

Étude expérimentale du recrutement du peuplement sessile des fonds caillouteux du Pas-de-Calais (France).

D. Davoult & A. Richard
Station marine - URA-CNRS 1363
BP 80 - 62 930 WIMEREUX

Résumé : Une étude de colonisation expérimentale a été menée sur le site du peuplement des cailloutis à épibiose sessile du détroit du Pas-de-Calais pendant 18 mois. Les périodes de fixation des principales espèces ont été établies. L'évolution du peuplement sessile a été analysée, notamment la dominance des Cnidaires et des Bryozoaires au cours des premiers mois, et celle des espèces coloniales lors de la deuxième année d'étude.

Les recrutements de quelques espèces, les relations interspécifiques, sont décrites et discutées et les densités de recrutement sont comparées à celles observées en milieu naturel.

Abstract : An experimental study has been carried out in the "pebbles with sessile epifauna" community in the Dover Strait to understand the structuration of sessile epifauna and to compare the densities of the recruitments with those of the natural community. The periods of settlement of main species have been studied ; the evolution of the sessile community during the early months of the experiment is described : the dominance of Cnidarians and Bryozoans, the dominance of colonial organisms during the second year of the experiment. Recruitments of few species and interspecific relations are discussed.

INTRODUCTION

Le détroit du Pas-de-Calais est soumis à un hydrodynamisme intense ; les courants de marée dépassent 3 nœuds en vive-eau moyenne (Anonyme, 1968). Dans la partie la plus resserrée du détroit, le sédiment est principalement constitué de galets de silex et la proportion de sédiment inférieure à 1 mm est très faible. Ce sédiment est colonisé par le peuplement des cailloutis et graviers à épibiose sessile caractérisé par une épifaune vagile et sessile diversifiée et une endofaune pauvre (Cabioch & Glaçon, 1975). Ce peuplement a été décrit en détail et comparé aux autres peuplements de la région, tant en terme de richesse spécifique que de biomasse (Prygiel *et al.*, 1988 ; Davoult, 1988). Il a essentiellement été étudié au moyen d'échantillonnages qualitatifs (Drague Rallier du Baty) ; en effet, les engins quantitatifs (bennes ou carottiers) se révèlent inopérants sur ce type de sédiment. Cependant quelques données quantitatives ont pu être acquises grâce à des prélèvements effectués en plongée qui ont permis d'évaluer la densité de quelques espèces sessiles (Davoult, 1988). Mais la difficulté de multiplier dans le temps et dans l'espace ce type de prélèvements n'a pas permis de connaître les périodes de recrutement des principales espèces et la densité de ces recrutements.

L'immersion de plaques expérimentales a permis de répondre en partie à ces questions et de comprendre comment se structurait le peuplement : nous avons pu comparer l'évolution des densités, les relations et réarrangements interspécifiques pendant les premiers mois de colonisation aux données acquises en milieu naturel.

MATÉRIELS ET MÉTHODES

Une des difficultés de ce genre d'études est le choix de la matière et de la taille des plaques expérimentales. Pour des raisons pratiques (difficulté de mise en œuvre, poids des structures), nous ne pouvions construire des modules constitués de galets récoltés sur le site même de l'étude, ce qui nous aurait permis de suivre la colonisation jusqu'à un état identique à celui du peuplement naturel. A défaut, nous avons choisi d'utiliser des plaques de béton vibré, c'est-à-dire un matériau courant, peu onéreux, mis en œuvre lors de l'édification de constructions immergées (quais, digues, piles de pont, etc.) et qui a souvent été employé lors d'études de ce type (Guérin, 1981).

La taille choisie, 32 x 32 cm soit 0,1 m², résulte d'un compromis et se situe dans la gamme de la plupart des expérimentations (Castric-Fey, 1984). Une grande surface est intéressante à étudier mais la manipulation des plaques demande alors des moyens à la mer importants. Les plaques choisies pesaient déjà 9 kg (6,5 kg de poids apparent dans l'eau). En outre, la taille des plaques influe fortement sur la fixation des espèces et la structuration des peuplements (Girin & Flassch, 1972 ; Sutherland, 1974) ; la surface choisie ne devait pas trop s'éloigner des surfaces colonisables disponibles dans le milieu naturel (galets pouvant dépasser 15 x 10 cm). Enfin, une standardisation des méthodes a été proposée dans le programme COST 647 (Lundalv, 1985) qui suggère l'emploi de plaques de 0,1 m² afin de permettre des comparaisons entre diverses régions.

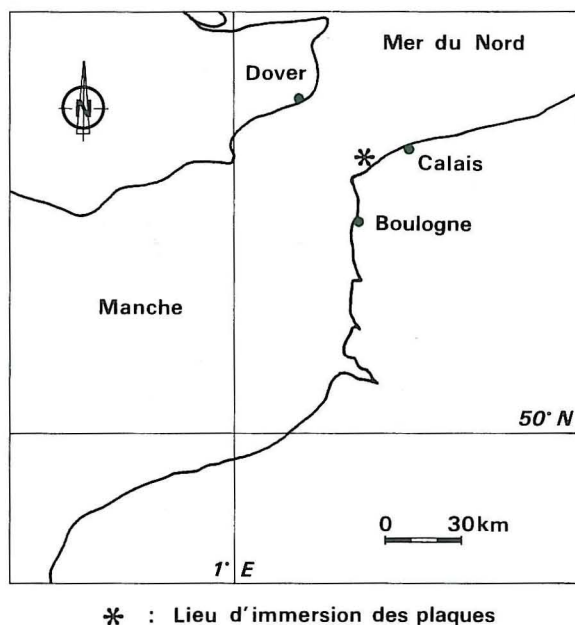


Fig. 1 : Localisation de l'étude.

Après plusieurs essais infructueux, les plaques ont été immergées le 2 mai 1986 à partir du N/O SEPIA II, sur le peuplement des cailloutis (Fig. 1). Elles reposaient directement sur le sédiment afin d'éviter les phénomènes d'exclusion d'une partie de la faune benthique se produisant lorsque les supports sont situés au-dessus du fond (Karlson, 1978). Afin de préciser les périodes de fixation des espèces, d'autres plaques ont été immergées pendant de courtes périodes à différentes époques de l'année (Fig. 2). L'expérience s'est poursuivie jusqu'en octobre 1987.

Deux plaques ont été prélevées lors des deux premières plongées (juin et juillet 1986) afin d'évaluer l'homogénéité de la fixation : celle-ci s'étant révélée forte, nous nous sommes ensuite contentés de remonter une seule plaque. Les plaques ont été examinées le jour même ou le lendemain du prélèvement. La faune fixée et vagile a été repérée à l'œil nu et à la loupe binoculaire. Les plaques ont toujours été examinées entièrement : seuls des sous-échantillons (4 de 0,01 m²) ont été utilisés pour mesurer les plus fortes densités de Cirripèdes.

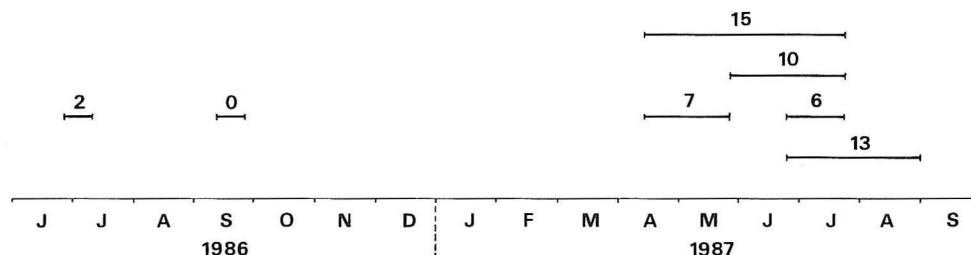


Fig. 2 : Nombre d'espèces fixées et durée d'immersion des plaques immergées pendant de courtes périodes.

Les données qualitatives (présence-absence) ont été traitées en utilisant l'indice de similarité d'Ochiai et l'algorithme de Lance et Williams (Legendre & Legendre, 1984), ainsi qu'en effectuant une analyse factorielle (logiciel ECONUM, Leprêtre & Leprêtre, 1986).

RÉSULTATS

Évolution temporelle du peuplement sessile

Les premières fixations du printemps 1986 (Fig. 3) sont assez faibles : *Tubularia larynx*, *Laomedea* sp. 1, *Actinaria* sp. 1, *Lanice conchilega*, *Pomatoceros triqueter*, *Hiatella arctica*, *Sphenia binghami*, *Electra pilosa* et *Balanus crenatus*. Le recouvrement est inférieur à 10 %, puis augmente (20 à 30 %) en début d'été en raison du recrutement étalé dans le temps de *Balanus crenatus* (densité maximum : 37 000 ind.m⁻²). De nombreuses espèces se fixent au cours de l'été : *Sycon ciliatum*, *Phialidium hemisphaericum*,

Halecium halecinum, *Spirorbidae* sp., *Chlamys opercularis*, *Anomia ephippium*, *Tubulipora phalangea*, *Alcyonidium mytili*, *Bicellariella ciliata*, *Verruca stroemia*, *Dendrodoa grossularia* et *Molgula* sp. Cependant, le recouvrement diminue ($R \approx 5\%$) avec la disparition de *Balanus crenatus*. Pendant l'hiver 1986-87, le nombre d'espèces fixées diminue (Fig. 3), mais quatre nouvelles espèces apparaissent : *Laomedea* sp. 2, *Abietinaria abietina*, *Sertularia argentea* et *Alcyonidium gelatinosum*.

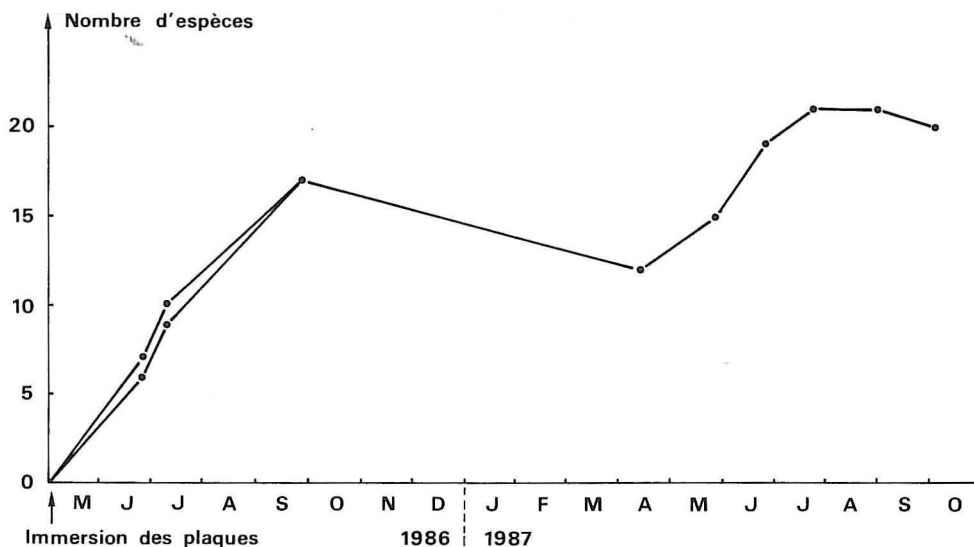


Fig. 3 : Evolution du nombre d'espèces fixées par plaque en fonction du temps d'immersion.

En 1987, les prélèvements plus réguliers permettent de préciser les périodes de fixation. Au printemps, les mêmes espèces qu'en 1986 apparaissent, ainsi que quelques nouvelles : *Chlathrina coriacea*, *Actinaria* sp. 2, *Modiolus* sp., *Conopeum reticulum*, *Schizomavella linearis* et *Crisia eburnea*. Les fixations estivales sont importantes, parmi lesquelles quelques nouvelles espèces : *Leucosolenia variabilis*, *Hydrallmania falcata*, *Dynamena pumila*, *Kirchenpaueria pinnata*, *Sabellaria spinulosa*, *Escharella variolosa*, *Schizoporella unicornis*, *Disporella hispida* et *Scrupocellaria scruposa*. Le nombre d'espèces fixées est maximum en juillet 1987 (Fig. 3).

Pendant les 18 mois de l'étude, 40 espèces fixées ont donc été récoltées, ainsi que 31 espèces vagiles : 6 Annélides, 11 Mollusques (dont 10 Nudibranches), 8 Crustacés (4 Amphipodes, 4 Décapodes), 3 Pycnogonides et 3 Echinodermes.

Le nombre d'espèces solitaires fixées est supérieur à celui des espèces coloniales pendant la première année d'étude, mais la proportion s'inverse au cours de l'hiver avec la disparition de nombreuses espèces solitaires. Le nombre d'espèces coloniales continue à augmenter au cours de la seconde année et domine celui des espèces solitaires (Fig. 4).

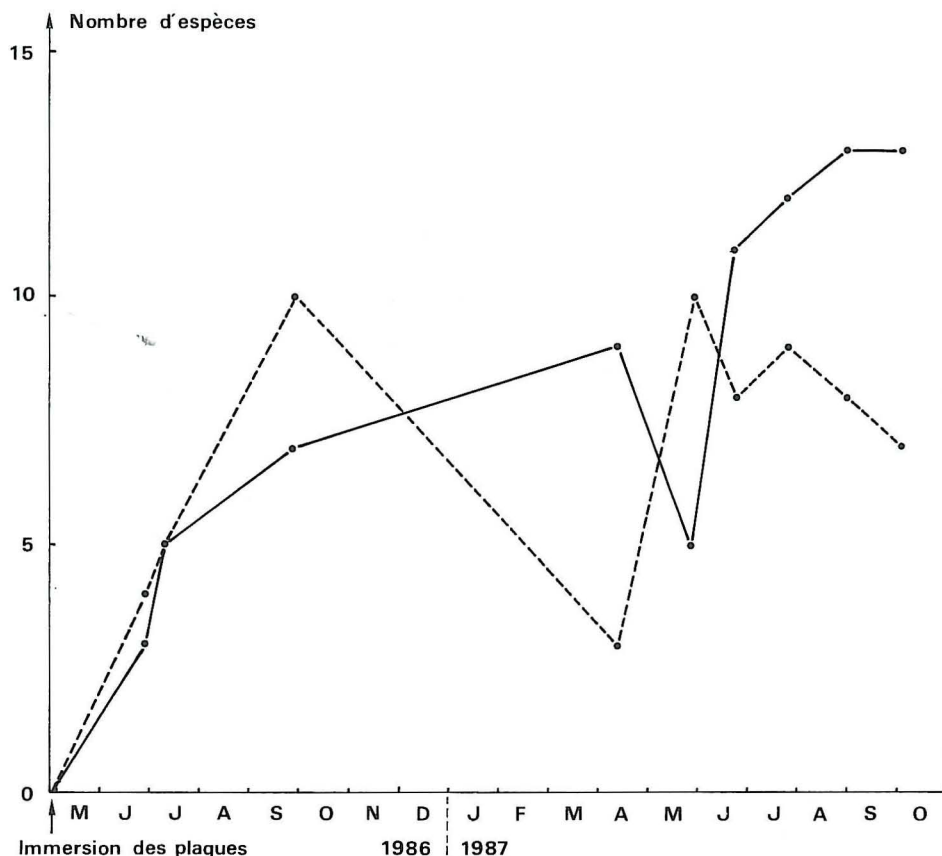


Fig. 4 : Evolution du nombre d'espèces solitaires (---) et coloniales (—) fixées sur les plaques expérimentales, en fonction du temps d'immersion.

La figure 5 montre l'évolution temporelle de la dominance spécifique des différents groupes zoologiques fixés sur les plaques : les Cnidaire, surtout des Hydraires, dominent le peuplement pendant presque toute la durée de l'étude mais les Bryozoaires, peu nombreux au cours des premiers mois, sont dominants après 18 mois d'immersion. Les autres groupes sont moins diversifiés, certains d'entre eux (Spongiaires, Mollusques et Tuniciers) disparaissent pendant l'hiver.

Afin de montrer l'évolution de la fixation et la différenciation des plaques dans le temps, nous avons construit un dendrogramme des affinités spécifiques (Fig. 6). Les plaques sont rassemblées en trois groupes, selon leur durée d'immersion :

- un premier groupe, formé à un niveau de similarité de 0,57, rassemble les plaques récupérées après respectivement 2 mois et 2 mois et demi d'immersion. Le nombre d'espèces fixées est faible (6 à 10).

- un deuxième groupe (formé à 0,4) est constitué des plaques relevées au printemps et en début d'été 1987. 12 à 21 espèces se sont fixées après 11 à 15 mois d'immersion. Les

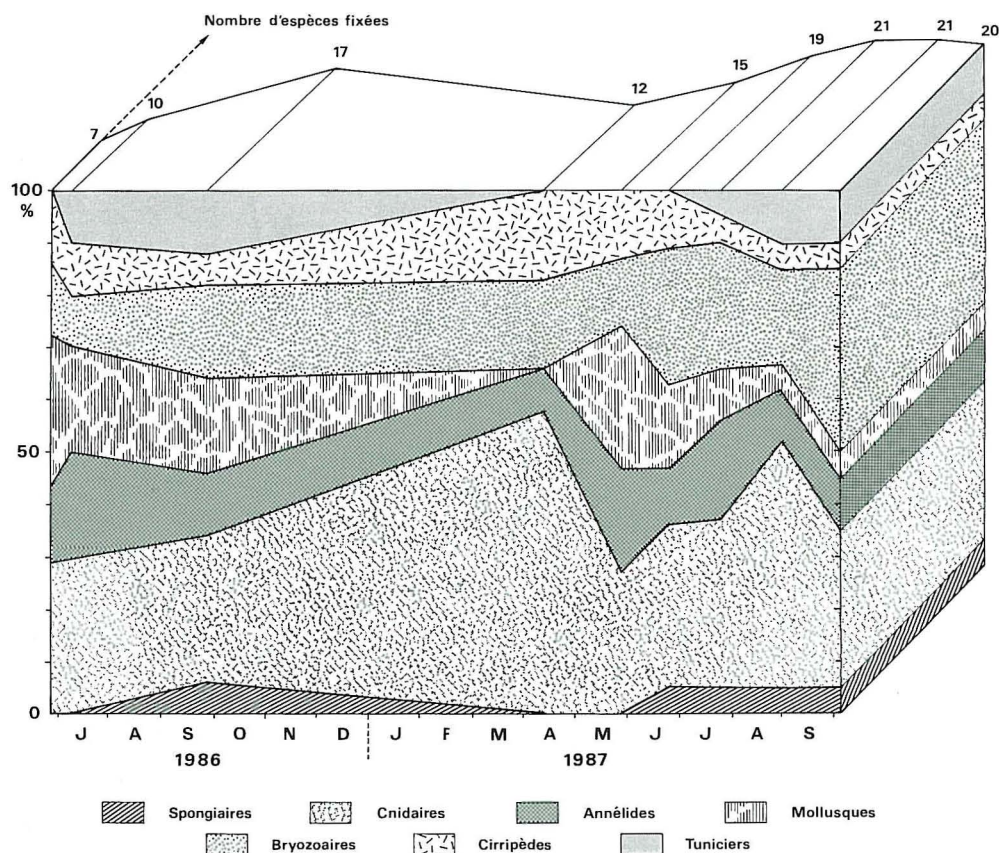


Fig. 5 : Evolution de l'importance relative des différents groupes zoologiques (nombre d'espèces) ayant colonisé les plaques.

plaques relevées en mai, juin et juillet 1987 sont très semblables (lien $> 0,6$), alors que celle relevée en avril, s'individualise : elle s'est appauvrie au cours de l'hiver et elle est encore peu colonisée par de nouveaux recrutements.

- le troisième groupe, très homogène, se forme à 0,67. Il rassemble les plaques de fin d'été et de début d'automne, caractérisées par le recrutement de quelques espèces : *Sycon ciliatum*, *Tubulipora phalangea*, *Bicellariella ciliata* et *Dendrodoa grossularia*.

Les groupes 2 et 3 présentent des affinités certaines alors que le groupe 1 est très individualisé. Bien que ce traitement ne permette pas une analyse très fine, il montre clairement l'évolution du peuplement, caractérisée par une augmentation du nombre d'espèces et des périodes définies de recrutement.

Nous avons voulu affiner cette étude globale grâce à une analyse factorielle (Fig. 7). Les deux axes principaux représentent 52 % de l'inertie totale du nuage de points.

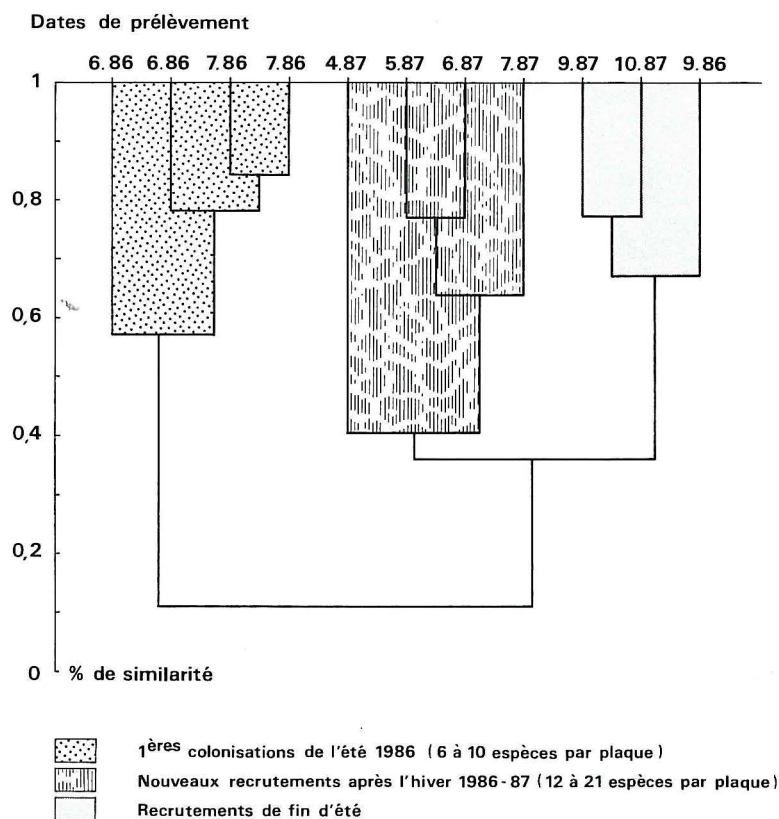


Fig. 6 : Dendrogramme des affinités spécifiques entre plaques, réalisé sur l'épifaune sessile (indice de similarité d'Ochiai).

L'axe I oppose les plaques relevées au printemps et en début d'été à celles relevées en fin d'été-début d'automne. Les premières (surtout celles de 1986) sont caractérisées par des espèces se fixant uniquement à cette période (mai à début juillet) puis disparaissant rapidement : *Balanus crenatus* (contribution à l'axe CTR = 14,7 %, corrélation au carré $COR^2 = 0,83$), *Lanice conchilega* (CTR = 9,4 %, $COR^2 = 0,63$) et *Sphenia binghami* (CTR = 7,5 %, $COR^2 = 0,59$). Celles-ci s'opposent sur l'axe I aux espèces se fixant en fin d'été et disparaissant en période hivernale : *Sycon ciliatum* (CTR = 8,8 %, $COR^2 = 0,75$), *Tubulipora phalangea* (CTR 6,3 %, $COR^2 = 0,43$), *Bicellariella ciliata* (CTR = 8,8 %, $COR^2 = 0,75$) et *Dendrodoa grossularia* (contribution = 8,8 %, $COR^2 = 0,5$).

L'axe II est formé par l'opposition des plaques immergées de 2 à 5 mois à celles immergées de 12 à 18 mois, à l'exception de la plaque 10.87, très proche de l'origine de l'axe. Les espèces contribuant le plus à la formation de cet axe sont apparues la deuxième année : *Sertularia argentea* (CTR = 6,7 %, $COR^2 = 0,64$), *Actinaria* sp.2 (CTR = 6,2 %, $COR^2 = 0,43$) et *Laomedea* sp. 2 (CTR = 6,2 %, $COR^2 = 0,43$).

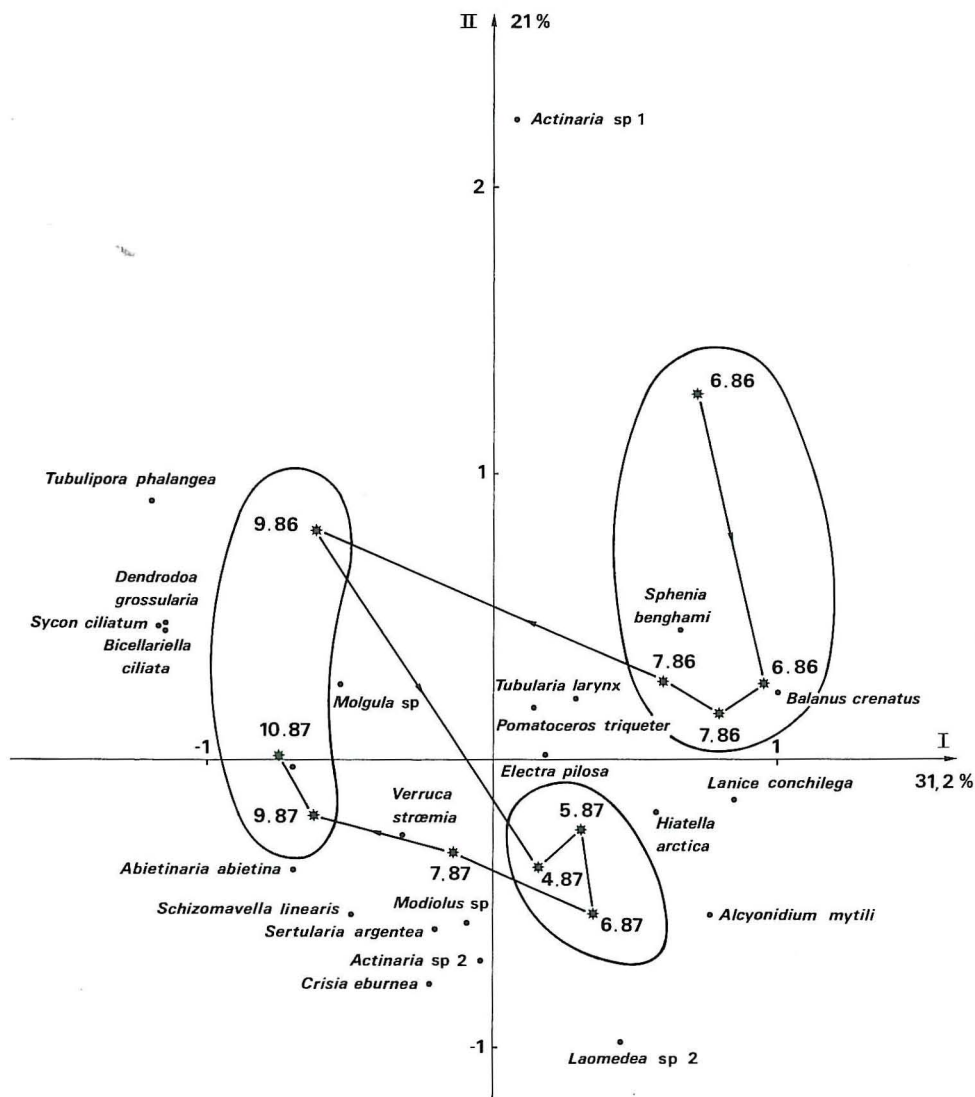


Fig. 7 : Représentation du plan formé par les deux premiers axes de l'analyse factorielle réalisée sur la faune fixée des plaques.

Trois groupes s'individualisent donc sur le plan formé par les deux premiers axes (Fig. 7), semblables à ceux du dendrogramme (Fig. 6), à l'exception de la plaque 07-87, intermédiaire de deux groupes. L'évolution du peuplement apparaît nettement : 3 des 4 plaques relevées en juin et juillet 1986 sont très proches, la quatrième se différenciant par

la présence d'*Actinaria* sp.1 mais restant dans le même quadrant. En juillet et septembre 1986, l'évolution est importante, en raison des recrutements d'été. Un retour partiel à la structure du printemps 1986 est visible d'avril à juin 1987, dû à la fois à la disparition d'espèces en période hivernale et au recrutement printanier des mêmes espèces que l'année précédente. Mais ce retour n'est que partiel et le peuplement continue à évoluer : augmentation du nombre d'espèces, pérennité de certaines espèces, recrutement d'espèces nouvelles. L'évolution se poursuit lentement par l'apparition de nouvelles espèces en été. Le recrutement en fin d'été des mêmes espèces que l'année précédente provoque un retour partiel vers la structure de septembre 1986 (Fig. 7).

Comparaison avec le milieu naturel

Un quadrillage effectué dans la zone d'expérimentation à la drague Rallier du Baty avait permis de récolter 77 espèces sessiles en 27 prélèvements (Davoult, 1988).

Sur les 40 espèces trouvées sur les plaques, 9 n'avaient pas été récoltées lors du quadrillage. Il s'agit d'espèces déjà signalées dans la région (Glaçon, 1977 ; Davoult & Richard, 1988) mais assez rares dans le peuplement des cailloutis : *Chlathrina coriacea*, *Leucosolenia variabilis*, *Laomedea* sp. 2, *Tubulipora phalangea*, *Conopeum reticulum*,

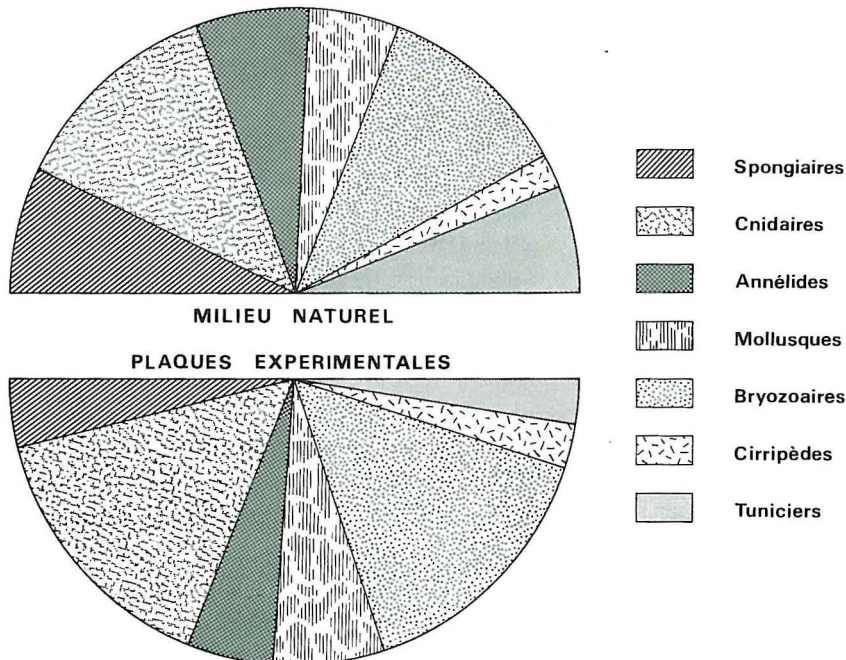


Fig. 8 : Importance relative des différents groupes zoologiques fixés sur les plaques et dans le milieu naturel.

Escharella variolosa, *Schizomavella linearis*, *Chlamys opercularis* et *Anomia ephippium*. Ce type d'expérimentation permet donc de récolter une partie importante des espèces du milieu naturel, la plupart des espèces communes étant présentes à l'exception du Spongiaire *Haliclona oculata*, des Cnidaire *Urticina felina* (*Actinaria* sp. 1 ou 2 des plaques ?), *Nemertesia antennina* et *Alcyonium digitatum*, des Bryozoaires *Bugula flabellata* et *Flustra foliacea* et du Tunicier *Styela coriacea*.

L'importance relative des différents groupes zoologiques en milieu naturel et sur les plaques est assez semblable (Fig. 8), les Cnidaire et les Bryozoaires étant les groupes dominants. Un test de X^2 effectué sur les deux répartitions ne montre pas de différences significatives ($X^2 = 12,4$ pour 6 degrés de liberté).

La proportion des espèces solitaires et coloniales est la même en milieu naturel et sur la dernière plaque relevée : 65 % d'espèces coloniales et 35 % d'espèces solitaires.

Les densités maximums mesurées sur les plaques sont presque toujours très supérieures aux densités mesurées en milieu naturel, sauf pour certains Hydraires et pour *Dendrodoa grossularia* :

Espèces	Milieu naturel	Plaques
<i>Abietinaria abietina</i>	40 colonies.m ⁻²	30 colonies.m ⁻²
<i>Hydrallmania falcata</i>	28 colonies.m ⁻²	10 colonies.m ⁻²
<i>Sertularia argentea</i>	12 colonies.m ⁻²	40 colonies.m ⁻²
<i>Pomatoceros triqueter</i>	> 100 ind. m ⁻²	760 ind.m ⁻²
<i>Modiolus</i> sp.	16 ind.m ⁻²	930 ind.m ⁻²
<i>Hiatella arctica</i>	16 ind.m ⁻²	100 ind.m ⁻²
<i>Crisia eburnea</i>	4 colonies.m ⁻²	10 colonies.m ⁻²
<i>Electra pilosa</i>	Recouvrement < 5%	R ≈ 50 %
<i>Verruca stroemia</i>	552 ind.m ⁻²	14350 ind.m ⁻²
<i>Balanus crenatus</i>	< 1 ind.m ⁻²	84000 ind.m ⁻²
<i>Dendrodoa grossularia</i>	96 ind.m ⁻²	20 ind.m ⁻²

Suivi de quelques espèces

Balanus crenatus et *Onchidoris bilamellata* (Fig. 9a)

Balanus crenatus se fixe indifféremment sur des plaques neuves ou anciennes. La densité de recrutement en 1986 ($3\,700 \pm 1\,260$ ind.0,1 m⁻² le 10 juillet) est plus faible et beaucoup plus tardive qu'en 1987 ($8\,400 \pm 2\,480$ ind.0,1 m⁻², le 13 avril), sans doute en raison de l'immersion tardive des plaques après le début du recrutement de l'espèce. La densité diminue ensuite rapidement, il ne reste aucun individu vivant le 23 juillet 1987. *Onchidoris bilamellata*, Nudibranche prédateur de balanes (Thompson & Brown, 1976 ; Todd, 1979), a été récoltée sur les plaques en 1986 et 1987 (Fig. 9a). Presque tous les individus se trouvaient sur *Balanus crenatus*. En 1986, les pics de densité des deux espèces coïncident, alors qu'ils sont décalés d'un mois en 1987 : la densité d'*Onchidoris bilamellata* augmente forte-

ment lorsque celle de *B. crenatus* est maximum, puis celle des balanes décroît fortement au moment du maximum d'*O. bilamellata*. De nombreuses pontes du Nudibranche sont accrochées à la plaque relevée le 23 juillet 1987.

Pomatoceros triqueter (Fig. 9b)

L'espèce est indifférente à la durée d'immersion des plaques : la plaque immergée du 25 juin au 23 juillet 1987 porte 3 jeunes individus (L tube = 3 mm). Le recrutement, resté très faible au printemps 1986, est assez important en été. La plaque relevée le 13 avril 1987 ne porte que des individus fixés en 1986 (L tube = 10 à 20 mm). Le recrutement de 1987 est faible au printemps et au début de l'été (surtout des tubes de 15 à 30 mm de long sur les plaques) mais il se poursuit pendant tout l'été, alors que la plupart des individus nés l'année précédente meurent (19 tubes habités < 9 mm, 5 tubes vides > 11 mm). Il semble que, dans les conditions de l'étude, les individus ne vivent pas plus de 12 à 15 mois.

Lanice conchilega (Fig. 9c)

La figure suggère une fixation plus importante sur des plaques immergées depuis longtemps, mais 23 individus fixés sur une plaque immergée du 13 avril au 26 mai 1987 montrent que la différence entre les deux années est sûrement due à l'immersion tardive des plaques en 1986. L'espèce grandit en juin et juillet puis disparaît rapidement.

Modiolus sp. (Fig. 10a)

La petite taille des individus nous a empêché de déterminer l'espèce avec certitude, mais il s'agit très certainement de *Modiolus modiolus*. L'espèce n'apparaît pas en 1986, alors qu'elle se fixe sur des plaques récemment immergées en 1987 : 5 individus sur la plaque immergée du 13 avril au 26 mai, 2 individus sur la plaque immergée du 26 mai au 23 juillet. Cependant, la densité de recrutement est beaucoup plus importante sur la plaque ancienne relevée le 25 juin 1987 (14 mois d'immersion) : 93 ind.0,1 m⁻². La fixation s'effectue par grappes, au niveau des irrégularités de surface de la plaque (petits trous ou fissures, interstices entre les balanes). Les individus grandissent jusqu'à une taille maximale de 3,7 mm puis disparaissent.

Sphenia binghami (Fig. 10b)

L'espèce colonise également les petits trous des plaques. Elle apparaît dès la première année, mais le recrutement est plus important en 1987, aussi bien sur des plaques récemment immergées que sur les plaques immergées l'année précédente. Cette espèce disparaît également au bout de quelques semaines.

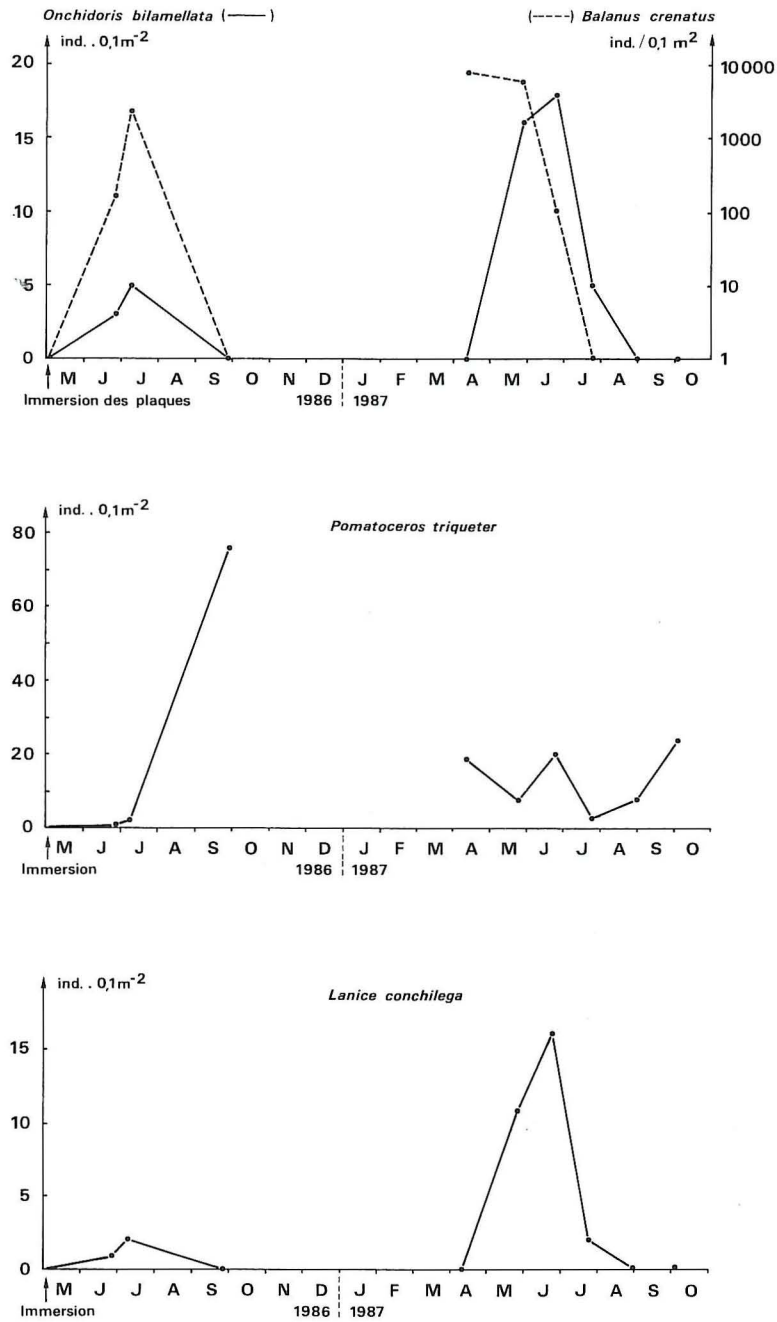


Fig. 9 : a - Évolution des densités d'*Onchidoris bilamellata* et de *Balanus crenatus*
 b - Évolution de la densité de *Pomatoceros triqueter*
 c - Évolution de la densité de *Lanice conchilega*.

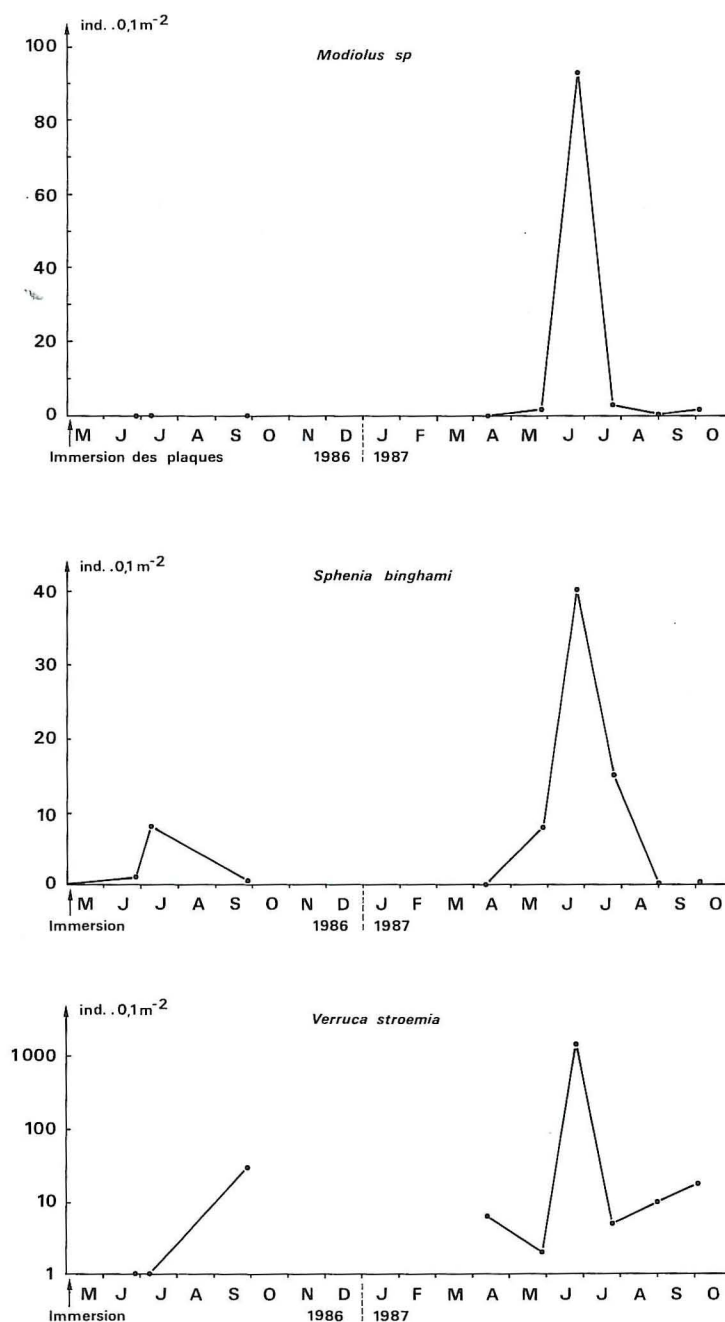


Fig. 10 : a - Évolution de la densité de *Modiolus* sp.
 b - Évolution de la densité de *Sphenia binghami*
 c - Évolution de la densité de *Verruca stroemia*.

TABLEAU 1

Périodes de fixation, densités et tailles maximales, réactions à la durée d'immersion des principales espèces fixées sur les plaques expérimentales (L = Longueur ; H = hauteur ; D = diamètre).

Espèce	Période de fixation	Densité maximum (0,1 m ²)	Taille maximum	Réaction à la durée d'immersion des plaques
SPONGIAIRES				
<i>Chlathrina coriacea</i>	mai-juin	1 colonie	5 x 1 mm	indéterminée
<i>Leucosolenia variabilis</i>	juin-juillet	8 colonies	L = 6 mm	indifférente
<i>Sycon ciliatum</i>	août-septembre	12	H = 6 mm	"
HYDRAIRES				
<i>Tubularia larynx</i>	juin-juillet (fertile en juin)	> 100 polypes	H = 30 mm	"
<i>Phialidium hemisphaericum</i>	mai à août (fertile en août et septembre)	> 100 polypes (septembre)	H = 4,5 mm	"
<i>Laomedea</i> sp. 1	mai à juillet	> 50 colonies	H = 30 mm	"
<i>Laomedea</i> sp. 2	avril à juin	> 50 colonies	H = 10 mm	indéterminée
<i>Halecium halecinum</i>	mai à juillet (fertile en mars-avril)	55 colonies	H = 40 mm	indifférente
<i>Abietinaria abietina</i>	mars-avril (fertile en janvier-février)	3 colonies	H = 14 mm	indéterminée
<i>Hydrallmania falcata</i>	juillet-août	1 colonie	H = 13 mm	évite les plaques jeunes
<i>Sertularia argentea</i>	mars-avril	4 colonies	H = 11 mm	"
<i>Dynamena pumila</i>	juillet-août	2 colonies	H = 5 mm	indifférente
<i>Kirchenpaueria pinnata</i>	juillet-août	2 colonies	H = 14 mm	"
ANNELIDES				
<i>Pomatoceros triqueter</i>	juin à septembre	76	L = 30 mm tube	"
<i>Lanice conchilega</i>	avril-mai	23	L = 13 mm	"
<i>Sabellaria spinulosa</i>	mai-juin	2	L = 7 mm	"
MOLLUSQUES				
<i>Modiolus</i> sp.	mai-juin	93	L = 3,7 mm	préfère les plaques âgées
<i>Hiatella arctica</i>	avril-mai	10	L = 2,8 mm	indifférente
<i>Sphenia binghami</i>	avril-mai	40	L = 4 mm	"
BRYOZOAIRES				
<i>Crisia eburnea</i>	juin à août ?	1 colonie	H = 5 mm	indéterminée
<i>Tubulipora phalangea</i>	août-septembre	2 colonies	D = 4 mm	indifférente
<i>Alcyonidium mytili</i>	avril à juin ?	R ≈ 10 %		évite les plaques jeunes
<i>Conopeum reticulum</i>	mai-juin	R ≈ 5 %		indifférente
<i>Electra pilosa</i>	mai à juillet	R ≈ 50 % (septembre)		"
<i>Bicellariella ciliata</i>	août-septembre	35 colonies	H = 13 mm	"
<i>Escharella variolosa</i>	mai à juillet ?	1 colonie		indéterminée
<i>Schizoporella unicornis</i>	juin-juillet	1 colonie	D = 7 mm	"
<i>Schizomavella linearis</i>	mai-juin	2 colonies	D = 13 mm	indifférente
<i>Disporella hispida</i>	août-septembre	1 colonie	D = 6 mm	indéterminée
<i>Scrupocellaria scruposa</i>	août-septembre	1 colonie	D = 3 mm	"
CIRRIPEDES				
<i>Verruca stroemia</i>	mai à août (fertile en avril)	1435 ± 355 (juin)	D = 5 mm	préfère les plaques âgées
<i>Balanus crenatus</i>	avril à juin	8400 ± 2480 (avril)	D = 5,5 mm	indifférente
TUNICIERS				
<i>Dendrodoa grossularia</i>	juillet-août	2	H = 5 mm	"
<i>Molgula</i> sp.	juin à août	8	H = 5,5 mm	"

Verruca stroemia (Fig. 10c)

L'espèce se fixe peu sur des plaques neuves. Le recrutement n'est important qu'en juin 1987, sur une plaque immergée depuis 14 mois. Il s'étale de mai à août, avec un maximum en juin et un autre en août : les individus récoltés sur la plaque relevée le 23 juillet 1987 mesurent tous plus de 2 mm, alors que ceux récoltés en septembre et octobre sont presque tous inférieurs à 2 mm. C'est une des rares espèces, avec *Pomatoceros triqueter*, à survivre pendant l'hiver sur les plaques.

Le tableau 1 rassemble les observations concernant les principales espèces récoltées sur les plaques.

DISCUSSION ET CONCLUSION

Quelques tendances nettes apparaissent dans le processus de mise en place du peuplement : le groupe dominant pendant presque toute la durée de l'étude est celui des Hydraires. Les espèces solitaires à fort recrutement (Cirripèdes) couvrent en peu de temps une partie importante des plaques mais disparaissent rapidement (*Balanus crenatus*) ou diminuent fortement de densité entre deux recrutements (*Verruca stroemia*). Les Bryozoaires se fixent généralement après quelques mois et surtout la seconde année. Ils dominent les autres embranchements sur la plaque immergée pendant 18 mois.

Les espèces les plus communes dans le peuplement naturel apparaissent tardivement, à l'exception de *Pomatoceros triqueter* et d'*Electra pilosa*. La plupart se fixe la seconde année : *Abietinaria abietina*, *Hydrallmania falcata*, *Sertularia argentea*, ou à la fin de l'été 1986 : *Sycon ciliatum*, *Verruca stroemia*. Dans le cas d'*Abietinaria abietina* et de *Sertularia argentea*, cela est essentiellement dû à leur recrutement précoce de fin d'hiver-début de printemps. Des espèces rares dans le peuplement naturel se sont fixées sur les plaques, dont *Balanus crenatus*. Cette espèce n'a été récoltée qu'une fois sur le site d'étude, sur la carapace d'un *Hyas coarctatus* ; elle est fréquente en zone intertidale et à faible profondeur, mais ne se développe pratiquement pas dans la région au-dessous de 20 m. Cela montre le fort potentiel de recrutement dans la zone d'étude et la complexité du peuplement en place qui exclut pratiquement l'espèce. Les densités observées pour la plupart des espèces sont plus fortes sur les plaques que dans le milieu naturel, elles représentent des densités maximales de recrutement : elles sont moins soumises qu'en milieu naturel à la compétition interspécifique.

Si la plupart des espèces communes dans le peuplement naturel s'est fixée sur les plaques en 15 à 18 mois, le peuplement observé en octobre 1987 n'a pas la même structure que celui-ci : le peuplement est proche d'un stade climacique qualitatif (Castric, 1977), mais aucune stabilité dans les rapports d'abondance spécifique n'est atteinte. D'après Symon-Papyn (1965), 7 mois sont nécessaires pour arriver à ce stade en Méditerranée, alors que Bellan-Santini (1970) l'a observé après 11 mois d'immersion. Sutherland et Karlson (1977) estiment que 12 à 18 mois sont nécessaires pour voir apparaître la majorité des espèces.

Les deux facteurs dominant le processus de colonisation sont le facteur temps et l'action de la lumière (Guérin, 1981). Cette dernière n'a pas été étudiée ici, les plaques étant posées sur le sédiment, ce qui interdisait pratiquement toute colonisation de la face inférieure.

Parmi les conséquences de la durée d'immersion, la première est l'apparition d'un film de micro-organismes (Bactéries, Diatomées benthiques) nécessaire pour permettre la fixation de la plupart des espèces (Zobell, 1938 *in* Guérin, 1982). La phase de latence est généralement estimée de quelques heures à quelques jours (Guérin, 1982). Dans notre expérience, 2 plaques ont été immergées pendant 14 jours, respectivement du 26 juin au 10 juillet 1986 et du 11 au 26 septembre 1986. Bien que la fin d'été soit caractérisée par des fixations assez nombreuses, aucune espèce n'a été trouvée sur la deuxième plaque, alors que 2 espèces (*Halecium halecinum* et *Lanice conchilega*) se sont fixées sur la plaque immergée au printemps. La phase de latence doit varier d'une dizaine de jours à environ un mois selon la période d'immersion. Sur le site d'étude, Maillard-Quisthoudt (1988) a montré que la biomasse et l'activité bactériennes dans la masse d'eau étaient maximales en période estivale, particulièrement en juin. La phase de latence est donc certainement plus courte à cette période de l'année.

Pour des immersions de courte durée, effectuées en dehors de la période hivernale (Fig. 2), nous avons calculé la relation durée d'immersion (jours)-nombre d'espèces fixées (N) : $N = 7 \ln T - 17,6$ ($r = 0,98$ pour 7 valeurs, significatif à moins de 0,1 % de risque). Cette relation correspond à une phase de latence de 14 jours ($T = 14,3$ pour $N = 1$), cohérente avec notre estimation. Les plaques de l'immersion principale, relevées la première année et donc à durée d'immersion courte, s'ajustent bien à la relation, ce qui n'est pas le cas des plaques relevées en 1987, en raison de la diminution importante du nombre d'espèces fixées en période hivernale. Ceci montre que le processus de colonisation s'effectue par vagues saisonnières : la colonisation est une fonction de la durée d'immersion pendant la saison la plus favorable à la fixation (printemps et été) ; l'hiver remet en cause le processus ; au printemps suivant, celui-ci se poursuit sur un peuplement déjà existant. L'hiver suivant remettra partiellement en cause le processus mais le peuplement, au début du printemps suivant, sera plus diversifié qu'au printemps précédent. Le nombre d'espèces nouvelles sera faible, le peuplement se rapprochant de plus en plus de son équilibre. Dans le cas d'un peuplement mature, les recrutements d'une année compensent les disparitions hivernales, à la variabilité de recrutement près.

La succession décrite ici dépend de la période d'immersion des plaques initiales. La succession des recrutements larvaires joue un rôle important (Sutherland, 1974), surtout lorsqu'une espèce est capable de se fixer en grand nombre et d'empêcher ou de gêner fortement la fixation ultérieure d'autres espèces. La variabilité de recrutement interannuelle (densité larvaire, décalage des pontes) joue également un rôle important dans l'apparition des espèces (Guérin, 1981). Elle est ici difficile à discerner du fait de l'immersion tardive des plaques en 1986.

Les espèces se fixant rapidement sur des plaques nouvellement immergées sont appelées espèces "pionnières" parce qu'elles constituent le peuplement initial, modifient souvent le biotope et changent les conditions de fixation, à l'avantage ou au désavantage des espèces

se fixant ultérieurement. Cette définition n'est pas restrictive, alors que Castric-Fey (1974) considère que des espèces sont "pionnières" si elles apparaissent rapidement sur un substrat vierge puis disparaissent également rapidement, alors que d'autres espèces se fixent et que le peuplement se transforme. Ici, seule *Balanus crenatus*, qui manifeste des exigences faibles vis-à-vis du substrat, se fixe rapidement et en grande quantité, peut être considérée comme une espèce réellement pionnière.

Cependant, *Balanus crenatus* se fixe en plus grande quantité la deuxième année. Ce fort recrutement est sûrement dû à l'attraction exercée sur les larves Cypris par les traces des adultes. En 1987, la densité chute rapidement après l'apparition de son prédateur *Onchidoris bilamellata* (Fig. 9a). Todd et Doyle (1981) ont suggéré que la présence des balanes doit précéder celle des larves véligères de Nudibranches pour que la métamorphose de celles-ci réussisse. Mais Grant et Williamson (1985) ont mis en doute cette "settlement-timing hypothesis" et pensent que la présence de balanes est nécessaire pour la survie des jeunes Nudibranches benthiques, non pour la métamorphose des larves. Nos observations montrent effectivement l'attraction des jeunes *O. bilamellata* pour les balanes (jusqu'à 600 Nudibranches par m²). Une telle densité est surprenante car l'espèce est rare dans la région en zone subtidale, ce qui tend à appuyer l'hypothèse de Todd et Doyle (1981).

Les facteurs du milieu donnant le caractère saisonnier aux fixations restent prépondérants, mais les interactions biologiques sont de plus en plus marquées : influence du recrutement de la première année sur l'ampleur de celui de la seconde année (Balanes) ; compétitions interspécifiques, telles que la compétition spatiale entre *Balanus crenatus* et *Alcyonidium mytili* ou la prédation exercée par *Onchidoris bilamellata* sur *Balanus crenatus* ; apparition de nouvelles espèces la deuxième année, due à la variabilité du recrutement ou à l'attraction des larves pour un peuplement déjà structuré.

Cependant, le manque d'abri suffisant pour se protéger du courant sur les plaques provoque la disparition de nombreuses espèces au-delà d'une certaine taille (Spongiaires, Annélides, Mollusques). Ce facteur est prépondérant mais artificiel : il ne rend pas compte des conditions du milieu naturel qui offre par sa complexité une multitude d'abris aux organismes benthiques. Ce phénomène empêchera dans le cas présent le peuplement des plaques de se structurer complètement comme le peuplement naturel, à moins que l'installation d'espèces calcifiées ne fasse évoluer le substrat en créant de nouveaux micro-habitats ; il constitue la limite de validité de l'étude.

Une condition pour que le peuplement des plaques tende vers le peuplement naturel est que le recouvrement de *Balanus crenatus* diminue au printemps. En effet, même si l'espèce disparaît rapidement, elle occupe pendant deux mois une surface importante qui limite le recrutement des autres espèces. Or, les larves cypris évitent les surfaces couvertes par des Bryozoaires encroûtants, tels que *Electra pilosa*, alors que ces Bryozoaires peuvent recouvrir les traces laissées par les Balanes. Il est probable que le recrutement de *Balanus crenatus* diminue d'année en année.

Les espèces solitaires ont la faculté d'échapper en partie à la compétition spatiale en se développant dans une troisième dimension, contrairement à beaucoup d'espèces coloniales. Les espèces solitaires peuvent se fixer en grand nombre et occuper ainsi rapidement une

grande partie des surfaces disponibles. Mais leur recrutement est saisonnier, alors que les espèces coloniales se développent intensément par bourgeonnement après leur fixation et augmentent ainsi leur recouvrement. En milieu tropical, au niveau des récifs coralliens, les espèces encroûtantes dominent généralement (Woodin & Jackson, 1979 ; Greene *et al.*, 1983), alors qu'en zone tempérée les espèces solitaires sont souvent dominantes (Christie, 1980 ; Greene *et al.*, 1983 ; Costelloe *et al.*, 1986). Mais le degré de stabilité du biotope est également important (Warner, 1985) : lorsque le milieu est stable, la faculté de s'étendre en permanence constitue un avantage pour les espèces encroûtantes, notamment les espèces pérennes. Au contraire, un milieu instable (turbidité, abrasion par les particules circulantes, forts courants) empêche l'installation durable de la plupart des espèces ; les espèces coloniales sont désavantagées et les espèces solitaires à recrutement annuel dense recolonisent le milieu chaque année.

Dans le peuplement naturel des cailloutis que nous avons étudié, les recouvrements restent faibles et sont principalement le fait de *Pomatoceros triqueter* et *Urticina felina*, deux espèces solitaires. Les espèces coloniales communes sont des espèces dressées (Hydraires) à l'exception d'*Electra pilosa*, commune mais à faible recouvrement.

Le peuplement des plaques montre également la dominance des espèces solitaires en terme de recouvrement (Balanes), à l'exception d'*Electra pilosa* en septembre 1987, mais la tendance (nombre d'espèces) est la dominance des espèces coloniales à partir du printemps 1987. La taille des plaques en est sûrement en partie responsable, mais il est possible que cette tendance soit remise en cause chaque hiver par disparition des espèces coloniales. L'action destructrice du courant et de l'abrasion sur les espèces colonisant les plaques montre que la richesse et la stabilité du peuplement des cailloutis sont dues à la structure complexe du fond qui offre à la fois des zones fortement exposées au courant et des zones de calme relatif. C'est cette complexité qui permet la coexistence d'espèces fixées, solitaires ou coloniales, dressées ou encroûtantes et de nombreuses espèces vagiles.

REMERCIEMENTS

Nous tenons à remercier I. Richard, C. Maillard, M.A. Janquin et P. Safran qui nous ont aidé lors des opérations en plongée autonome, ainsi que M. Pannier pour la dactylographie et D. Menu pour la réalisation des figures.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

- ANON., 1968. Courants de marée dans la Manche et sur les côtes françaises de l'Atlantique. *Service hydrographique de la marine*, 287 pp.
- BELLAN-SANTINI, D., 1970. Salissures biologiques de substrats vierges artificiels immergés en eau pure pendant 26 mois dans la région de Marseille I. Etude qualitative. *Tethys*, 2 (2) : 335-356.
- CABIOCH, L. & R. GLAÇON, 1975. Distribution des peuplements benthiques en Manche orientale, de la Baie de Somme au Pas-de-Calais. *C.R. Acad. Sci. Paris*, t. 280, série D : 491-494.

- CASTRIC-FEY, A., 1974. Les peuplements sessiles du benthos rocheux de l'archipel de Glénan (Sud Bretagne). Ecologie descriptive et expérimentale. *Thèse d'Etat*, Univ. Bretagne occidentale, 333 pp.
- CASTRIC, A., 1977. Recrutement et succession du benthos rocheux sublittoral, in : *Biology of benthic organisms*. Keegan, O'Ceidigh, Boaden Ed., London, Pergamon Press : 147-154.
- CASTRIC-FEY, A., 1984. Revue des méthodes actuelles d'étude des substrats durs infralittoraux. *Oceanis*, 10 (3) : 207-235.
- CHRISTIE, H., 1980. Methods for ecological monitoring : biological interactions in a rocky subtidal community. *Helgol. Meeresunter.*, 33 : 473-483.
- COSTELLOE, J., B.F. KEEGAN & G.F. KONNECKER, 1986. Rocky subtidal assemblages on the west coast of Ireland. *Hydrobiologia*, 142 : 97-111.
- DAVOULT, D., 1988. Étude du peuplement des cailloutis à épibiose sessile et de la population d'*Ophiothrix fragilis* (Abildgaard) du détroit du Pas-de-Calais (France). *Thèse doc. d'Univ.*, U.S.T. Lille Flandres Artois, Station Marine de Wimereux, 213 pp.
- DAVOULT, D. & A. RICHARD, 1988. Les Ridens, haut-fond rocheux isolé du Pas-de-Calais : un peuplement remarquable. *Cah. Biol. Mar.*, 29 : 93-107.
- GIRIN, M. & J.P. FLASSCH, 1972. Relations entre les peuplements et la surface des collecteurs dans une étude expérimentale. *C.R. Acad. Sci. Paris*, 275, série D : 659-662.
- GLAÇON, R., 1977. Flore et faune du littoral du Pas-de-Calais et de la Manche orientale. *Doc. Station Marine de Wimereux*, 51 pp.
- GRANT, A. & P. WILLIAMSON, 1985. Settlement-timing hypothesis : a critique. *Mar. Ecol. Progr. ser.* 23 : 193-196.
- GREENE, C.H., A. SCHOENER & E. CORETS, 1983. Succession on marine hard substrata : the adaptive significance of solitary and colonial strategies in temperate fouling communities. *Mar. Ecol. Progr. ser.*, 13 : 121-129.
- GUÉRIN, J.P., 1981. Étude expérimentale de la colonisation des substrats inorganiques marins. *Oceanis*, 7 (1) : 1-22.
- GUÉRIN, J.P., 1982. Rôle des facteurs biotiques dans le déterminisme de la fixation et de la métamorphose des larves méroplanctoniques. *Oceanis*, 8 (5) : 389-404.
- KARLSON, R., 1978. Predation and space utilization patterns in a marine epifaunal community. *J. exp. mar. Biol. Ecol.*, 31 : 225-239.
- LEGENDRE, L. & P. LEGENDRE, 1984. Écologie numérique. 2. La structure des données écologiques. *Coll. d'Écologie*, Masson Ed. 335 pp.
- LEPRÉTRE, A. & C. LEPRÉTRE, 1986. ECONUM : ensemble de programmes interactifs d'analyses statistiques multidimensionnelles, *monogr.*, 83 pp.
- LUNDALV, T., 1985. Rocky subtidal programme in : COST 47, Coastal Benthic Ecology, report on the period 1979-1984, 15 pp + annexes.
- MAILLARD-QUISTHOUT, C., 1988. Environnement physique et chimique. Productivité primaire phytoplanctonique et bactérienne dans le détroit du Pas-de-Calais. *Thèse doc. d'Univ.*, U.S.T. Lille Flandres Artois, Station Marine de Wimereux, 206 pp.
- PRYGIEL, J., D. DAVOULT, J.M. DEWARUMEZ, R. GLAÇON & A. RICHARD, 1988. Description et richesse des peuplements benthiques de la partie française de la Mer du Nord. *C.R. Acad. Sci. Paris*, t. 306, série III : 5-10.
- SIMON-PAPYN, L., 1965. Installation expérimentale du benthos sessile des petits substrats durs de l'étage circalittoral en Méditerranée. *Rec. Trav. St. Mar. Endoume*, 55 : 53-94.
- SUTHERLAND, J.P., 1974. Multiple stable points in natural communities. *Am. Nat.*, 108 (964) : 859-873.
- SUTHERLAND, J.P. & R.H. KARLSON, 1977. Development and stability of the fouling community at Beaufort, North Carolina. *Ecol. Monogr.*, 47 : 425-446.
- THOMPSON, T.E. & G.H. BROWN, 1976. British Opisthobranch Molluscs. *Synopses of the British Fauna*, 8, 203 pp.
- TODD, C.D., 1979. The population ecology of *Onchidoris bilamellata* (Gastropoda : Nudibranchia). *J. exp. mar. Biol. Ecol.*, 41 (3) : 213-255.
- TODD, C.D. & R.W. DOYLE, 1981. Reproductive strategies of marine benthic invertebrates : a settlement-timing hypothesis. *Mar. Ecol. progr. ser.*, 4 : 75-83.
- WARNER, G.F., 1985. Dynamic stability in two contrasting epibenthic communities. *Proc. 19th E.M.B.S.*, Plymouth. Cambridge Univ. Press : 401-410.
- WOODIN, S.A. & J.B.C. JACKSON, 1979. Interphyletic competition among marine benthos. *Am. Zool.*, 19 : 1029-1043.