quasi-totalité des fonds de la baie de Morlaix furent ainsi pollués par les hydrocarbures en quantités quelquefois importantes (plusieurs milliers de ppm en poids sec de sédiment); les deux peuplements furent pollués sur toute leur étendue. Après être passées par des teneurs élevées jusqu'au printemps 1979, les quantités d'hydrocarbures deviennent négligeables à partir de l'été 1979 à

la station Pierre Noire, et seulement à partir de l'été 1980 à la station Rivière de Morlaix (DAUVIN, 1984).

En baie de Morlaix, la perturbation fut la plus prononcée sur les communautés de sédiments fins, notamment à la Pierre Noire où de profondes modifications qualitatives et quantitatives furent observées du fait de la destruction ou de la réduction des populations d'amphipodes sensibles aux hydrocarbures qui dominaient avant la pollution. La richesse spécifique décroissait d'environ 20 %, la densité d'environ 80 % (figure 4) et la biomasse d'environ 40 % (figure 5) dès avril 1978; la plupart des pertes étaient observées chez les populations d'*Ampelisca* qui abondaient en 1977 avec un pic de densité dépassant 40 000 ind./m² en septembre (figure 4). Ces observations sur la sensibilité des *Ampelisca* aux hydrocarbures (fortes teneurs en hydrocarbures aromatiques, les plus toxiques, dans les soutes de l'*Amoco Cadiz*) rejoignent celles faites ailleurs lors d'autres marées noires. Les Ampeliscidés pourraient ainsi servir d'espèces-tests pour la pollution par hydrocarbures; leur absence dans certaines zones côtières pourraient témoigner de leur pollution chronique. À la station Rivière de Morlaix, les effets se limitèrent à la disparition de quelques espèces d'Amphipodes peu abondantes. Ces résultats attestent d'une sensibilité différente des organismes marins aux hydrocarbures; de même, l'impact sur un peuplement est fonction de la quantité d'espèces sensibles.

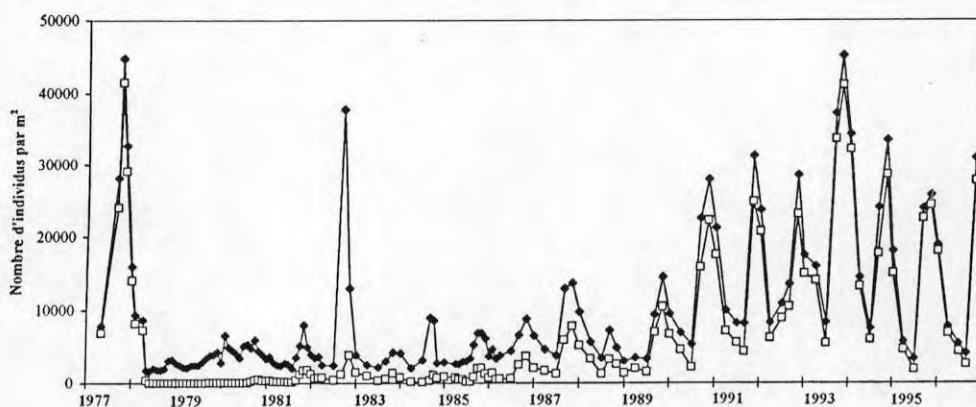


Figure 4 : Peuplement des sables fins de la Pierre Noire en baie de Morlaix. Évolution de la densité totale de 1977 à 1996 : nombre d'individus de l'ensemble des espèces récoltées par mètre carré (◆), avec la contribution des *Ampelisca* (□).

5.2. Évolution à long terme

5.2.1. Peuplement des sables fins de la Pierre Noire

La recolonisation et la reconstitution des populations d'*Ampelisca* détruites furent lentes et progressives en raison de la conjugaison de l'insularité des espèces dominantes (espèces caractéristiques des fonds sablo-vaseux, distribuées en taches isolées en Manche armoricaine), de l'éloignement des populations non affectées qui pouvaient servir de base de repeuplement, de l'absence de phase larvaire pélagique chez les Amphipodes, et de la fécondité relativement restreinte de ces espèces (de 15 à 60 juvéniles par femelle, celles-ci ne représentant que la moitié des géniteurs). Les espèces non insulaires ont recolonisé les premières, dès 1978 chez *A. spinipes* largement distribuée sur l'ensemble des peuplements de sédiments grossiers dans région de Roscoff, en 1979 chez *A. brevicornis* et 1980 chez *A. typica*, espèces à large spectre édaphique depuis les sables fins aux sables grossiers de la zone intertidale au circalittoral de la région de Roscoff. Parmi les espèces dont on est certain de l'insularité, *A. sarsi* est la seule subsistante, ses effectifs ont toutefois décru de plus de 99 % lors de la pollution initiale, et elle est donc la seule espèce présente juste après la pollution ; *A. armoricana* recolonise les sables fins de la Pierre Noire en 1981 et *A. tenuicornis* en 1985 soit plus de sept ans après sa disparition. Alors que les deux populations des espèces non insulaires *A. brevicornis* et *A. typica* recouvrent rapidement des importances du même ordre que celles observées en 1977 voire les dépassent, la reconstitution des populations des trois espèces insulaires *A. armoricana*, *A. sarsi* et *A. tenuicornis* est lente et progressive (DAUVIN, 1987). On constate que les effectifs totaux des *Ampelisca* croissent graduellement, tout en présentant des variations saisonnières avec des minimums en hiver ou au printemps (mars-juin) et des maximums à la fin de l'été (octobre) (figure 4). L'échelle de temps nécessaire au retour à des densités totales du même ordre que celles observées avant la pollution, en 1977, est supérieure à la décennie (DAUVIN, 1991 ; DAUVIN *et al.*, 1993a). À partir de 1990, la reconstitution des populations est achevée pour cinq des six espèces, les effectifs maximums automnaux d'*Ampelisca armoricana*, dominante avant pollution, sont toutefois très inférieurs à ceux mesurés avant pollution. Les densités totales du peuplement dépassent de nouveau 40 000 ind./m² au cours de l'été 1993. Il est d'autre part remarquable de noter qu'entre 1977 et 1993 l'ordre hiérarchique des *Ampelisca* se rétablit de façon quasiment identique à une exception près : la dominance post-Amoco Cadiz de la seule espèce subsistante lors de la pollution, *A. sarsi*, qui passe de la seconde place avant pollution à la première place, le *partitioning resources* lui étant particulièrement favorable en l'absence de compétiteur pendant près d'une décennie (tableau 2, DAUVIN *et*

al., 1993a). De 1993 à 1996, on assiste à un changement de dominance entre *A. sarsi* (espèce univoltine) et *A. tenuicornis* (espèce bivoltine) qui devient alors l'espèce leader du peuplement. Au cours du temps, le peuplement retrouve par conséquent un équilibre voisin de celui observé avant pollution avec la dominance des populations d'amphipodes *Ampelisca*.

Espèces	04/10/1977	28/09/1990	07/10/1993	24/09/1996
<i>A. armoricana</i>	20 161 (1)	9 612 (2)	8 464 (3)	5 220 (3)
<i>A. sarsi</i>	4 868 (2)	11 168 (1)	18 016 (1)	9 396 (2)
<i>A. tenuicornis</i>	3 962 (3)	1 069 (3)	13 949 (2)	12 424 (1)
<i>A. brevicornis</i>	75 (4)	163 (4)	35 (5)	27 (5)
<i>A. typica</i>	32 (5)	136 (5)	709 (4)	626 (4)
<i>A. spinipes</i>	10 (6)	6 (6)	9 (6)	1 (6)
Total	29 108	22 154	41 182	27 694

Tableau 2 : Densité et rang des six espèces d'*Ampelisca* du peuplement des sables fins de la Pierre Noire en baie de Morlaix en octobre 1977, septembre 1990, octobre 1993 et septembre 1996.

Les phénomènes secondaires dus à la pollution furent des accroissements limités de quelques espèces de polychètes opportunistes : *Heterocirrus alatus* (Cirratulidé) au cours de l'automne 1978 (700 ind./m²) et *Chaetozone setosa* (Cirratulidé) en 1980 (800 ind./m²); toutefois, ces stimulations ne compensèrent pas la perte en densité due aux *Ampelisca*. Enfin, en 1982 une prolifération estivale passagère du polychète *Polydora pulchra*, plus de 30 000 ind./m² en août (figure 4), marqua la fin des biostimulations post-Amoco Cadiz (DAUVIN, 1984). Les vingt années de suivi de la Pierre Noire ont montré également que le peuplement est affecté par des variations temporelles d'abondance d'origine climatique, liées à l'alternance d'hivers doux, suivis de printemps et étés relativement cléments et favorables à de bons recrutements (1982, 1989-1990), et d'hivers plus rigoureux et de printemps et étés médiocres défavorables à de bons recrutements (1978-1979, 1986-1987). Il a aussi été mis en évidence une périodicité de 3-4 ans dans l'abondance de quelques espèces, liée à l'alternance des périodes cycloniques et anticycloniques, et une tendance générale d'accroissement ou de réduction de populations liée au réchauffement des eaux au cours de la dernière décennie sans doute en relation avec le cycle undécennal des taches solaires (IBÁÑEZ *et al.*, 1993a).

L'évolution des biomasses moyennes annuelles au cours des vingt années de suivi (figure 5) rend compte du déficit en biomasse, et donc en production,

de ces fonds pendant douze cycles annuels après la pollution (1978-1989). Plusieurs étapes peuvent être distinguées :

1. 1977 : cycle avant pollution, biomasse $> 8 \text{ g/m}^2$;
2. deux premiers cycles annuels après pollution (1978-1979), déficit important en biomasse $< 4 \text{ g/m}^2$;
3. biostimulation post-*Amoco Cadiz* de 1980 à 1982, importance de la biomasse d'*Abra alba* et de nombreuses autres espèces, biomasse $> 6 \text{ g/m}^2$;
4. 1983, fin des biostimulations, biomasse de nouveau $< 4 \text{ g/m}^2$;
5. 1984-1989 : début des reconstitutions significatives des biomasses des *Ampelisca* (biomasse totale comprise entre 5 et 7 g/m^2) ;
6. 1990-1996 : fortes biomasses $> 10 \text{ g/m}^2$.

Outre la reconstitution des populations des *Ampelisca*, de 1984 à 1996, il convient de remarquer la part croissante des biomasses des deux espèces carnivores et nécrophages, le polychète *Nephtys hombergii* et la nasse *Nassarius reticulatus*.

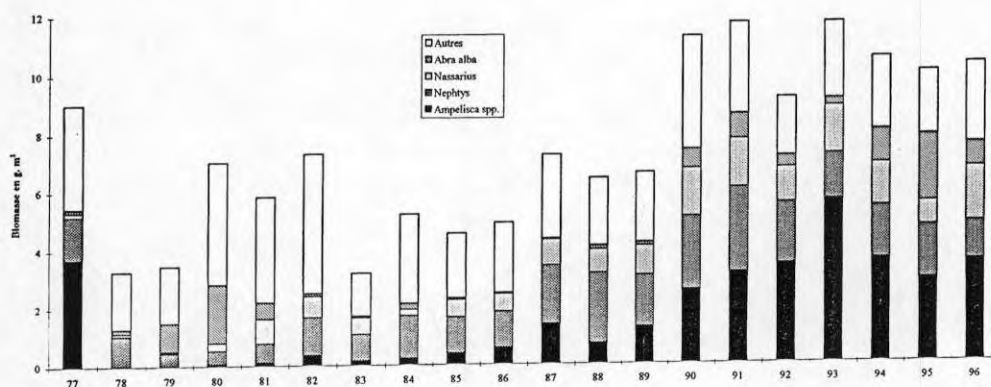


Figure 5 : Peuplement des sables fins de la Pierre Noire en baie de Morlaix. Évolution de la biomasse totale (en poids sec décalcifié exprimé en grammes par mètre carré) de 1977 à 1996, avec mise en évidence de la part des principales espèces.

5.2.2. Peuplement des vases sableuses de la rivière de Morlaix

Peu affecté par la pollution en 1978 malgré de fortes concentrations en hydrocarbures dans les sédiments, le peuplement des vases sableuses de la baie de Morlaix montre un cycle annuel d'abondance marqué par des minimums hivernaux (mars) ou printaniers (juin), et des maximums estivaux ou automnaux (août ou octobre). Les variations de la densité de l'espèce de polychète

dominante *Chaetozone setosa* influence fortement celle de la densité totale du peuplement (figure 6). Il convient de remarquer dans l'évolution temporelle du peuplement de 1977 à 1995 deux grandes périodes :

1. de 1977 à 1984 avec des maximums estivaux très largement supérieurs à 5 000 ind./m² et des densités estivales de *Chaetozone setosa* voisines ou supérieures à 3 000 ind./m²,
2. de 1985 à 1996 avec des maximums estivaux le plus souvent inférieurs à 5 000 ind./m² et des densités estivales de *Chaetozone setosa* le plus souvent inférieures à 2 000 ind./m²

En 1982, comme sur le peuplement des sables fins de la Pierre Noire, on assiste à une biostimulation post-*Amoco Cadiz* (IBÁÑEZ & DAUVIN, 1988), avec une densité du polychète *Chaetozone setosa* supérieure à 8 000 ind./m² et une densité totale du peuplement supérieure à 12 000 ind./m² (figure 6).

Les changements des biomasses moyennes annuelles au cours des vingt années de suivi (figure 7) rendent compte également de l'évolution temporelle du peuplement en deux principales étapes :

1. en 1978-1984, établissement d'un faciès à *Lanice conchilega*, biomasse > 10 g/m² dépassant même 20 g/m² en 1981 et 1982,
2. disparition du faciès à *Lanice conchilega* à partir de 1985 et maintien des biomasses moyennes annuelles à des valeurs oscillant entre 5 et 10 g/m² de 1985 à 1996, valeurs comparables à celle observée en 1977.

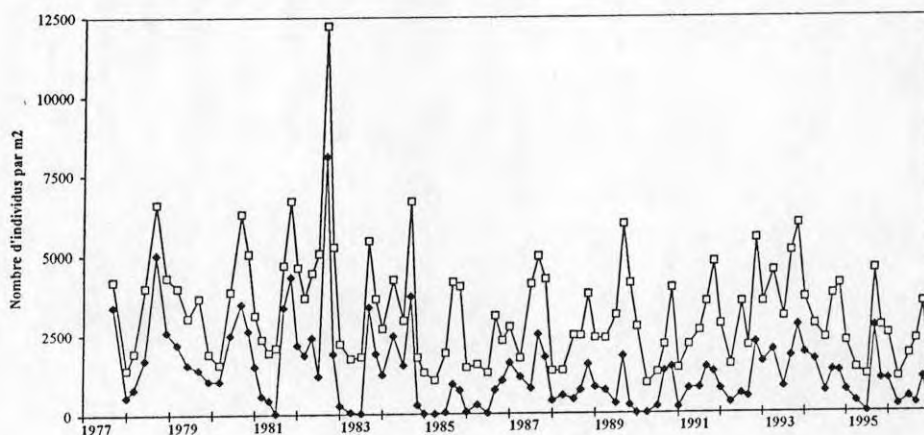


Figure 6 : Peuplement des vases sableuses de la rivière de Morlaix. Évolution de la densité totale de 1977 à 1996 : nombre d'individus de l'ensemble des espèces récoltées par mètre carré (\square), avec la contribution du polychète dominant *Chaetozone setosa* (\diamond).

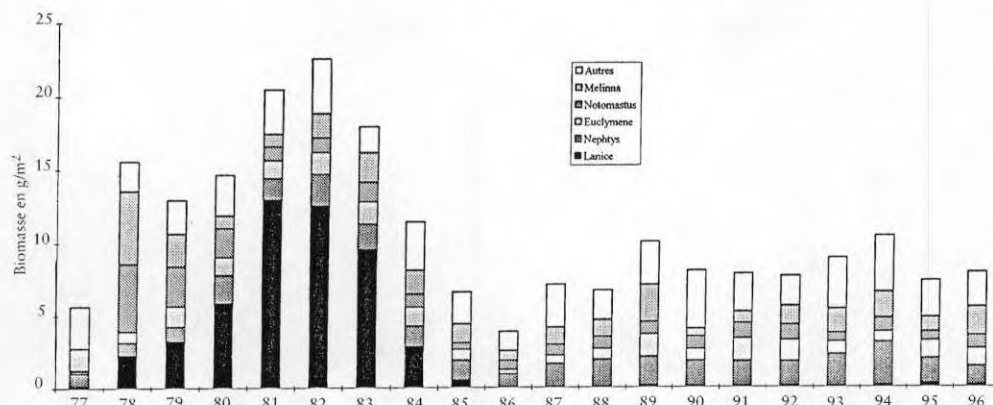


Figure 7 : Peuplement des vases sableuses de la rivière de Morlaix. Évolution de la biomasse totale (en poids sec décalcifié exprimé en grammes par mètre carré) de 1977 à 1996 avec mise en évidence de la part des principales espèces.

Outre la forte contribution de *Lanice conchilega*, de 1978 à 1984, il convient de remarquer la part importante des biomasses des autres espèces de polychètes dépositivores *Melinna palmata*, *Notomastus latericeus* et *Euclymene oerstedii* et celle du polychète carnivore *Nephtys hombergii*. En baie de Liverpool, *Lanice conchilega* montre une fluctuation naturelle avec une périodicité de 6 à 7 ans (REES & WALKER, 1983); il convient de remarquer qu'à la station Rivière de Morlaix, il existe une tentative de recolonisation de cette espèce en 1989 puis en 1994 et 1995, soit également une périodicité de six à sept ans.

5.2.3. Baie de Seine

De 1983 à 1991 (figure 8), les densités et la richesse spécifique montrent un cycle annuel plus ou moins régulier avec des maximums plutôt en fin d'année et des minimums à la fin du printemps ou au début de l'été. Les densités fluctuent depuis un maximum observé en septembre 1983 (12 100 ind./m²) à un minimum observé en juin 1988 (1 040 ind./m²); la richesse en espèces varie quant à elle depuis un minimum de 30 espèces par 0,3 m² à un maximum voisin de 50 espèces par 0,3 m². De 1983 à la fin de 1990, on observe une tendance décroissante de la densité alors que la richesse en espèces est plus stable.

La distribution de la macrofaune benthique sur toute l'étendue du peuplement a été étudiée lors de quatre campagnes hivernales réalisées lors des hivers 1986, 1987, 1988 et 1991 (THIÉBAUT *et al.*, 1997). Le peuplement se caractérise par la dominance d'un petit nombre d'espèces dont les polychètes *Owenia fusiformis*, *Pectinaria koreni*, le bivalve *Abra alba* et l'ophiure *Acroc-nida brachiata*. Ces espèces sont distribuées en noyaux de fortes abondances.

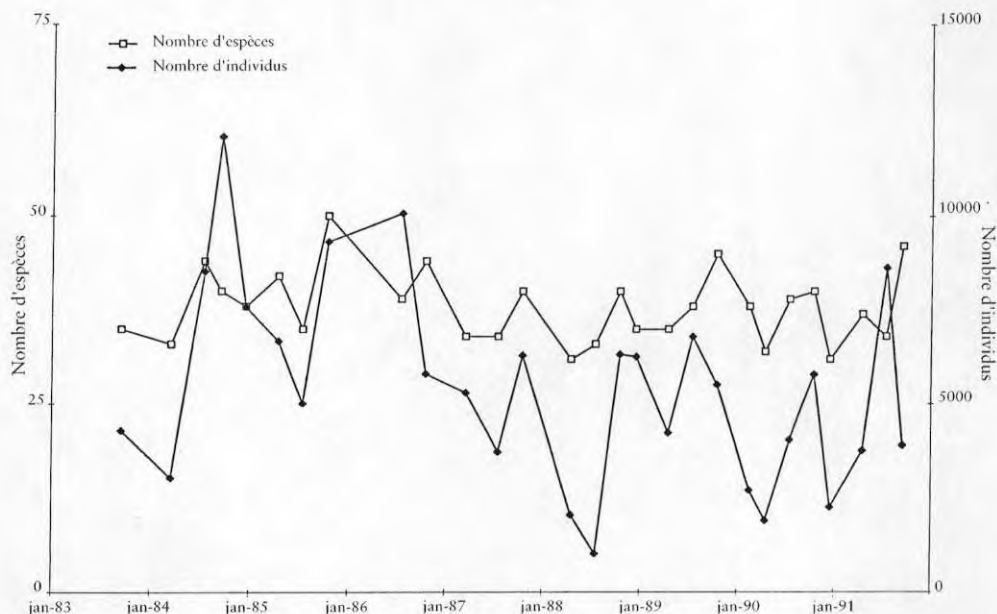


Figure 8 : Peuplement des sables fins envasés de la baie de Seine. Évolution du nombre d'individus par mètre carré et du nombre d'espèces pour 0,3 m², de septembre 1983 à septembre 1991 (données inédites de B. Elkaïm).

Les abondances et l'aire de distribution chez la plupart de ces espèces dominantes du peuplement apparaissent comme relativement stables ; par exemple, *Owenia fusiformis* présente trois zones d'abondances dont les niveaux et les contours demeurent stables de 1986 à 1988 (figure 9) :

1. le long des côtes du pays de Caux,
2. face à l'estuaire de la Seine,
3. le long des côtes du pays de Caux (DAUVIN & GILLET, 1991)

La relative stabilité spatio-temporelle du peuplement à *Abra alba-Pectinaria koreni* du secteur oriental de la baie de Seine s'oppose ainsi nettement aux résultats observés dans d'autres régions pour ce type de communauté (THIÉBAUT *et al.*, 1997). Les biomasses, qui peuvent avoisiner 200 g/m² dans certains secteurs, sont de plus parmi les plus fortes observées pour ce type de peuplement dans les mers nord-européennes (THIÉBAUT *et al.*, 1997).

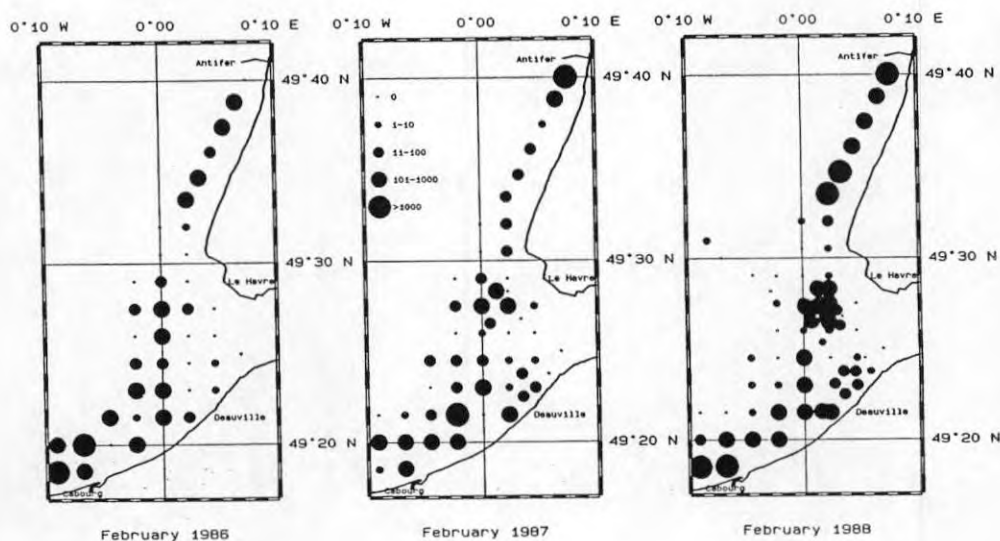


Figure 9 : Distribution et densité (nombre d'individus par mètre carré) du polychète *Owenia fusiformis* en février 1986, février 1987 et février 1988 sur le peuplement des sables fins envasés de la partie orientale de la baie de Seine, de Cabourg à Antifer (d'après DAUVIN & GILLET, 1991).

5.2.4. Gravelines

Les espèces dominantes du peuplement sont les bivalves *Abra alba*, *Tellina fabula* et *Mysella bidentata*, les polychètes *Lanice conchilega*, *Pectinaria koreni*, *Nephtys hombergii*, *Owenia fusiformis* et *Phyllodoce mucosa*, et l'échinoderme *Ophiura texturata* (DEWARUMEZ & DAVOULT, 1997). Ce peuplement présente des fluctuations très importantes d'une année sur l'autre. Ces fluctuations intéressent une dizaine d'espèces qui représentent souvent plus de 95 % de la densité et de la biomasse, et qui prédominent l'une après l'autre, sans cycle figé, au hasard de la réussite de leurs recrutements respectifs (DEWARUMEZ *et al.*, 1997). Ces fluctuations sont illustrées chez deux espèces de polychètes, *Spiophanes bombyx* et *Lanice conchilega* (figure 10).

La densité moyenne du peuplement est légèrement supérieure à 5 000 ind./m², mais elle peut dépasser 54 000 ind./m² en période de recrutement. La biomasse varie de 30 à 60 g/m² mais peut parfois dépasser 250 g/m². Depuis quelques années, une nouvelle espèce d'origine américaine, le bivalve *Ensis directus*, s'est introduite sur le peuplement lors d'un recrutement massif en 1991 (> 30 000 ind./m²), et elle s'y est maintenue depuis (DEWARUMEZ & DAVOULT, 1997). CARPENTIER *et al.* (1997) ont montré que

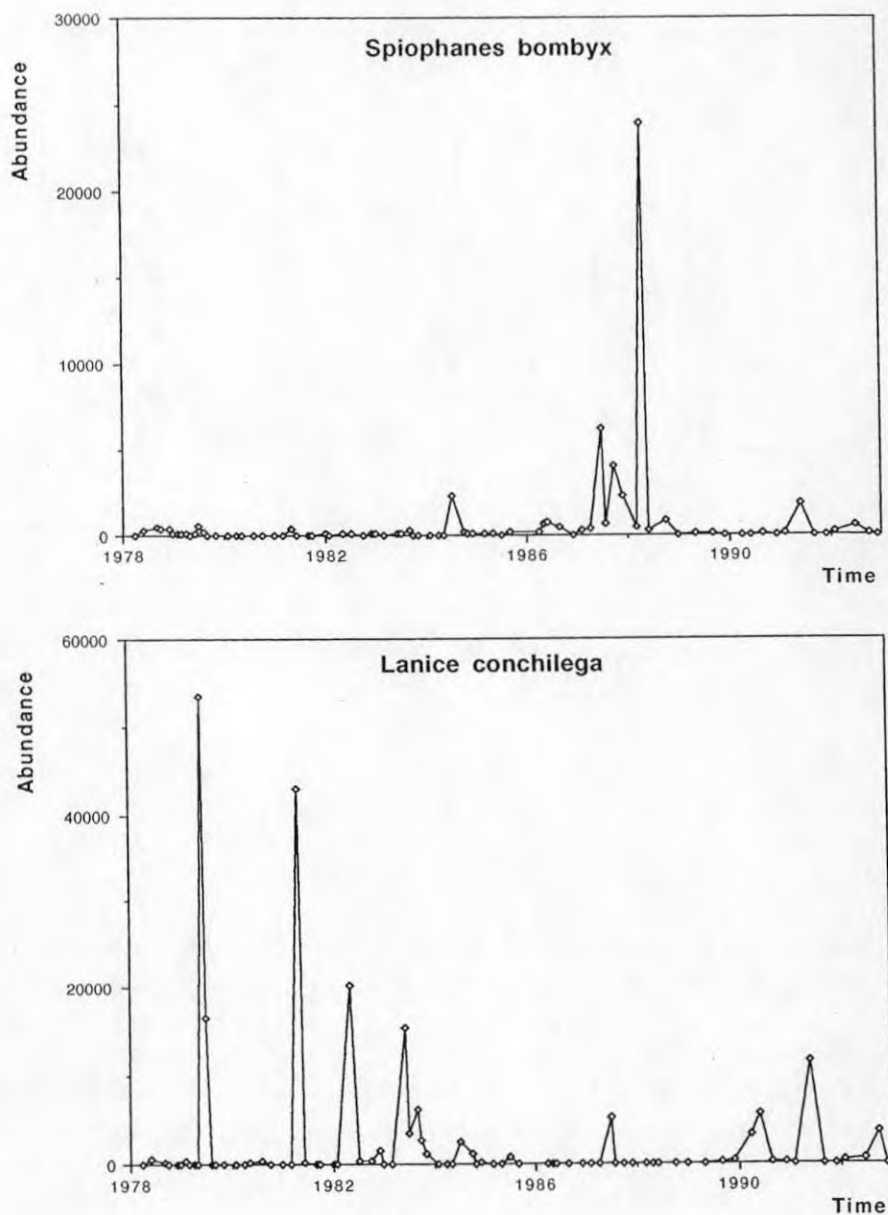


Figure 10: Peuplement des sables fins à la station Gravelines. Évolution du nombre d'individus par m² de deux espèces de polychètes dominantes *Spiophanes bombyx* et *Lanice conchilega* de 1978 à 1993 (données inédites de J.-M. Dewarumez).

les espèces benthiques caractéristiques de ce site étaient dans leur ensemble affectées par un cycle des températures de 7 ans. Ce cycle est généré par les espèces caractéristiques du peuplement. Les années 1991-1992 présentent toutefois une situation différente marquée par l'apparition du couteau *Ensis directus*, et par la modification des caractéristiques granulométriques du site. Dans ce même site, l'exploitation des données planctoniques a mis également en évidence l'existence d'un cycle de 7 ans pour trois espèces principales : le copépode *Temora longicornis*, l'appendiculaire *Oikopleura dioica* et le chætonathe *Sagitta setosa*, un cycle de 11 ans chez le copépode *Pseudocalanus minutus*, ainsi qu'un cycle de 3-4 ans pour d'autres espèces (LE FÈVRE-LEHÖERFF *et al.*, 1995).

6. Comparaison inter-sites

6.1. Comparaison des changements temporels des quatre sites

L'échantillonnage depuis la fin des années soixante-dix des quatre stations infralittorales (Pierre Noire et Rivière de Morlaix en baie de Morlaix, Baie de Seine et Gravelines) appartenant toutes au peuplement des sables fins plus ou moins envasés à *Abra alba* se prêtait particulièrement bien à une analyse inter-sites.

Le tableau 3 fournit les principales caractéristiques de la faune macrobenthique échantillonnées dans les quatre stations (FROMENTIN *et al.*, 1997a). Les compositions faunistiques sont relativement différentes les unes des autres bien que le même type de peuplement ait été recensé dans les quatre sites. À la Pierre Noire, ce sont les *Ampelisca* et des polychètes qui dominent; en rivière de Morlaix, ce sont les polychètes; en baie de Seine, ce sont des polychètes, une ophiure et des bivalves, enfin à Gravelines, ce sont des polychètes et des bivalves. Une seule espèce, le polychète *Nephtys hombergii*, figure dans les quatre sites parmi les dix premières espèces; une autre espèce, le bivalve *Abra alba*, figure dans trois des sites, parmi les dix premières espèces. Les densités fluctuent énormément d'une saison à l'autre et d'un site à l'autre. Les densités maximales dépassent 10 000 ind./m² dans les quatre sites, mais c'est à la Pierre Noire et à Gravelines qu'elles sont maximales. Les densités minimales sont de l'ordre de 1 000 à 2 000 ind./m², sauf à Gravelines où elles peuvent être très faibles et devenir inférieures à 100 ind./m². Les densités moyennes sont voisines de 5 000 ind./m² à Gravelines et en baie de Seine, supérieures à 7 500 à la Pierre Noire et légèrement supérieure à 3 300 en rivière de Morlaix. Il existe un gradient d'appauvrissement faunistique de la Manche ouest à la mer du Nord, avec une richesse spécifique qui atteint une valeur très élevée à la Pierre Noire,

elle est notable en rivière de Morlaix et beaucoup plus faible dans les deux sites orientaux. La diversité de Shannon est de même plus élevée à la Pierre Noire qu'à Gravelines.

Il apparaît que les dynamiques temporelles du macrobenthos dans les quatre sites sont toutes sensibles à l'alternance de périodes chaudes et froides. Cependant l'impact de ce changement ne se manifeste pas sur l'abondance totale des peuplements mais sur les abondances de certaines espèces dominantes, avec abondance des espèces à affinité boréale pendant les périodes froides et, à l'inverse, d'espèces à affinité tempérée pendant les périodes de réchauffement des eaux. Certains groupes d'espèces peuvent ainsi se révéler comme des indicateurs fiables de périodes chaudes ou froides (FROMENTIN *et al.*, 1997a,b). Gravelines, site soumis à des stress climatiques plus intenses, apparaît nettement plus instable que les stations de la baie de Morlaix, même si celles-ci ont subi une pollution majeure. La pointe de la Bretagne, influencée par les eaux atlantiques, jouit d'un contexte hydrologique beaucoup plus stable. Le site de la baie de Seine se révèle être un point de référence, avec une permanence de la structure du peuplement.

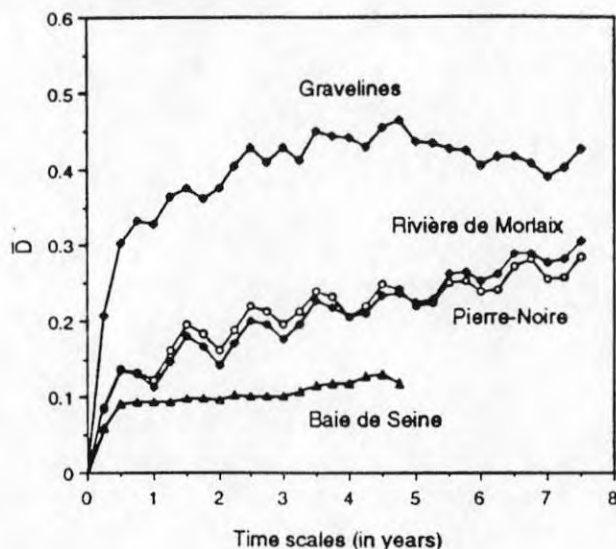


Figure 11: Distogramme de l'abondance des espèces dans les quatre sites. Axe des abscisses, temps en années; axe des ordonnées, dissimilarité (\bar{D} , distance au carré moyenne entre des observations). Le calcul des dissimilarités a été limité à 90 mois, limite temporelle permettant une comparaison entre les situations (d'après FROMENTIN *et al.*, 1997a).

Paramètres	Pierre Noire	Rivière de Morlaix	Baie de Seine	Gravelines
Densité moyenne	7 545	3 320	5 380	5 080
Densité minimale	1 612	942	1 040	91
Densité maximale	44 390	12 223	12 100	54 240
Richesse spécifique	420	308	130	154
Indice de Shannon moyen	3,8	2,9	3,2	2,4
Espèce 1	<i>Ampelisca armoricana</i> (23 %)	<i>Chaetozone setosa</i> (41 %)	<i>Owenia fusiformis</i> (29,8 %)	<i>Lanice conchilega</i> (49,4 %)
Espèce 2	<i>Ampelisca sarsi</i> (22 %)	<i>Melina palmata</i> (16 %)	<i>Acrocnida brachiata</i> (13,9 %)	<i>Abra alba</i> (15 %)
Espèce 3	<i>Polydora pulchra</i> (8,7 %)	<i>Polydora pulchra</i> (7 %)	<i>Pectinaria koreni</i> (10,7 %)	<i>Spiophanes bombyx</i> (12,7 %)
Espèce 4	<i>Spio decoratus</i> (8 %)	<i>Nephtys hombergii</i> (6,4 %)	<i>Mysella bidentata</i> (6,8 %)	<i>Tellina fabula</i> (3,6 %)
Espèce 5	<i>Paradoneis armata</i> (4,5 %)	<i>Mediomastus fragilis</i> (3,5 %)	<i>Tharyx marioni</i> (5,3 %)	<i>Eumida sanguinea</i> (2,8 %)
Espèce 6	<i>Chaetozone setosa</i> (2,6 %)	<i>Tharyx marioni</i> (3 %)	<i>Abra alba</i> (4,6 %)	<i>Phyllodoce mucosa</i> (2,7 %)
Espèce 7	<i>Marphysa bellii</i> (1,9 %)	<i>Euclymene oerstedii</i> (2,6 %)	<i>Cultellus pellucidus</i> (3,2 %)	<i>Nephtys hombergii</i> (1,5 %)
Espèce 8	<i>Urothoe pulchella</i> (1,8 %)	<i>Lanice conchilega</i> (2,6 %)	<i>Pholoe cf. minuta</i> (2,3 %)	<i>Pectinaria koreni</i> (1,5 %)
Espèce 9	<i>Aricidea fragilis</i> (1,5 %)	<i>Thyasira flexuosa</i> (1,7 %)	<i>Magelona mirabilis</i> (1,7 %)	<i>Notomastus latericeus</i> (1,2 %)
Espèce 10	<i>Nephtys hombergii</i> (1,5 %)	<i>Abra alba</i> (1,4 %)	<i>Nephtys hombergii</i> (1,4 %)	<i>Macoma balthica</i> (1,1 %)

Tableau 3 : Principales caractéristiques de la faune macrobenthique des quatre stations du peuplement des sables fins à *Abra alba* à Pierre Noire et Rivière de Morlaix en baie de Morlaix, en Baie de Seine et à Gravelines.

Ceci est particulièrement bien illustré par l'examen du distogramme qui est une fonction représentant la distance au carré moyenne entre des observations séparées d'intervalles de temps croissants (figure 11). Pour des échelles de temps de trois mois, la station Baie de Seine présente la plus faible hétérogénéité, avec seulement une variation saisonnière, et pas de changement à long terme. Aux deux stations de la baie de Morlaix, Pierre Noire et Rivière de Morlaix, se surimpose au cycle annuel une tendance qui marque le processus de reconstitution progressif après pollution par les hydrocarbures de l'*Amoco Cadiz* en 1978. Gravelines apparaît comme beaucoup plus hétérogène, sans cycle annuel perceptible.

Les évolutions temporelles des quatre sites ont été étudiées à partir d'une analyse factorielle multidimensionnelle (MDS) ; sur le plan factoriel des deux premiers axes de la figure 12, les relevés ont été reliés chronologiquement. À Pierre Noire, les relevés des quatre premières années après la pollution de l'*Amoco Cadiz* sont éloignés et montrent une dérive importante du peuplement après le stress. La dérive est plus lente de 1982 à 1984, puis les relevés sont très proches à partir de 1985, ce qui confirme le retour du peuplement à un état relativement stable. Il convient de remarquer le retour progressif des observations à la situation d'origine, le point d'octobre 1992 étant près de la première observation en avril 1977. À la station Rivière de Morlaix, le peuplement montre une dérive régulière sans retour à la situation d'origine ; cependant, la dérive du peuplement est plus rapide de 1977 à 1985 que pendant les six dernières années du suivi de 1986 à 1992. De même, à la station Baie de Seine, le peuplement montre une dérive régulière avec une distance entre les observations plus grande en 1985 que pendant les autres années du suivi. C'est à Gravelines que le tracé est le plus chaotique, avec des périodes de grande dérive alternant avec des périodes de faible dérive et avec des intersections dans l'évolution temporelle du peuplement : 1985-1986 avec 1978-1979. Après une dérive de 1978 à 1980, le peuplement revient en 1986 à une situation proche de celle de départ, puis dérive de nouveau si bien que les situations de départ en 1978 et de fin en 1992 sont éloignées.

Les deux analyses illustrent bien, par conséquent, des changements globaux relativement différents d'un site à l'autre malgré un environnement climatique relativement comparable et un contexte cénotique équivalent.

Des simulations à partir de quatre modèles de distribution développés récemment par Tokeshi, ont permis de récuser le déterminisme climatique à méso-échelle (FROMENTIN *et al.*, 1997b). Les successions de populations ma-

crobenthiques semblent ainsi résulter à la fois de facteurs hydrodynamiques locaux (vent, courants, quantité de matière organique), de perturbations anthropiques, ainsi que de *stimuli* d'origine biologique (poncte, recrutement, relations intraspécifiques et interspécifiques).

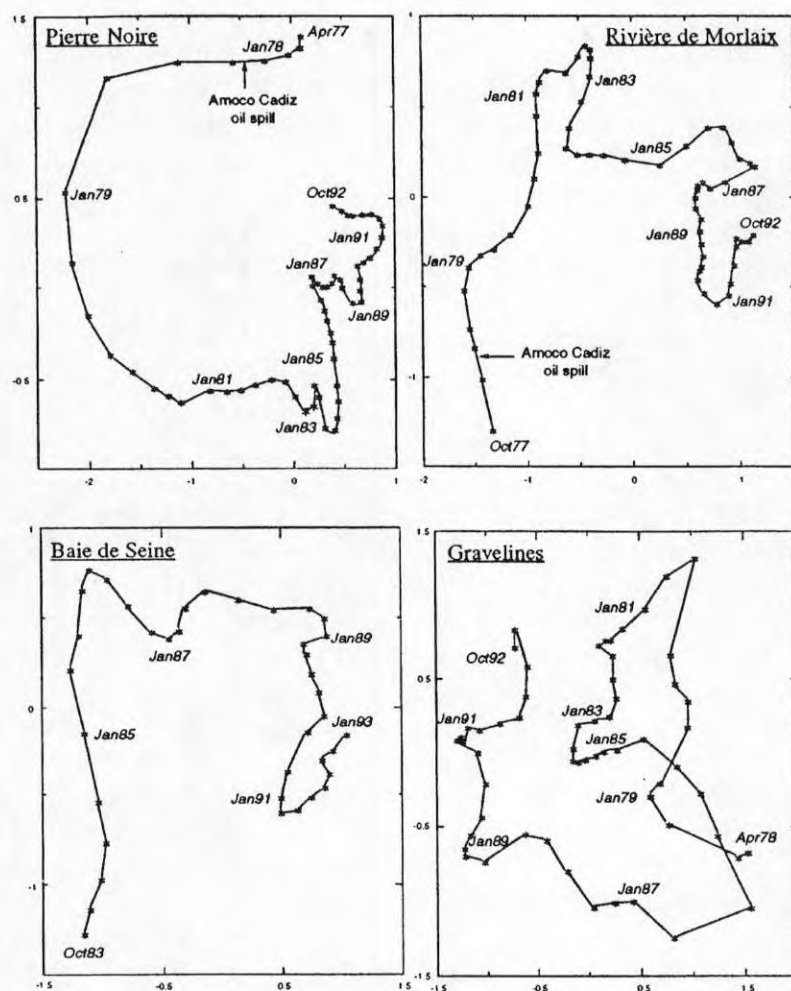


Figure 12 : Analyse factorielle multidimensionnelle (MDS) entre les dates d'échantillonnages, calculée à partir de la distance de Bray-Curtis, à Pierre Noire, Rivière de Morlaix, Baie de Seine et Gravelines. La *stress value* est toujours très faible, $\approx 0,05$, ce qui indique une bonne représentation des données dans un espace à deux dimensions. Le total de variance pour les deux premiers axes atteint 97,3 %, 98,0 %, 97,4 % et 86,9 % respectivement à Pierre Noire, Rivière de Morlaix, Baie de Seine et Gravelines (d'après FROMENTIN *et al.*, 1997a).

À l'issue de cet exemple d'analyse inter-sites, se posent alors deux questions : est-il indispensable de maintenir le suivi des trois sites, et doit-on systématiquement effectuer des comptages exhaustifs ou bien peut-on se limiter à un suivi d'espèces sélectionnées ? Les peuplements macrobenthiques des trois sites, Baie de Morlaix, Baie de Seine et Gravelines, bien que situés sur le même type de peuplement infralittoral, présentent des caractéristiques biotiques très différentes. Les deux sites extrêmes se situent dans des environnements fortement contrastés : influence atlantique à l'ouest en baie de Morlaix, influence continentale et rigueur des hivers à Gravelines. Le troisième site est situé face à l'arrivée majeure des apports polluants en Manche, et se trouve de plus en position géographique intermédiaire entre les deux sites. Il apparaît ainsi difficile de réduire le nombre de sites. De même un comptage partiel interdirait toute étude structurelle et conduirait à négliger des événements écologiques importants, comme l'extinction d'une espèce ou la pullulation d'autres qui n'auraient pas été sélectionnées auparavant. La cadence saisonnière de l'échantillonnage paraît cependant suffisante pour maintenir la qualité de l'information sur les espèces benthiques.

6.2. Comparaison de l'évolution temporelle d'*Abra alba* dans les quatre sites

Les notions d'espèces indicatrices d'un peuplement particulier, ou quantitatives d'espèces dominantes dans telle ou telle station, ont été bien mises en évidence par les résultats des traitements numériques des séries (FROMENTIN *et al.*, 1997a). En revanche, la notion d'espèces présumées indicatrices d'un facteur de l'environnement l'est beaucoup moins. Une même espèce peut être indicatrice d'une condition particulière, mais cette particularité ne s'exprime généralement que dans une zone géographique limitée. Ainsi les relations entre le bivalve *Abra alba*, espèce caractéristique des peuplements sablo-vaseux étudiés, et la température dans les sites de la Manche et la mer du Nord varient notablement d'un site à l'autre, et c'est seulement à Gravelines qu'est remarqué un ajustement acceptable entre le cycle de 7 ans des températures et la cinétique de l'espèce (DAUVIN *et al.*, 1993b).

Un cycle de 10 ans est visible dans les abondances de l'espèce en baie de Seine (figure 13b) et en baie de Morlaix, aussi bien à la Pierre Noire (figure 13c) qu'en rivière de Morlaix (figure 13d) avec une première période d'abondance en 1979-1981 et une seconde en 1990-1991. En baie de Morlaix, la première période d'abondance d'*Abra alba* avait été interprétée comme une conséquence secondaire de la pollution pétrolière de l'*Amoco Cadiz* (DAUVIN, 1984). La seconde période d'abondance apparaît sans qu'il y ait de perturbation accidentelle locale. La présence d'un cycle undécennal d'abondance pour-

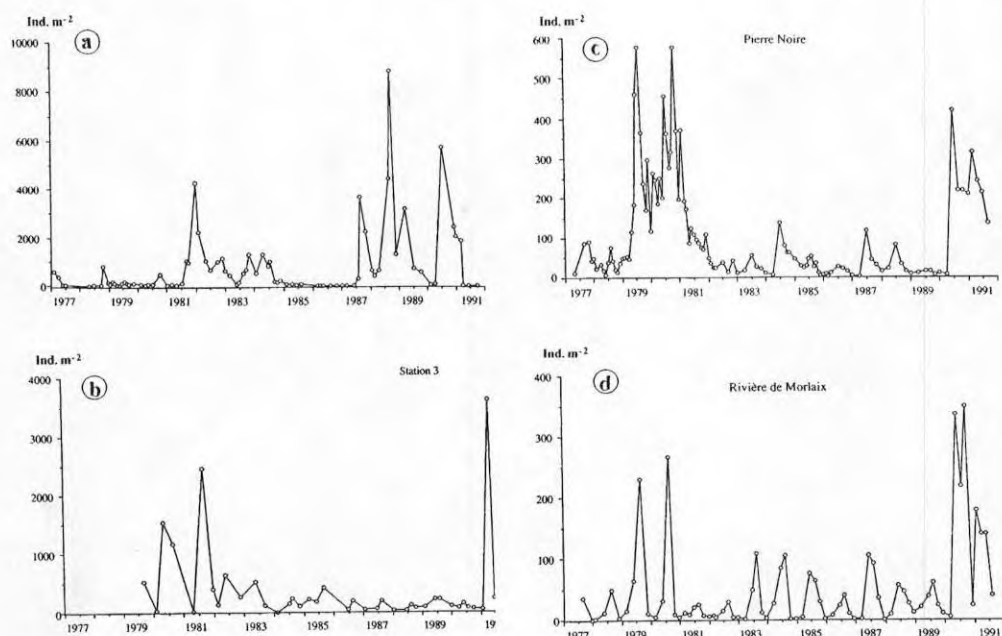


Figure 13 : Évolution à long terme (1979-1991) de la densité (nombre d'individus par mètre carré) du bivalve *Abra alba* retenu sur un tamis à ouverture circulaire de 1 mm. a. station Gravelines ; b. station 3 en baie de Seine ; c. station Pierre Noire et d. station Rivière de Morlaix. (d'après DAUVIN *et al.*, 1993b).

rait expliquer cette évolution périodique en Manche (DAUVIN *et al.*, 1993b). À Gravelines (figure 13a), les variations de densités sont plus importantes (de 0 à 8 907 ind./m²) avec une première période de forte abondance de 1981 à 1984, puis de 1987 à 1990, soit deux périodes de quatre années.

La comparaison des cinétiques de l'espèce en parallèle de celles des températures de l'air dans les sémaphores les plus proches des quatre sites a été réalisée à partir de la méthode des sommes cumulées. Les variations ne montrent pas de relations linéaires évidentes, les cumuls biologiques et climatiques diffèrent au niveau des dates de point de rupture comme au niveau de la tendance générale (figure 14). C'est cependant à Gravelines que la population semble évoluer de façon la plus synchrone avec les températures : les périodes de faibles abondances coïncidant avec des hivers froids et, à l'inverse, de fortes abondances avec des hivers doux.

Sur ce site de Gravelines, un parallélisme étroit existe entre la densité et l'évolution pluriannuelle des minimums hivernaux de janvier et février avec mise en évidence nette d'un cycle de sept ans (figure 15, FROMENTIN & IBAÑEZ, 1994).

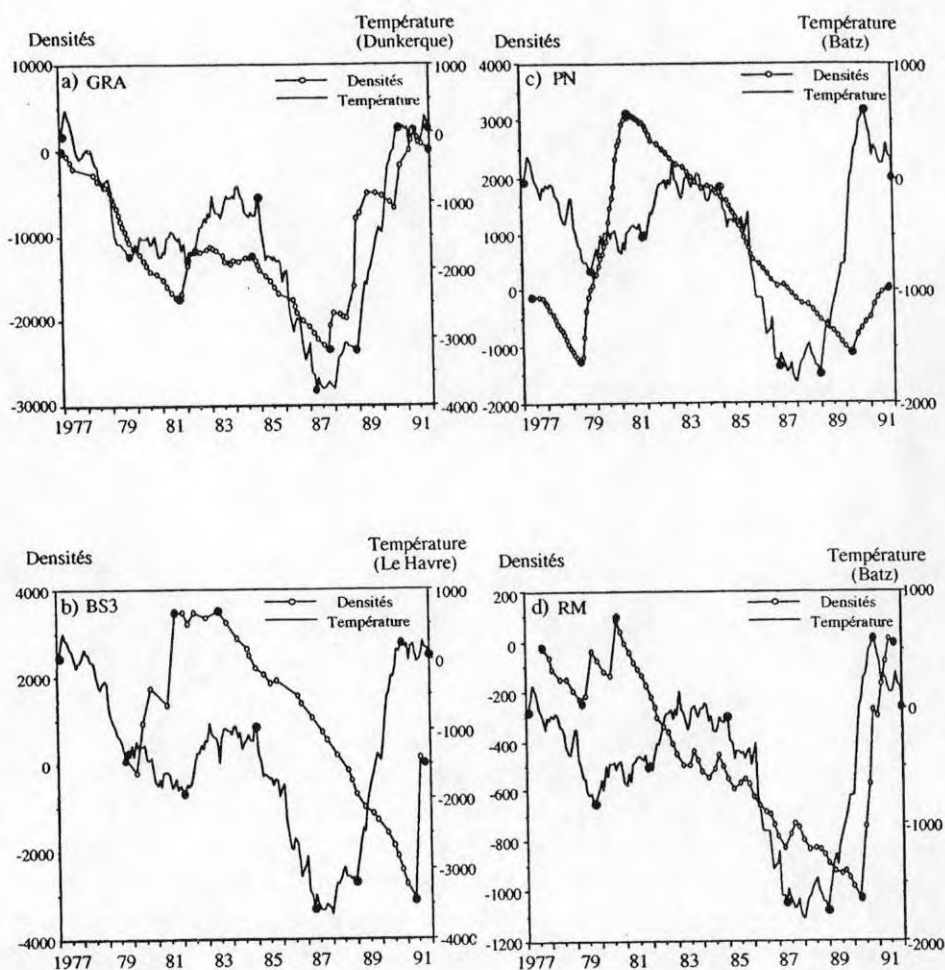


Figure 14 : Sommes cumulées des écarts à la moyenne pour les densités d'*Abra alba* et pour les températures de l'air aux stations : a. station Gravelines ; b. station 3 en baie de Seine ; c. station Pierre Noire et d. station Rivière de Morlaix. Les points marquent les limites de segments pour lesquels les moyennes locales ont été calculées (d'après DAUVIN *et al.*, 1993b).

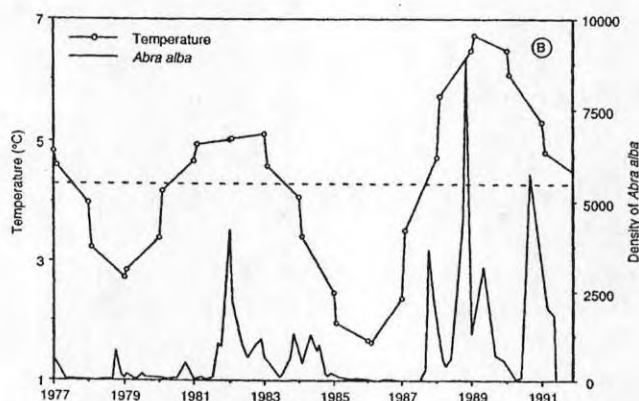


Figure 15 : Données brutes de la densité d'*Abra alba* à Gravelines et des températures de janvier-février à Dunkerque de 1977 à 1991 (d'après FROMENTIN & IBAÑEZ, 1994).

7. Discussion et perspectives

Les organismes benthiques apparaissent donc comme de bons indicateurs des changements climatiques locaux ou globaux de plus ou moins grande période. Les travaux sur l'évolution à long terme des communautés marines, aussi bien sur les organismes benthiques que sur les organismes pélagiques ou les conditions climatiques, ont mis en évidence deux grands types de changements climatiques (DAUVIN, 1993) :

- des changements graduels des températures à grande période, plus connus sous le nom de cycle de Russel,
- des fluctuations de plus courte période, liées soit à des alternances de périodes cyclonique et anticyclonique (cycles de 3-4 ans), soit à la rotation des pôles de la terre (cycles de 6-7 ans), soit avec des variations cycliques undécennales du nombre de taches solaires (cycles de 10-11 ans) ont également été observées, voire de 18-20 ans et séculaire ont été mis en évidence par plusieurs auteurs (voir par exemple GLÉMAREC, 1979, 1993; SOUTHWARD, 1980, 1984, 1991; GRAY & CHRISTIE, 1983; BEUKEMA, 1991, 1992a,b).

Ces différents cycles interviennent dans les processus normaux d'une succession écologique; leurs effets peuvent se superposer et les causes de variations sont parfois difficiles à dissocier (GLÉMAREC, 1979; SOUTHWARD, 1991). L'influence des facteurs locaux peut de plus s'ajouter aux contraintes

environnementales à méso-échelle rendant difficile toute généralisation des processus à l'échelon d'une espèce ou du même type de peuplement comme il a été vu plus haut sur l'exemple des quatre sites étudiés dans le cadre du GDR Manche.

Dans un contexte national, il convient, en tenant compte des suivis existants et maintenant structurés tant à l'IFREMER (base QUADRIGE réunissant les quatre réseaux d'observations IFREMER : RNO, REPHY, REMI et IGA) qu'à l'INSU (réseau d'observation des stations marines : SOMLIT), d'assurer la poursuite des plus longues séries de mesures des paramètres biologiques pour mettre en évidence, éventuellement d'ici quelques décennies, des cycles de longue période. Il convient aussi d'optimiser l'effort d'échantillonnage spatio-temporel, en sachant que le temps permet l'expression des potentialités biologiques tandis que l'espace joue le rôle de séparateur (BINET, 1997). Bien que l'acquisition en automatique de paramètres physiques, de la chlorophylle, voire de la biomasse zooplanctonique, soit maintenant envisageable (voir le projet IFREMER de bouées MAREL), la mise en service de véritables laboratoires *in situ*, qui permet l'acquisition de données en continu, est tributaire du développement technologique des capteurs, ce qui ne sera envisageable que dans plusieurs années. De nombreuses réunions et colloques, dont celui qui a eu lieu en 1995 à Arcachon et qui a été publié dans le volume 20, fascicule 1 de la revue européenne *Oceanologica Acta*, démontrent la préoccupation de la communauté internationale sur l'évolution à long terme de notre environnement marin côtier. D'une manière générale, il apparaît que l'analyse des séries et leur interprétation ne sont pas des tâches aisées. La mise au point de nouvelles méthodes d'analyse (IBÁÑEZ *et al.*, 1993b; MANTÉ *et al.*, 1995, 1997; IBÁÑEZ & FROMENTIN, 1997) est tout aussi vitale que la définition des objets à suivre. De même, la reconnaissance de l'activité scientifique liée à l'observation de longue durée, doit être reconnue par nos instances nationales pour pouvoir contribuer aux programmes internationaux.

Remerciements

Je remercie la Station biologique de Roscoff et l'équipage du NO *Mysis*, ainsi que C. Conq pour leur amicale collaboration lors des échantillonnages des deux séries de la baie de Morlaix. Je tiens à remercier vivement mes collègues du PNOC-SLT, B. Elkaïm, J.-M. Dewarumez, J.-M. Fromentin et F. Ibáñez, avec qui j'ai effectué une partie des traitements et des analyses sur lesquels repose cette synthèse.

Références bibliographiques

- BEUKEMA J.J., 1991. — « Changes in composition of bottom fauna of a tidal-flat area during a period of eutrophication », *Mar. Biol.*, n° 111, p. 293-301.
- BEUKEMA J.J., 1992a. — « Expected changes in the Wadden Sea benthos in a warmer world : lessons from periods with mild winters », *Neth. J. Sea Res.*, n° 30, p. 73-79.
- BEUKEMA J.J., 1992b. — « Long-term and recent changes in the benthic macrofauna living on tidal flats in the western part of the Wadden Sea », *Neth. Inst. Sea Res. Publ. Ser.*, n° 20, p. 135-141.
- BINET D., 1997. — « Menace anthropique et évolution climatique — nécessité d'une stratégie pour évaluer le changement dans les écosystèmes », In : *Les biocénoses marines et littorales françaises des côtes Atlantique, Manche et Mer du Nord, synthèse, menaces et perspectives*, Dauvin J.C. (ed.), p. 267-278. Laboratoire de biologie des invertébrés marins, Service du patrimoine naturel/IEGB/MNHN, Paris.
- CABIOCH L., 1968. — « Contribution à la connaissance des peuplements benthiques de la Manche occidentale », *Cah. Biol. mar.*, suppl. n° 5, p. 493-720.
- CABIOCH L. & GENTIL F., 1975. — « Distribution des peuplements benthiques dans la partie orientale de la baie de Seine », *C. R. Séanc. Acad. Sci.*, Paris, série D, 280, p. 571-574.
- CARPENTIER P., DEWARUMÉZ J.M. & LEPRÊTRE A., 1997. — « Long-term variability of the *Abra alba* community in the southern Bight of the North Sea », *Oceanologica Acta*, n° 20, p. 283-290.
- DAUVIN J.C., 1984. — « Dynamique d'écosystèmes macrobenthiques des fonds sédimentaires de la baie de Morlaix et leur perturbation par les hydrocarbures de l'*Amoco Cadiz* », thèse de doctorat d'État, Univ. p. & M. Curie, Paris VI, 468 p. + annexes 193 p.
- DAUVIN J.C., 1987. — « Évolution à long terme (1978-1986) des populations d'Amphipodes des sables fins de la Pierre Noire (baie de Morlaix, Manche Occidentale) après la catastrophe de l'*Amoco Cadiz* », *Mar. Envir. Research*, n° 21, p. 247-273.
- DAUVIN J.C., JONCOURT M., LATROUITE D. & RAGUÉNÈS G., 1989. — « Température et salinité de l'eau de mer au large de Roscoff de 1983 à 1987 », *Cah. Biol. mar.*, n° 30, p. 5-10.
- DAUVIN J.C., 1991. — « Effets à long terme de la pollution de l'*Amoco Cadiz* sur la production de deux peuplements subtidaux de sédiments fins de la baie de Morlaix (Manche Occidentale) », In : *Estuaries and coasts : spatial*

- and temporal intercomparisons, Proceedings of the ECSA 19 Symposium*, Elliot M. & Ducrotoy J.P. (eds), p. 349-358, Olsen & Olsen, Fredensborg, Denmark.
- DAUVIN J.-C. & GILLET P., 1991. — « Spatio-temporal variability in population structure of *Owenia fusiformis* Delle Chiaje (Annelida : Polychaeta) from the Bay of Seine (Eastern English Channel) », *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, n° 152, p. 105-122.
- DAUVIN J.C., JONCOURT M. & BIRRIEN J.L., 1991. — « Température et salinité de l'eau de mer au large de Roscoff de 1988 à 1990 », *Cah. Biol. mar.*, n° 32, p. 545-550.
- DAUVIN J.C., 1993. — « Le benthos : témoin des variations de l'environnement », *Océanis*, n° 19, p. 25-53.
- DAUVIN J.C., BELLAN-SANTINI D. & BELLAN G., 1993a. — « Les genres *Ophelia* et *Ampelisca* de la région de Roscoff : exemples d'allotopie et de syntopie dans les communautés marines de substrat meuble », *Cah. Biol. mar.*, n° 34, p. 1-15.
- DAUVIN J.C., DEWARUMEZ J.M., ELKAÏM B., BERNARDO D., FROMENTIN J.M. & IBAÑEZ F., 1993b. — « Cinétique de *Abra alba* (Mollusque-Bivalve) de 1977 à 1991 en Manche mer du Nord. Relation avec les facteurs climatiques », *Oceanologica Acta*, n° 16, p. 413-422.
- DAVOULT D., DEWARUMEZ J.M., PRYGIEL J. & RICHARD A., 1988. — « Carte des peuplements benthiques de la partie française de la mer du Nord », *Publication IFREMER, Station Marine de Wimereux et Région Nord-Pas-de-Calais*, 1 carte, p. 1-30.
- DEWARUMEZ J.M. & DAVOULT D., 1997. — « Les biocénoses subtidales macrobenthiques en Manche orientale et Mer du Nord », *In : Les biocénoses marines et littorales françaises des côtes Atlantique, Manche et Mer du Nord, synthèse, menaces et perspectives*, Dauvin J.C. (ed.), p. 79-82. Laboratoire de biologie des invertébrés marins, Service du patrimoine naturel/IEGB/MNHN, Paris.
- FROMENTIN J.M. & IBAÑEZ F., 1994. — « Year to year changes in meteorological features of the French coast area during the last half-century. Examples of two biological responses », *Oceanologica Acta*, n° 17, p. 285-296.
- FROMENTIN J.M., DAUVIN J.C., IBAÑEZ F., DEWARUMEZ J.M. & ELKAÏM B., 1997a. — « Long-term variability of macrobenthic communities of the North-West French coast », *J. Mar. Biol. Ass. U.K.*, n° 77, p. 287-310.

- FROMENTIN J.M., DAUVIN J.C., IBAÑEZ F., DEWARUMEZ J.M. & ELKAÏM B., 1997b. — « Long-term variations of four macrobenthic community structures », *Oceanologica Acta*, n° 20, p. 43-53.
- GLÉMAREC M., 1979. — « Les fluctuations temporelles des peuplements benthiques liées aux fluctuations climatiques », *Oceanologica Acta*, n° 2, p. 365-371.
- GLÉMAREC M., 1993. — « Variabilité temporelle des systèmes littoraux », *J. Rech. Océanogr.*, n° 18, p. 19-23.
- GRAY J.S. & CHRISTIE H., 1983. — « Predicting long-term changes in marine benthic communities », *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, n° 13, p. 87-94.
- IBAÑEZ F. & DAUVIN J.C., 1988. — « Long-term changes in a muddy fine sand *Abra alba-Melinna palmata* community from the Western English Channel. Multivariate time-series analysis », *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, n° 49, p. 65-81.
- IBAÑEZ F., DAUVIN J.C. & ETIENNE M., 1993a. — « Comparaison des évolutions à long terme (1977-1990) de deux peuplements macrobenthiques de la baie de Morlaix (Manche occidentale). Relations avec les facteurs hydroclimatiques », *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, n° 169, p. 181-214.
- IBAÑEZ F., FROMENTIN J.M. & CASTEL J., 1993b. — « Application de la méthode des sommes cumulées à l'analyse des séries chronologiques en océanographie », *C. r. Acad. Sci., Paris, Sciences de la Vie*, n° 316, p. 745-748.
- IBAÑEZ F. & FROMENTIN J.M., 1997. — « Une typologie à partir de la forme des séries chronologiques (TFS) », *Oceanologica Acta*, n° 20, p. 11-25.
- LE FÈVRE-LEHÖERFF G., IBAÑEZ F., PONIZ P. & FROMENTIN J.M., 1995. — « Hydroclimatic relationships with planktonic time series from 1977 to 1992 in the North Sea off Gravelines, France », *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, n° 129, p. 269-281.
- MANTÉ C., DAUVIN J.C. & DURBEC J.P., 1995. — « Relative abundance of species, a new method for time series analysis : application to long term changes of macrobenthic communities from the Bay of Morlaix », *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, n° 120, p. 243-250.
- MANTÉ C., DURBEC J.P. & DAUVIN J.C., 1997. — « Analyse de l'évolution temporelle de communautés macrobenthiques à partir des probabilités de présence des espèces », *Oceanologica Acta*, n° 20, p. 71-79.
- REES E.I.S. & WALKER J.M., 1983. — « Annual and spatial variation in the *Abra* community in Liverpool Bay », *Oceanologica Acta*, vol. spéc., p. 65-169.

- SOURNIA A. & BIRRIEN J.L., 1995. — « La série océanographique côtière de Roscoff (Manche occidentale) de 1985 à 1992 », *Cah. Biol. mar.*, n° 36, p. 1-8.
- SOUTHWARD A.J., 1980. — « The Western English : an inconstant ecosystem? », *Nature*, n° 285, p. 361-366.
- SOUTHWARD A.J., 1984. — « Fluctuations in the "indicator" chaetognaths *Sagitta elegans* and *Sagitta setosa* in the western Channel », *Oceanologica Acta*, n° 7, p. 229-239.
- SOUTHWARD A.J., 1991. — « Forty years of changes in species composition and population density of barnacles on a rocky shore near Plymouth », *J. mar. biol. Ass. U.K.*, n° 71, p. 495-513.
- THIÉBAUT E., CABIOCH L., DAUVIN J.C., RETIÈRE C. & GENTIL F., 1997. — « Spatio-temporal persistence of the *Abra alba-Pectinaria koreni* muddy-fine sand community of the eastern Bay of Seine (English Channel) », *J. mar. biol. mar. U.K.*, n° 77, p. 1165-1185.