

Macrobenthos
Biomasse
Structure trophique
Diversité
Hétérogénéité spatiale

Macrobenthos
Biomass
Trophic structure
Diversity
Spatial heterogeneity

Distribution quantitative de la macrofaune benthique du peuplement des cailloutis dans le détroit du Pas de Calais (Manche orientale, France)

Aline MIGNÉ et Dominique DAVOULT

Station Marine, Université des Sciences et Technologies de Lille, URA 1363 du CNRS, BP 80, 62930 Wimereux, France.

Reçu le 10/01/95, révisé le 23/01/96, accepté le 28/05/96.

RÉSUMÉ

Le détroit du Pas de Calais est caractérisé par un hydrodynamisme intense principalement dû à l'action des courants de marée. La couverture sédimentaire de la partie la plus resserrée de ce détroit est constituée de sédiments grossiers, colonisés par le peuplement des cailloutis.

Les données quantitatives acquises grâce à des prélèvements réalisés au quadrat (0,1 m²) en plongée autonome permettent de préciser la richesse de la macrofaune benthique (biomasse et diversité) et de compléter les données partielles sur la structure globale du peuplement (hétérogénéité spatio-temporelle, structure trophique). Huit prélèvements ont été effectués entre juin 92 et juin 93, à raison de huit réplicats par prélèvement.

101 espèces ont été identifiées, représentant dix groupes zoologiques, et une biomasse moyenne de 281 g.m⁻² (poids sec sans cendre) a été calculée. L'indice de diversité H' de Shannon est faible ($H' = 1,24$) en raison de la forte dominance de trois espèces. L'échinoderme *Ophiothrix fragilis* et les cnidaires *Urticina felina* et *Alcyonium digitatum* représentent au moins 97 % de la biomasse totale, quelle que soit la période de prélèvement.

L'hétérogénéité spatiale, étudiée à l'échelle de 0,1 m², qualitativement par classification hiérarchique à partir de l'indice de similarité de Sørensen, et quantitativement par analyse factorielle des correspondances (AFC) sur les biomasses, s'explique par la forte dispersion d'espèces rares du peuplement et par la surdispersion des trois espèces principales. La classification hiérarchique et l'AFC, réalisées à l'échelle de 0,8 m² de façon à comparer les périodes de prélèvement entre elles, montrent une homogénéité temporelle globale de la structure : la biomasse varie de façon saisonnière mais pas sa répartition en espèces ou en groupes trophiques. Les suspensivores représentent en moyenne 99,8 % de la biomasse totale.

ABSTRACT

Quantitative distribution of benthic macrofauna of the Dover Strait pebble community (Eastern English Channel, France).

Because of strong tidal currents, the bottom of the Dover Strait consists of coarse sediment which is colonized by a pebble community. A quantitative study, based on 0.1 m² quadrat samples taken by divers, was conducted on this

community to establish the richness of benthic macrofauna (in terms of biomass and diversity) and to provide conclusive data on global community structure (spatial and temporal heterogeneity, trophic structure). Eight samples were taken between June 1992 and June 1993, eight replicates being taken on each sampling visit. One hundred and one species were identified, in 10 zoological groups, and a mean biomass of 281 g.m⁻² (ash free dry weight) was calculated. The Shannon diversity index was low ($H' = 1.24$) because of the strong dominance of three species. The echinoderm *Ophiothrix fragilis* and the two cnidarians *Urticina felina* and *Alcyonium digitatum* accounted for at least 97% of the total biomass at all sampling periods. Spatial heterogeneity, studied at the scale of 0.1 m² by hierarchical cluster analysis based on Sørensen's qualitative similarity index and by Factor Correspondence Analysis on biomasses, seemed low and was due to the strong dispersion of rare species. Hierarchical cluster analysis and FCA, performed at the scale of 0.8 m² on periods of sampling, showed temporal homogeneity. The seasonal influence on biomass did not affect its distribution in species or trophic groups. Suspension-feeders accounted for 99.8% of total biomass.

Oceanologica Acta, 1997, 20, 2, 453-460.

INTRODUCTION

En Manche, l'hydrodynamisme apparaît comme le principal facteur de répartition des sédiments et d'organisation des peuplements benthiques (Cabioch *et al.*, 1977). Même si les sédiments grossiers et la faune qui leur est associée représentent une part importante des fonds de la Manche, que ce soit par leur superficie ou par leur richesse (Holme, 1966), peu d'études leur ont été consacrées. L'essentiel des recherches sur les aspects quantitatifs et dynamiques des communautés benthiques s'est porté sur les peuplements des sédiments fins parce que des prélèvements quantitatifs sont possibles dans ce type de sédiment. Une étude quantitative s'avère indispensable pour mieux comprendre le fonctionnement d'une communauté benthique, évaluer la production des espèces principales ainsi que leurs variations temporelles. L'étude quantitative des peuplements des sédiments plus grossiers (graviers, cailloutis) pose le problème des prélèvements quantitatifs (inefficacité de la benne ou du carottier, recours à la plongée), ainsi très peu de données sont disponibles concernant la biomasse des peuplements des substrats durs ou grossiers des mers tempérées.

Le détroit du Pas de Calais présente un gradient hydrodynamique marqué en raison du resserrement important des côtes françaises et anglaises au niveau du Cap Gris-Nez. La couverture sédimentaire de la partie la plus resserrée de ce détroit est constituée de sédiments grossiers (cailloutis) favorables à l'établissement de riches épibioses (Cabioch, 1968), et abrite le peuplement des cailloutis, caractéristique des fonds de la Manche soumis à un hydrodynamisme important. Ce peuplement a déjà été décrit (Cabioch et Glaçon, 1975; Davoult, 1990) et sa structure globale est connue: détermination de différents faciès (à partir de prélèvements effectués à la drague) puis étude de la structure interne des faciès (au moyen d'analyses factorielles des correspondances basées sur l'abondance relative des espèces). Mais les données quantitatives sont très partielles et ne concernent que l'espèce dominante du peuplement: l'ophiure *Ophiothrix*

fragilis (Davoult, 1989; Davoult *et al.*, 1990). La variation de densité, au cours de l'année, de la population d'*O. fragilis* a été estimée (1509 à 2088 ind.m⁻²), ainsi que la variation de biomasse (120 à 300 g.m⁻², exprimée en poids sec sans cendre). La production de la population a été évaluée à 269 g.m⁻².an⁻¹.

Le travail présenté ici est une étude quantitative de la macrofaune globale du peuplement réalisée à partir de prélèvements effectués au quadrat en plongée autonome. Il permet de préciser la richesse (diversité et biomasse) et de compléter les données partielles de la structure globale du peuplement.

MATÉRIELS ET MÉTHODES

Prélèvements et échelle d'observation

La station de prélèvements (50° 55' 5 N; 1° 34' 7 E, 37 m de profondeur, fig. 1) a été choisie dans le « faciès côtier de fort hydrodynamisme » du peuplement des cailloutis du détroit du Pas de Calais, déterminé par Davoult (1990). Dans cette zone côtière du peuplement, les courants de marée sont maximums et atteignent 3,7 noeuds en vive eau moyenne (coefficient 95, Anonyme, 1988), les cailloutis représentent plus de 80% du poids total de sédiment (Davoult, 1990) et les caractéristiques hydrologiques (Quisthoudt, 1987) et sédimentaires (Davoult, 1988) sont fortement marquées par la proximité de la côte.

Les prélèvements sont effectués en plongée autonome au quadrat de 0,1 m². Tous les cailloux, donc toute la faune fixée, ainsi que les espèces vagiles contenus dans un quadrat sont récoltés. L'échelle spatiale d'observation est de 0,8 m² (huit réplicats de 0,1 m² effectués par prélèvement), elle a été déterminée, dans une étude antérieure (Migné, 1992), par la méthode des diagrammes rang-fréquence cumulés (Davoult, 1992). Un suivi mensuel d'une année était initialement prévu: compte tenu des conditions météorologiques, huit prélèvements ont pu être effectués entre juin 1992 et juin 1993.

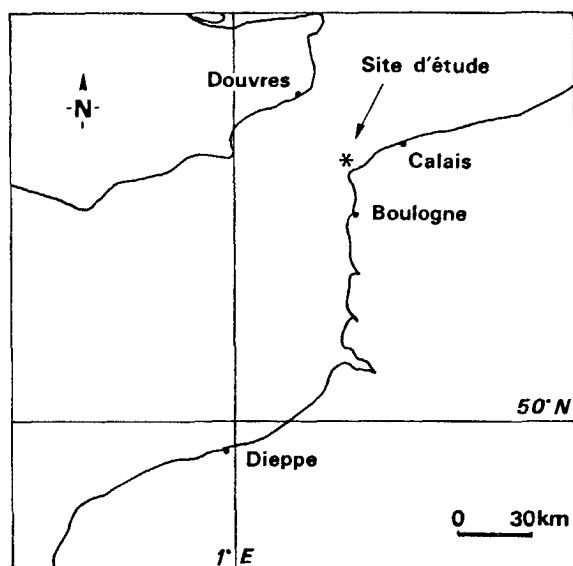


Figure 1

Carte de situation.

Location of the sampling station.

Traitement des échantillons

Le matériel récolté est maintenu en laboratoire dans des bacs d'eau de mer en circuit ouvert. La détermination des espèces se fait sur du matériel vivant. Une liste faunistique est établie pour chacun des quadrats: nombre d'individus ou de colonies pour chaque espèce, à l'exception des bryozoaires encroûtants pour lesquels seule la présence est signalée.

La biomasse est estimée par la mesure du poids organique sec sans cendre, méthode recommandée notamment par le Benthos Ecology Working Group de l'ICES (Anonyme, 1986). Les animaux sont séchés pendant au moins 48 h à 60 ± 1 °C (les plus grosses espèces sont séchées au moins 96 h, jusqu'à obtention d'un poids constant) puis pesées à 0,1 mg près. Ils sont ensuite calcinés pendant 6 h à 520 ± 20 °C, et les cendres sont pesées. La différence des deux pesées donne le poids sec sans cendre.

La biomasse de l'espèce dominante du peuplement, l'ophiure *Ophiothrix fragilis*, est estimée à partir de la relation taille-poids établie par Davoult (1989): $P = 0,32 D^{2,72}$ (où D représente le diamètre du disque d'un individu et P le poids sec sans cendre de cet individu); la répartition des individus en classes de taille étant faite suivant les histogrammes établis par Davoult (1989).

Analyse des données

La diversité de la communauté est appréhendée par le calcul de l'indice de Shannon (H') à chacune des dates de prélèvement. Cet indice synthétise la diversité d'un prélèvement en fonction du nombre d'espèces récoltées et du nombre d'individus de chaque espèce. Etant donné l'importance des espèces coloniales, non dénombrables en terme d'individu, dans nos prélèvements, l'indice est calculé sur les biomasses. De plus, la notion de nombre d'individus n'est peut-être pas la plus appropriée au calcul

d'un indice de diversité si l'on considère la signification écologique de la diversité: les flux d'énergie sont plus près d'être proportionnels aux biomasses qu'aux nombres d'individus (Frontier et Pichod-Viale, 1993). L'indice de régularité (*evenness*) de Pielou ($E = H'/\log_2 S$, où S est le nombre d'espèces pour lesquelles une biomasse a pu être mesurée) est également calculé. Cet indice est le rapport de la diversité du prélèvement à la diversité maximale pouvant être obtenue avec le même nombre d'espèces, il rend compte de la plus ou moins grande régularité de la répartition de la biomasse entre les espèces.

Une classification hiérarchique est réalisée afin d'étudier l'hétérogénéité du peuplement; hétérogénéité spatiale entre les réplicats considérés à chaque date de prélèvement, à l'échelle de 0,1 m², et hétérogénéité temporelle entre les prélèvements, à l'échelle de 0,8 m². Les réplicats (ou les prélèvements) sont d'abord comparés en utilisant l'indice qualitatif de similarité de Sørensen puis les dendrogrammes sont construits selon la méthode de groupement agglomératif à liens flexibles issue de l'algorithme de Lance et Williams (Legendre et Legendre, 1984).

D'un point de vue quantitatif, l'hétérogénéité du peuplement est étudiée au moyen d'analyses factorielles des correspondances (AFC). Les observations de la matrice de données correspondent aux réplicats (échelle 0,1 m²) ou aux prélèvements (échelle 0,8 m²) et les variables aux biomasses des espèces répertoriées, dans le quadrat ou dans le prélèvement.

Pour chaque calcul de moyenne, l'intervalle de confiance à 95 % est précisé.

Groupes trophiques

Trois groupes trophiques ont été déterminés, en évitant des définitions trop strictes non applicables à de nombreuses espèces (Davoult, 1990):

- les suspensivores regroupant les filtreurs au sens strict et les espèces capturant des particules vivantes ou non de la masse d'eau.
- les carnivores regroupant les prédateurs d'organismes vagiles ou fixés et les espèces partiellement ou complètement nécrophages.
- et les déposivores.

Nous nous sommes fondés sur différents travaux afin de définir chaque espèce par son comportement alimentaire: Fauchald et Jumars (1979) et Gaston (1987) pour les annélides; Graham (1971), Thompson et Brown (1976) et Hayward et Ryland (1990) pour les mollusques; Dauvin (1984) pour les arthropodes, Ingle (1983) pour les décapodes, King (1974) pour les pycnogonides et Pearson (1971) pour les échinodermes.

RÉSULTATS

Composition spécifique

Un total de 101 espèces (représentant dix groupes zoologiques, tableau 1) a été récolté (51 ± 5 espèces par prélèvement). Parmi elles, sept espèces n'avaient

pas encore été répertoriées dans le peuplement, ni dans la région: les bryozoaires *Eurystrotos compacta*, *Scruparia ambigua*, *Amphiblestrum flemingii* et *Plesiothoa gigerium*, l'entoprocte *Pedicellina hispida*, l'amphipode *Cressa dubia* et le décapode *Macropodia linearesi*. Il s'agit d'espèces petites ou fragiles qui échappent aux méthodes habituelles d'échantillonnage ou qui se conservent mal. Les prélèvements en plongée, d'une part, et la détermination du matériel vivant, d'autre part, ont permis de compléter le cortège spécifique déjà établi.

Quelle que soit la période de prélèvement, l'espèce la plus représentée est l'ophiure *Ophiothrix fragilis*, sa densité varie de $778 \pm 268 \text{ ind.m}^{-2}$ en mars à $1720 \pm 466 \text{ ind.m}^{-2}$ en juillet.

Biomasse

La biomasse globale du peuplement, calculée sur les huit réplicats d'un prélèvement et exprimée en poids sec sans cendre, varie de $155,0 \pm 51,1 \text{ g.m}^{-2}$ en février à $424,9 \pm 131,9 \text{ g.m}^{-2}$ en juillet (fig. 2). La biomasse moyenne annuelle, calculée sur les huit prélèvements, est de $281,1 \pm 85,8 \text{ g.m}^{-2}$.

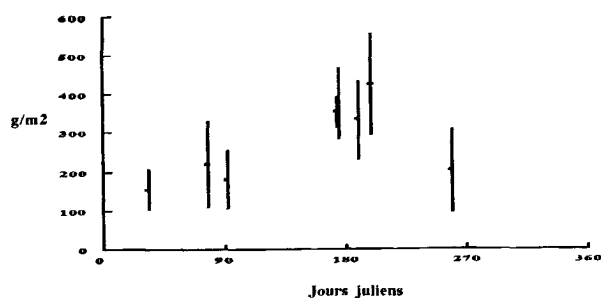


Figure 2

Évolution temporelle de la biomasse de la communauté: poids sec sans cendre ($\text{g.m}^{-2} \pm$ intervalle de confiance à 95%) en fonction de la date de prélèvement exprimée en jours juliens.

Temporal trend in biomass of the community: ash-free dry weight ($\text{g.m}^{-2} \pm 95\%$ confidence limit) as a function of the period of sampling in julian days.

Le groupe dominant est constitué par les échinodermes (tableau 1). En fait, il s'agit d'une seule espèce dominante: l'ophiure *Ophiothrix fragilis* qui constitue $62,8 \pm 10,1\%$ de la biomasse du peuplement. Deux autres espèces représentent une part importante de la biomasse: les cnidaires *Urticina felina* ($30,9 \pm 9,4\%$) et *Alcyonium digitatum* ($4,7 \pm 2,4\%$). Ces trois espèces représentent au moins 97% de la biomasse totale dans chacun des huit prélèvements.

Diversité

L'indice de diversité calculé sur les biomasses est faible ($1,24 \pm 0,17$) en raison de la forte dominance de trois espèces. Les faibles valeurs de régularité ($E = 0,28 \pm 0,04$) confirment l'irrégularité de la distribution de la biomasse entre les espèces.

Tableau 1

Répartition des espèces et de la biomasse dans les groupes zoologiques.

Species and biomass distribution in zoological groups.

Groupe zoologique	Nombre d'espèces	Biomasse moyenne (g.m^{-2})
Spongiaires	4	$0,065 \pm 0,099$
Cnidaires	15	$95,111 \pm 21,110$
Annélides	15	$0,235 \pm 0,304$
Mollusques	16	$0,165 \pm 0,080$
Bryozoaires	23	$0,028 \pm 0,032$
Entoproctes	1	non déterminée
Crustacés	16	$0,317 \pm 0,134$
Pycnogonides	2	$0,017 \pm 0,019$
Echinodermes	4	$184,691 \pm 91,922$
Tuniciers	5	$0,497 \pm 0,956$

L'indice de diversité semble peu variable aux différentes dates de prélèvement, mais on peut néanmoins distinguer une tendance saisonnière avec deux périodes pour lesquelles l'indice présente une différence significative au seuil 1% (test t de Student): $1,07 \pm 0,14$ pour les prélèvements de juin, juillet et $1,41 \pm 0,14$ pour les prélèvements de septembre, février, mars et avril. La différence entre les indices de régularité entre ces deux périodes est significative au seuil 1‰.

Hétérogénéité spatiale

La classification hiérarchique, réalisée à chaque date de prélèvement à partir de l'indice qualitatif de similarité de Sørensen, montre que l'affinité spécifique entre les réplicats est assez forte. L'étude des dendrogrammes construits pour chaque prélèvement ne fait pas apparaître de réelles discontinuités; le dernier lien se trouve à un niveau moyen (le niveau le plus bas est observé en février à 0,212 et le plus haut en juin à 0,420). Les dissemblances constatées sont généralement provoquées par la forte dispersion d'espèces rares du peuplement.

A chaque date de prélèvement, une AFC sur les biomasses a été réalisée afin de comparer les réplicats entre eux. Les variables de la matrice de données correspondent aux espèces pour lesquelles une biomasse a pu être déterminée (15 à 32 selon la date de prélèvement, tableau 2) et les objets correspondent aux réplicats (huit réplicats à chaque date de prélèvement). Dans chacune de ces AFC, les deux axes principaux représentent une part importante de l'inertie (69,9% à 96,7% selon l'AFC considérée, tableau 2). Les trois espèces dominantes du peuplement ont une forte contribution (contribution absolue des variables à un axe donné de moment d'inertie λ_α , au sens de Benzécri *et al.*, 1982) sur les deux axes principaux (tableau 2), elles apparaissent toujours en opposition sur ces axes (coordonnées de signe opposé sur l'axe I ou sur l'axe II). Les objets (réplicats) apparaissent peu dispersés et proches des trois espèces dominantes dans le plan formé par les deux axes principaux.

Tableau 2

Paramètres des AFC réalisées à chaque date de prélèvement, valeurs propres (en %) des deux axes principaux et contribution des trois espèces principales aux deux axes principaux.

Parameters of FCA performed at each period of sampling, eigen values (in %) of the two main axes and contribution of the three main species to the two main axes.

Date	Nombre de variables	Valeurs propres (en %)		Contribution à l'axe I		Contribution à l'axe II
		Axe I	Axe II	<i>O. fragilis</i>	<i>U. felina</i>	<i>A. digitatum</i>
26.06.92	32	72,7	19,0	23,4	71,6	87,5
09.07.92	26	68,8	20,6	13,8	73,4	73,5
20.07.92	24	86,0	10,1	30,7	62,9	86,5
17.09.92	27	44,9	25,0	23,1	52,1	17,4
04.02.93	26	72,0	10,8	24,9	58,9	58,6
19.03.93	15	83,7	7,6	53,9	45,5	24,1
02.04.93	18	86,1	10,6	24,4	72,5	80,0
24.06.93	23	52,5	29,4	7,1	61,8	58,1

L'opposition des trois espèces dominantes sur les deux axes principaux de l'AFC, à chaque date de prélèvement, suggérant une compétition spatiale interspécifique à l'échelle de 0,1 m², une régression linéaire multiple a été testée, à cette échelle, sur les biomasses des trois espèces pour l'ensemble des huit prélèvements. Aucune tendance significative n'apparaît. Par contre, la moyenne et la variance des biomasses de chacune de ces trois espèces, pour chaque prélèvement, comparées à une distribution de Poisson montrent une forte surdispersion ($s^2 \gg m$, significative au seuil 1%), indiquant une tendance à l'agrégation intraspécifique.

Hétérogénéité temporelle

La classification hiérarchique réalisée sur l'ensemble des prélèvements à partir de l'indice qualitatif de similarité de Sørensen montre une homogénéité temporelle du peuplement (fig. 3). Même si deux groupes se distinguent (un groupe formé des prélèvements « estivaux » de juin, juillet et septembre 1992 et un groupe formé des prélèvements « hivernaux » de février, mars et avril 1993

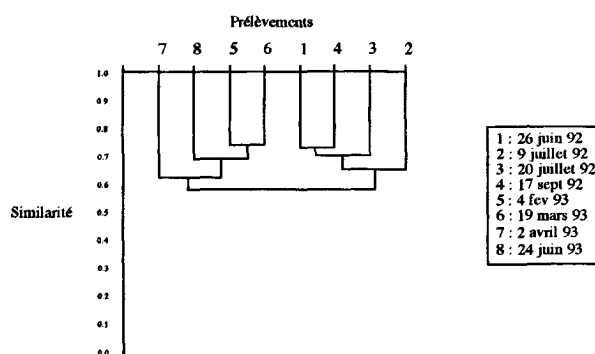


Figure 3

Dendrogramme des affinités spécifiques entre périodes de prélèvements (indice de similarité de Sørensen, algorithme de Lance et Williams).

Dendrogram of species similarities between periods of sampling (Sørensen similarity index, Lance and Williams algorithm).

et du prélèvement de juin 1993), le dernier lien se fait à un niveau élevé (0,57) et témoigne d'une forte similarité entre les deux groupes. Le rapprochement du prélèvement de juin 1993 avec les prélèvements de février, mars et avril 1993, pouvant s'expliquer par la coprésence ou la coabsence de quelques espèces peu communes du peuplement, ne traduit pas une évolution qualitative du peuplement entre 1992 et 1993. L'analyse témoigne donc d'une homogénéité qualitative globale forte et suggère une variabilité saisonnière modérée entre les prélèvements estivaux et hivernaux.

Une AFC sur les biomasses a été réalisée afin de comparer quantitativement les prélèvements entre eux (fig. 4). Les variables correspondent aux espèces pour lesquelles une biomasse a pu être déterminée (60 variables) et les objets correspondent aux dates de prélèvement (huit objets). Les deux axes principaux restituent 76,5% de l'inertie du nuage de points (58,3% pour l'axe I et 18,2% pour l'axe II). *U. felina* et *O. fragilis* s'opposent sur l'axe I, leurs contributions à l'axe sont respectivement 53,2% et 28,5%. Deux autres variables ont une contribution importante sur cet axe (contribution supérieure à 1/60 qui correspond à l'hypothèse d'une contribution égale de chaque variable): les hydraires *Sertularia cupressina* (4,9%) et *Abietinaria abietina* (4,7%), deux espèces communes (présentes dans sept des huit prélèvements) et à forte biomasse. *U. felina* (contribution 6,1%) et *A. digitatum* (contribution 73,2%) s'opposent sur l'axe II. Deux autres espèces ont une contribution importante sur cet axe : *Actiniaire sp.* (7,9%) et *Ascidia mentula* (2,4%). Ces espèces sont également à forte biomasse, mais sont plus dispersées (présentes dans cinq prélèvements). Les dates de prélèvement apparaissent groupées dans le plan formé par les deux axes principaux, ce qui montre l'homogénéité relative du peuplement au cours des différentes périodes de prélèvement. Les prélèvements de juin et juillet s'opposent aux autres prélèvements sur l'axe I.

Structure trophique

Parmi les 101 espèces récoltées, 59 ont été définies comme suspensivores, 36 comme carnivores et six

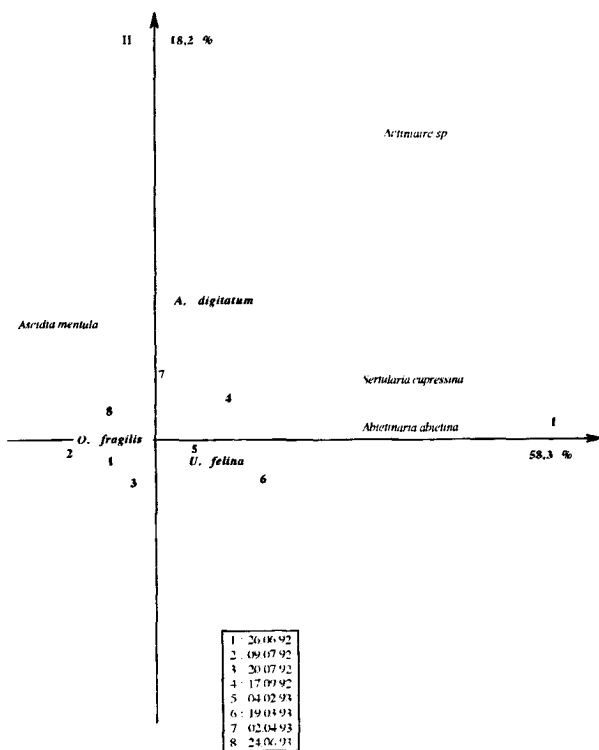


Figure 4

Ordination des espèces dominantes et des dates de prélèvements sur les deux premiers axes de l'AFC réalisée sur l'ensemble des biomasses.

Ordination of dominant species and periods of sampling on the two first axes of the FCA performed on total biomasses.

comme dépositives. Les suspensives représentent en moyenne $280,4 \pm 85,9 \text{ g.m}^{-2}$ (soit 99,8 % de la biomasse totale), les carnivores $0,5 \pm 0,4 \text{ g.m}^{-2}$ et les dépositives $0,1 \pm 0,1 \text{ g.m}^{-2}$. Cette répartition de la biomasse en groupe trophique ne présente aucune tendance saisonnière: les suspensives dominent et sont toujours représentés par les mêmes espèces, quelle que soit la période de prélèvement.

En dehors des trois espèces principales, les espèces suspensives bien représentées dans ce peuplement sont les hydrides *Abietinaria abietina*, *Hydrallmania falcata* et *Sertularia cupressina* et les annélides *Chaetopterus variopedatus* et *Thelepus setosus*, mais elles représentent toujours moins de 3 % de la biomasse du peuplement.

DISCUSSION

Le nombre moyen d'espèces récoltées et le nombre total d'espèces identifiées au cours de ce suivi (51 ± 5 espèces sur les huit prélèvements, 101 espèces au total), proches de ceux obtenus dans l'étude du faciès côtier de fort hydrodynamisme (56 ± 16 espèces sur les huit stations échantillonnées à la drague, 119 espèces identifiées; Davoult, 1990), confirment la richesse spécifique du peuplement même si les indices de diversité sont faibles. Dans l'étude de Davoult (1990), l'indice de diversité, calculé sur les densités, est minimisé par la forte dominance d'*Ophiothrix fragilis*; ici, l'indice de diversité est minimisé

par l'importance, en biomasse, de trois espèces. De telles richesses spécifiques au niveau de bancs denses d'*Ophiothrix fragilis* avaient été montrées en Manche, au Nord de Berry Head (Devon, sud-ouest de l'Angleterre, Warner, 1971) et dans le Golfe Normanno-Breton (Allain, 1974), contredisant les travaux précédents selon lesquels la faune était fortement réduite (Vevers, 1952; Ancellin, 1957) ou exclue (Allen, 1899) au niveau de ces bancs.

La biomasse mesurée au cours de ce suivi (281 g.m^{-2}) est forte en comparaison des biomasses relevées dans la littérature pour des peuplements macrobenthiques des mers tempérées: $24,5 \text{ g.m}^{-2}$ en poids sec (communauté de substrat dur, Bristol Channel; George et Warwick, 1985), 238 g.m^{-2} en poids frais (New-York Bight; Steimle, 1985), 370 g.m^{-2} en poids frais (communauté à *Ophiothrix-Reniera-Microcosmus* du Golfe de Trieste, fond sablo-détritique plus ou moins envasé; Fedra, 1977), 651 g.m^{-2} en poids frais (Bancs d'*Ophiothrix fragilis* en Manche occidentale, graviers envasés; Warner, 1971) et elle est largement supérieure à celle des autres peuplements benthiques de la région: 1 à 3 g.m^{-2} pour les sables moyens à propres à *Ophelia borealis* et 30 à 50 g.m^{-2} pour le peuplement des sables fins envasés à *Abra alba* (Prygiel et al., 1988).

Dans l'étude de Warner (1971), les espèces dominantes en terme de biomasse sont les mêmes que dans cette étude: *O. fragilis* représente 52,2 % de la biomasse totale, *U. felina* 14,1 % et *A. digitatum* 4,2 %, bien que le sédiment soit différent (cailloutis envasés au large de Berry Head, cailloutis dans le détroit du Pas de Calais). La présence de ces deux cnidaires est également signalée dans les bancs d'*Ophiothrix fragilis* en Mer d'Irlande au sud ouest de l'île de Man (Brun, 1969) sans que leur contribution à la biomasse globale soit précisée.

La biomasse reste importante quelle que soit la période de prélèvement et la distribution relative des biomasses ne subit pas de variations temporelles. Les variations saisonnières observées s'expliquent par les variations de biomasse des trois espèces principales qui représentent toujours plus de 97 % de la biomasse totale. Les variations saisonnières de la biomasse d'*Ophiothrix fragilis* sont amplifiées par un problème d'échantillonnage: les prélèvements d'hiver présentent une faible biomasse de cette espèce, certainement sous-estimée en raison de l'utilisation de gants par les plongeurs. Cependant, la densité reste forte toute l'année (de 778 à 1720 ind.m^{-2}) et la période hivernale correspond à une faible biomasse individuelle, avant la croissance et la maturation printanière des gonades (Davoult, 1989). En ce qui concerne *Alcyonium digitatum*, on observe, parallèlement à la diminution hivernale de la biomasse, une augmentation du nombre de colonies récoltées. On trouve un grand nombre de petites colonies à partir de février, après le recrutement, la ponte devant avoir lieu de début décembre à fin février suivant les auteurs (Hartnoll, 1975; Hickson, 1895; Matthews, 1917).

La très forte dominance des espèces suspensives (99,8 %) est confirmée dans ce contexte hydrodynamique peu propice au dépôt passif de matière organique (Davoult, 1990). Cette appréciation de la part des suspensives

dans la biomasse globale peut être en partie critiquée : la petite épifaune vagile est mal échantillonnée, mais celle-ci constitue une faible biomasse car ce type d'épifaune présente une dominance relative assez faible (Davoult, 1988) et correspond à des espèces à faible biomasse individuelle. Une autre critique réside dans la définition du terme suspensivore : l'anémone *Urticina felina* peut-elle être considérée comme suspensivore au même titre qu'*Ophiothrix fragilis* et *Alcyonium digitatum* ? L'anémone est fixée et se nourrit de façon passive, elle n'est pas prédatrice comme le sont les carnivores, mais elle est macrophage et ne se nourrit pas strictement aux dépens de la masse d'eau comme le font les suspensivores. Quoiqu'il en soit, les suspensivores restent fortement dominants même si on ne classe pas *U. felina* dans cette catégorie (68,9 %).

Les conditions hydrodynamiques dans le détroit ne sont pas favorables au dépôt de sédiments fins, l'endofaune et l'activité microhétérotrophe y sont donc limitées et les flux d'énergie à l'interface eau-sédiment sont

essentiellement dus à l'activité du macrobenthos. Les échanges de matières à l'interface eau-sédiment doivent être quantitativement très importants étant donnée la richesse en biomasse du peuplement (essentiellement représentée par des organismes suspensivores) et la forte production de la masse d'eau (la production primaire dans le détroit du Pas de Calais est estimée à 336 gC.m⁻².an⁻¹, Quisthoudt, 1987).

Remerciements

Ce travail a été en partie financé par le Programme National d'Océanographie Côtière (Chantier Manche).

Les auteurs remercient Françoise Gounin, Marie-Andrée Janquin, Ingrid Richard et Alain Richard qui ont aidés à réaliser les prélèvements en plongée.

RÉFÉRENCES

- Allain J.Y. (1974). Écologie des bancs d'*Ophiothrix fragilis* (Abildgaard) (Echinodermata, Ophiuroidea) dans le Golfe Normanno-Breton, *Cah. Biol. Mar.* **15**, 255-273.
- Allen J. (1899). On the fauna and bottom deposits near the thirty-fathoms line from Eddystone to Start-Point, *J. Mar. Biol. Ass. U.K.* **5**, 365-542.
- Ansellin J. (1957). Observations sur la faune et les fonds de pêche de quelques secteurs de la Manche et des Mers Nordiques, *Rev. Trav. ISTPM* **21**, **4**, 449-484.
- Anonyme (1986). Fifth report of the Benthos Ecology working group, *ICES, Ostende*, 12-15 may, C M, L: 27, 33 p.
- Anonyme (1988). Courants de marée dans le Pas-de-Calais. *Service Hydrographique et Océanographique de la Marine*, Paris.
- Benzécri J.P. et al. (1982). L'analyse des données. II : L'analyse des correspondances. Dunod, 4^e éd. Paris, 632 p.
- Brun E. (1969). Aggregation of *Ophiothrix fragilis* (Abildgaard) (Echinodermata : Ophiuroidea). *Nytt. Mag. Zool.* **17**, 153-160.
- Cabioch L. (1968). Contribution à la connaissance des peuplements benthiques de la Manche occidentale, *Cah. Biol. mar.* **9**, **5**, 493-720.
- Cabioch L., R. Glaçon (1975). Distribution des peuplements benthiques en Manche Orientale, de la baie de Somme au Pas-de-Calais, *C. R. Acad. Sc. Paris* **285**, série D, 491-494.
- Cabioch L., F. Gentil, R. Glaçon, C. Retière (1977). Le macrobenthos des fonds meubles de la Manche : distribution générale et écologie. In : *Biology of benthic organisms*, 11th European Symposium of Marine Biology, Galway, October 1976, Pergamon Press, 115-128.
- 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 doc. d'Etat*, Univ. Paris VI, 498 p. + 193 p d'annexes.
- 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 de Doctorat*, Université de Lille-Flandres-Artois, 215 p.
- Davoult D. (1989). Structure démographique et production de la population d'*Ophiothrix fragilis* (Abildgaard) du détroit du Pas-de-Calais (France), *Vie marine*, hors série **10**, 116-127.
- Davoult D. (1990). Biofaciès et structure trophique du peuplement des cailloutis du Pas-de-Calais (France), *Oceanologica Acta* **13**, 335-348.
- Davoult D. (1992). Choix raisonné de l'effort d'échantillonnage lors de l'étude spatiale de peuplements macrobenthiques, *C. R. Acad. Sci. Paris* **315**, série III, 279-285.
- Davoult D., F. Gounin, A. Richard (1990). Ecologie des bancs d'*Ophiothrix fragilis* (Abildgaard) var. *pentaphyllum* du détroit du Pas-de-Calais (France). In : *Echinoderm Research*, De Ridder, Dubois, Lahaye and Jangoux eds. Balkema, Rotterdam, 159-164.
- Fauchald K., P.A. Jumars (1979). The diet of worms : a study of polychaete feeding guilds, *Oceanogr. mar. Biol. a. Rev.* **17**, 193-284.
- Fedra K. (1977). Structural features of a North Adriatic benthic community. In : *Biology of benthic organisms*, 11th European Symposium of Marine Biology, Galway October 1976, Pergamon Press, 483-492.
- Frontier S., D. Pichod-Viale (1993). *Ecosystèmes - Structure, fonctionnement, évolution*, Collection d'écologie 21, Masson Paris, 2^e éd. 447 p.
- Gaston G.R. (1987). Benthic polychaeta of the middle Atlantic Bight : feeding and distribution, *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **36**, 251-262.
- George C.L., R.M. Warwick (1985). Annual macrofauna production in a hard-bottom reef community, *J. mar. biol. Ass. U.K.* **65**, 713-735.
- Graham A. (1971). British Prosobranchs. In : *Synopsis of the British Fauna*, Academic Press, London, New-York, San Francisco, **2**, 112 p.
- Hartnoll R.G. (1975). The annual cycle of *Alcyonium digitatum*, *Estuar. Coast. Mar. Sci.* **3**, 71-78.
- Hayward P.J., J.S. Ryland (1990). *The marine fauna of the british isles and north west Europe*, volume 2, *Molluscs to Chordates*, Clarendon Press, Oxford, 996 p.
- Hickson S.J. (1895). The anatomy of *Alcyonium digitatum*, *Quart. J. Micro. Sci.* **37**, 343-389.
- Holme N.A. (1966). The bottom fauna of the English Channel. Part II, *J. mar. biol. ass. U.K.* **46**, 401-493.
- Ingle R.W. (1983). Shallow-water crabs. In *Synopsis of the British Fauna*, Cambridge University Press, **25**, 206 p.
- King P.E. (1974). British sea spiders. In *Synopsis of the British Fauna*, Academic Press London and New York, **5**, 68 p.

- Legendre L., P. Legendre** (1984). *Ecologie numérique 2: la structure des données écologiques*, Collection d'écologie 12, Masson, 335 p.
- Matthews A.** (1917). The development of *Alcyonium digitatum* with some notes on the early colony formation, *Quart. J. Micro. Sci.* **62**, 43-94.
- Migné A.** (1992). Richesse et hétérogénéité spatiale de l'épifaune suspensivore du peuplement des cailloutis (Déroit du Pas-de-Calais, France). Perspectives d'évaluation de la production secondaire et des transferts de matières entre la masse d'eau et le peuplement. *DEA*, Univ. Paris VI-Lille I, S.M.W. 26 p.
- Pearson T.H.** (1971). Studies on the ecology of the macrobenthic fauna of Lochs Linnhe and Eil, west coast of Scotland. II Analysis of the macrofauna by comparison of feeding groups, *Vie et Milieu*, suppl. **22**, 53-91.
- Prygiel J., D. Davoult, J.M. Dewarumez, R. Glaçon et A. Richard** (1988). Description et richesse des peuplements benthiques de la partie française de la Mer du Nord, *C. R. Acad. Sci. Paris* **306**, série III, 5-10.
- Quisthoudt C.** (1987). Production primaire phytoplanctonique dans le détroit du Pas-de-Calais (France): variations spatiales et annuelles au large du Gris-Nez, *C. R. Acad. Sci. Paris* **304**, série III, 245-250.
- Steimle F.W.** (1985). Biomass and estimated productivity of the benthic macrofauna in the New York bight: a stressed coastal area, *Estuar. coast. shelf. sci.* **21**, 539-554.
- Thompson T.E., G.H. Brown** (1976). British opisthobranch Molluscs. In *Synopsis of the British Fauna*, Academic Press, London, New-York, San Francisco, 8, 203 p.
- Vevers H.G.** (1952). A photographic survey of certain areas of sea-floor near Plymouth, *J. Mar. Biol. Ass. U.K.* **31**, 215-221.
- Warner G.F.** (1971). On the ecology of a dense bed of the brittle-star *Ophiothrix fragilis*, *J. Mar. Biol. Ass. U.K.* **51**, 267-282.
-