

Cinétique de *Abra alba* (mollusque bivalve) de 1977 à 1991 en Manche-Mer du Nord, relation avec les facteurs climatiques

Abra alba
Évolution à long terme
Cycles
Perturbations climatiques

Abra alba
Long-term changes
Cycles
Climatic stress

Jean-Claude DAUVIN ^a, Jean-Marie DEWARUMEZ ^b, Bernard ELKAIM ^c,
Dominique BERNARDO ^a, Jean-Marc FROMENTIN ^d et Frédéric IBANEZ ^d

^a Muséum National d'Histoire Naturelle, Laboratoire de Biologie des Invertébrés
Marins et Malacologie, URA CNRS 699, 57 rue Cuvier, 75231 Paris Cedex,
France.

^b Station Marine de Wimereux, URA CNRS 1363, B.P. 80, 62930 Wimereux,
France.

^c Université Pierre et Marie Curie, Laboratoire d'Hydrobiologie, 7, rue Cuvier,
75231 Paris Cedex 05, France.

^d Observatoire des Sciences de l'Univers, Station Zoologique, URA CNRS 716,
B.P. 28, 06230 Villefranche-sur-Mer, France.

Reçu le 9/04/93, révisé le 7/07/93, accepté le 8/07/93.

RÉSUMÉ

La cinétique des populations du mollusque bivalve *Abra alba* (Wood) a été suivie dans trois sites pendant quinze ans : en Mer du Nord dans la région de Gravelines, en baie de Seine et en baie de Morlaix (Manche). Ces études fournissent un exemple d'évolution temporelle à long terme d'une espèce considérée comme opportuniste et indicatrice de conditions perturbées. La méthode des sommes cumulées a été utilisée pour comparer les changements temporels des différentes populations et ceux relatifs aux températures moyennes de l'air de chaque région. Le graphique de cette fonction permet de repérer les dates, l'intensité et les durées des tendances locales. Pour chaque site, les séries se décomposent en quatre ou cinq périodes, montrant la succession de phases d'abondance, de stabilité et de décroissance des populations. Les époques d'abondance sont séparées d'une dizaine d'années en Manche (baie de Seine et baie de Morlaix), et d'environ sept ans en Mer du Nord (région de Gravelines). Les changements temporels des populations d'*Abra alba* semblent contrôlés par la synergie de trois facteurs : perturbations locales, effets biotiques (prédation et compétition) et effets climatiques.

Oceanologica Acta, 1993. 16, 4, 413-422.

ABSTRACT

Changes in *Abra alba* (Mollusca: Bivalvia) populations in the English Channel and North Sea, 1977-1991: relation with climatic factors

Populations of *Abra alba* (Wood) (Mollusca : Bivalvia) were studied over a fifteen-years period at three sites: the southern part of the North Sea (Gravelines area), the Bay of Seine, and the Bay of Morlaix in the western English Channel. These surveys provide an example of long-term changes in a species considered as "opportunistic" and as a "biological indicator" of disturbance. A summed

cumulated function was used to compare the changes of the *Abra alba* populations and of mean air temperature in each area. The graph of this function shows the timing and duration of changes. Four or five main periods were identified at each site, with a succession of periods of abundance, stability, and decrease. The abundance periods were separated by ten years in the English Channel (Bays of Seine and Morlaix) and by seven years in the Gravelines region. The *Abra alba* populations appear to be affected by a combination of three factors : local disturbance, biological interactions (competition and predation), and climatic effects.

Oceanologica Acta, 1993. 16, 4, 413-422.

INTRODUCTION

Abra (= *Syndosmia*) *alba* (Wood), bivalve Tellinacea de la famille des Scrobiculariidae est largement répandue dans tout l'Atlantique Nord-Est, depuis les côtes de Norvège jusqu'à celles du Sénégal (Tebble, 1966). Elle est caractéristique des sédiments fins sablo-vaseux où elle peut former d'importantes populations. Des peuplements à *Abra alba* sous différents faciès ont été définis dans presque toutes les baies et les estuaires nord-européens. De nombreux auteurs se sont intéressés depuis une vingtaine d'années à la cinétique des populations d'*Abra alba* (voir revues de Dauvin, 1986 et Dauvin et Gentil, 1989). Ils ont montré les potentialités colonisatrices et les variations temporelles importantes de cette espèce qui peut être considérée comme opportuniste à stratégie démographique, caractérisée par sa courte durée de vie, sa forte croissance, sa vie larvaire longue et plusieurs pontes annuelles.

A partir des données recueillies sur la cinétique d'*Abra alba* pendant quinze années en trois sites des côtes françaises : Gravelines (Mer du Nord), baie de Seine et baie de Morlaix (Manche), il était intéressant de comparer les différentes évolutions temporelles de cette espèce. D'autres données sur des périodes plus restreintes ou décalées permettent une comparaison de la cinétique d'*Abra alba* sur un ensemble de onze sites selon un gradient géographique et donc climatique étendu des côtes allemandes aux côtes françaises atlantiques. L'objectif de cette étude est de répondre à la question suivante : *Abra alba*, espèce dominante des peuplements sablo-vaseux est-elle une bonne indicatrice des phénomènes à méso-échelle observés dans différents sites côtiers des mers nord-européennes, ou bien est-elle réellement une espèce opportuniste ne montrant que des réponses locales aux modifications naturelles ou anthropiques du milieu environnant ? Ces recherches sur la relation de cause à effet dans la variabilité temporelle des populations macrobenthiques des sédiments subtidiaux rejoignent ainsi celles entreprises dans le cadre du programme européen COST 647 (Cabioc, 1991 ; Souprayen *et al.*, 1991).

CARACTÉRISTIQUES ÉCOLOGIQUE ET BIOLOGIQUE DE L'ESPECE

Abra alba, dépositivore de surface, est rencontrée depuis la zone intertidale jusqu'à 200 m de profondeur sur des

fonds sablo-vaseux, hétérogènes envasés voire même grossiers (Bachelet *et al.*, 1986). Cependant, cette espèce est surtout inféodée aux sables fins vaseux et hétérogènes envasés où elle forme d'importantes populations dans les fonds peu importants (5-20 m). La durée de la ponte se réduit dans les latitudes les plus élevées aux températures estivales. Dans les latitudes plus basses, plusieurs pontes s'observent de la fin de l'hiver à l'automne. A Gravelines, la ponte a lieu de mai à juillet (Dewarumez, 1979). En Manche Orientale, à Penly, la ponte s'effectue en été-automne (Guillaumont *et al.*, 1983) ; en baie de Seine, deux pontes sont observées, la première en juin-juillet et la seconde en septembre-octobre (Dauvin *et al.*, 1986). En baie de Morlaix, *Abra alba* peut présenter trois périodes de ponte : une ponte printanière en mars-avril, une ponte estivale en juin-juillet et une ponte automnale en octobre-novembre. Ces trois pontes successives ont été observées de 1979-1981 en condition d'eutrophisation du milieu suite à la pollution des fonds par les hydrocarbures de l'*Amoco Cadiz* (Dauvin, 1986). Le nombre de pontes se réduit à deux en conditions normales : juin et octobre-décembre (Dauvin et Gentil, 1989). En rade de Brest, deux périodes de ponte ont été identifiées par Hily et Le Bris (1984) : avril-août et novembre. Plus au Sud, au large d'Arcachon, Bachelet et Cornet (1981) reconnaissent également deux périodes de ponte : mars-août et novembre. Le développement larvaire planctonique dure de trois semaines à plus d'un mois selon la latitude. Les différences latitudinales notées au niveau des périodes de ponte se répercutent sur les périodes de recrutement ; toutefois, dans la plupart des études les recrutements ont été identifiés uniquement à partir d'un tamisage de 1 mm, ce qui ne permet pas, par conséquent, de collecter les plus petits individus et de donner avec précision le début du recrutement. Bachelet (1987), puis Dauvin et Gentil (1989) ont montré un allongement de la phase méiobenthique pour les cohortes recrutées à la fin de l'automne, atteignant 4-5 mois chez ces juvéniles, alors qu'elle ne dépasse pas un à deux mois chez les cohortes printanières et estivales. A Gravelines (tamis de 1 mm), le recrutement s'effectue de novembre à décembre. En Manche orientale (Penly, tamis de 1 mm), la période est comprise entre novembre et mars ; en baie de Seine (tamis de 1 mm), trois périodes ont été observées : mars, mai-juin et août-septembre (Dauvin *et al.*, 1986). En baie de Morlaix (tamis de 0,180 mm), trois périodes ont été observées : mars, avril-juin et septembre-octobre pendant la phase d'eutrophisation du milieu après

la pollution de l'*Amoco Cadiz* et deux périodes : avril-juin et août-septembre en condition trophique normale (Dauvin et Gentil, 1989). En Atlantique, deux périodes de recrutement ont été recensées en rade de Brest (tamis de 1 mm) : fin d'hiver-début du printemps, et fin d'été-début de l'automne (Hily et Le Bris, 1984). Trois recrutements ont été mis en évidence en rade de Lorient (tamis de 1 mm) en hiver, au printemps et en été (Le Bris, 1988) ; un recrutement très étalé d'avril à novembre ou plus court de mai à juin a été observé par Bachelet et Cornet (1981) et Cornet (1986) au large de la Gironde.

TECHNIQUES D'ÉCHANTILLONNAGES ET CARACTÉRISTIQUES DES SITES

Les valeurs de densités ont été ramenées au mètre carré après un tamisage sur maille de 1 mm pour permettre une comparaison des données. Les températures moyennes mensuelles de l'air ont été mesurées aux sémaphores de Dunkerque pour Gravelines, du Cap de La Hève pour la baie de Seine et de l'île de Batz pour la baie de Morlaix. Les principales caractéristiques des stations d'échantillonnage et des techniques de prélèvement décrites en détail antérieurement ont été reportées dans le tableau 1.

Gravelines

La station GRA se trouve sur un peuplement de vases sableuses à *Abra alba-Nephtys hombergii*. Les eaux de cette région sont très chargées en matière en suspension et les substances nutritives dissoutes y abondent du fait de la proximité des débouchés d'émissaires urbains : Boulogne, Dunkerque (Dewarumez, 1979, Dewarumez *et al.*, 1986).

Baie de Seine

Les trois stations prospectées, BS1, BS2 et BS3, se trouvent dans le peuplement des sables fins envasés à *Abra alba-Pectinaria koreni* au débouché de la Seine sous influence des apports fluviaux de la Seine et de l'Orne : eau douce, éléments nutritifs et contaminants (Gentil *et al.*, 1986 ; Dauvin *et al.*, 1986).

Baie de Morlaix

La station Pierre Noire (PN) est localisée dans la partie orientale de la baie dans le peuplement des sables fins peu envasés à *Abra alba-Hyalinoecia bilineata*, milieu relativement oligotrophe. La station Rivière de Morlaix (RM) se trouve dans le chenal de la Rivière de Morlaix sur le peuple-

Tableau 1

Principales caractéristiques des stations d'étude et des techniques d'échantillonnage. GRA, Gravelines ; BS1, BS2, BS3, stations 1, 2, 3 baie de Seine ; PN Pierre Noire et RM rivière de Morlaix.

Main characteristics of the sampling and of the stations. GRA, Gravelines; BS1, BS2, BS3, stations 1, 2, 3 Bay of Seine ; PN Pierre Noire and RM Rivière de Morlaix.

STATION	GRA	BS1	BS2	BS3	PN	RM
Position géographique						
Latitude	51°01,30'N	49°26,70'N	49°26,92'N	49°27,98'N	48°42,50'N	48°39,27'N
Longitude	02°04,90'E	0°0,85'W	0°2,00'W	0°2,03'W	3°51,95'W	3°52,08'W
Profondeur en m	10	8	9,5	10,5	17	10
Sédiment						
Médiane en μm	100-150	120-200	120-200	80-120	148-184	77-122
% de fines < 63 μm	5-10	3-7	3-7	10-30	1	17,5-39
Température de l'eau en °C						
Minimum hivernal	4	6	6	6	8	7
Maximum estival	19	19,5	19,5	19,5	15,5	16,5
Salinité						
Minimum	32	22,3	20,7	20,4	34,5	34,0
Maximum	34	33,8	33,6	33,1	35,3	35,2
Échantillonnage						
Benne utilisée	SMI	SMI	SMI	SMI	SMI	SMI
Nombre de prélèvements par série	10	3	3	3	10	10
Surface échantillonnée (en m ²)	1	0,3	0,3	0,3	1	1
Maille de tamisage (en mm)	1	1	1	1	1	1
Fréquence d'échantillonnage	4 à 10/an	1 à 4/an	1 à 4/an	2 à 5/an	5 à 12/an	4 à 6/an
Nombre total de séries	83	32	35	40	112	72
Années de suivi	1977-1991	1979-1991	1979-1991	1979-1991	1977-1991	1977-1991

ment des vases sableuses à *Abra alba-Melina palmata* dans une zone sous influence de dessalure hivernale et d'apports nutritifs (Dauvin, 1986, 1991; Dauvin et Gentil, 1989).

MÉTHODE DES SOMMES CUMULÉES

Cette méthode utilisée dans le contrôle industriel (Woodward et Goldsmith, 1970), sert à détecter des divergences par rapport à l'objectif fixé, et à estimer l'ampleur des changements. Le principe consiste à retrancher une valeur de référence *k* à toutes les données (ici nous prendrons la moyenne de la série), puis de cumuler pas à pas les résidus obtenus (Ibanez *et al.*, 1993 *a*). Le graphique des sommes cumulées va donc représenter les variations de la série autour de la valeur de référence *k* (ici sa moyenne) : des valeurs successives de la série, inférieures au seuil *k*, induiront une pente négative, et inversement si elles sont supérieures à *k*. Les ruptures de pente permettront de repérer les dates, les intensités et les durées des changements. Cette méthode a été appliquée aux données biologiques (abondances d'*Abra alba*), et aux températures moyennes mensuelles de l'air des stations de Dunkerque, La Hève et île de Batz. Les séries de températures ont été préalablement désaisonnalisées afin de retirer la très forte composante saisonnière ; la désaisonnalisation a consisté à retirer la moyenne mensuelle sur toute la série, à chaque mois correspondant. Ainsi il sera possible de comparer les évolutions d'*Abra alba* entre elles, et au regard des variations climatiques.

RÉSULTATS

Cinétique

Gravelines

Les variations de densité sont très importantes : de 0 à 8907 ind. m⁻² (fig. 1). On note généralement un minimum de den-

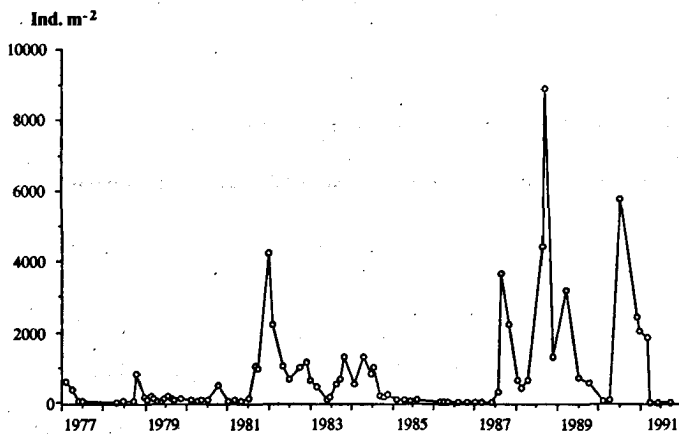


Figure 1

Évolution à long terme (1977-1991) de la densité (N. ind. m⁻²) des *Abra alba* retenues sur un tamis à ouverture de 1 mm à la station Gravelines.

Long-term changes (1977-1991) in Abra alba population densities (N. ind. m⁻²) retained on 1 mm-mesh sieve at Gravelines station.

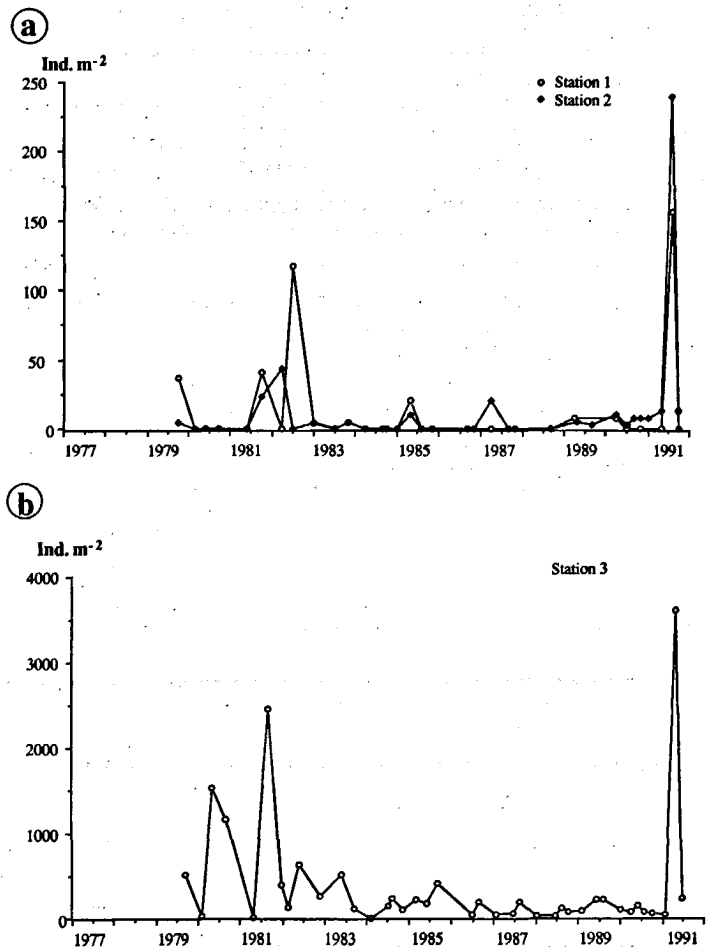


Figure 2

Évolution à long terme (1979-1991) de la densité (N. ind. m⁻²) des *Abra alba* retenues sur un tamis à ouverture de 1 mm en baie de Seine : a) stations BS1 et BS2 ; et b) station BS3.

Long-term changes in Abra alba (1979-1991) population densities (N. ind. m⁻²) retained on 1 mm-mesh sieve from the bay of Seine : a) stations BS1 and BS; and b) station BS3.

sité au printemps et un maximum automnal ou hivernal. Outre les variations saisonnières, *Abra alba* présente des variations pluriannuelles remarquables avec de forts ou très forts recrutements. Si l'on considère dans un premier temps uniquement les périodes où les densités ont été supérieures à 1000 ind. m⁻² (recrutements exceptionnels), on recense huit années : 1981 à 1984, 1987 à 1990, soit deux périodes de quatre années. Dans un second temps, si l'on considère des densités maximales comprises entre 500 et 1000 ind. m⁻² (forts recrutements), on identifie 1977 et 1978. Les autres années correspondent à de faibles recrutements et par conséquent à des densités automnales et hivernales faibles, voire très faibles : 1979, 1980, 1985 et 1986. En résumé, cette série montre : 1) des densités exceptionnellement élevées certaines années ; 2) une majorité d'années à fort ou très fort recrutement (dix années sur quinze) ; 3) une tendance générale à l'accroissement de la population.

Baie de Seine

Abra alba montre des variations saisonnières importantes dans les trois stations : minima hivernaux et maxima esti-

vaux ou automnaux (fig. 2). Aux deux stations BS1 et BS2, situées à la limite du faciès envasé type, *Abra alba* présentent des profils relativement semblables, hormis en 1982 : densités modérées avec un recrutement notable (densités supérieures à 100 ind. m⁻²) en 1982 (station 1) et 1991 (stations 1 et 2). En 1991, le maximum atteint 156 ind. m⁻² à la station 1 et 240 ind. m⁻² à la station 2. Les densités en BS3, située dans le peuplement à *Abra alba-Pectinaria koreni*, sont beaucoup plus élevées qu'aux stations 1 et 2. Les densités sont supérieures à 1000 ind. m⁻² [forts recrutements en 1980, 1981 et 1991 (en 1991 le maximum culmine à 3600 ind. m⁻²)]. Les densités dépassent 500 ind. m⁻² en trois autres occasions 1979, 1982 et 1983. En résumé, en baie de Seine, les évolutions globales des densités sont relativement similaires d'une station à l'autre. Le point remarquable est l'existence de deux périodes de fortes abondances séparées d'une dizaine d'années 1980-1982 et 1991.

Baie de Morlaix

Dans les deux stations, les variations saisonnières sont marquées par des densités maximales à la fin du recrutement printanier en juin-juillet, voire août et minimales en hiver (fig. 3). A la station PN, des forts recrutements (densités supérieures à 300 ind. m⁻²) ont été observés en 1979, 1980, 1990 et 1991 comme en témoignent la présence de pics avoisinant 600 ind. m⁻² pour les deux premiers et dépassant 300 ind. m⁻² pour les deux derniers. Des recrutements modérés (densités dépassant 100 ind. m⁻²) sont relevés en 1984 et 1987. Les autres années sont caractérisées par de faibles recrutements : 1977, 1978, 1982, 1983, 1985,

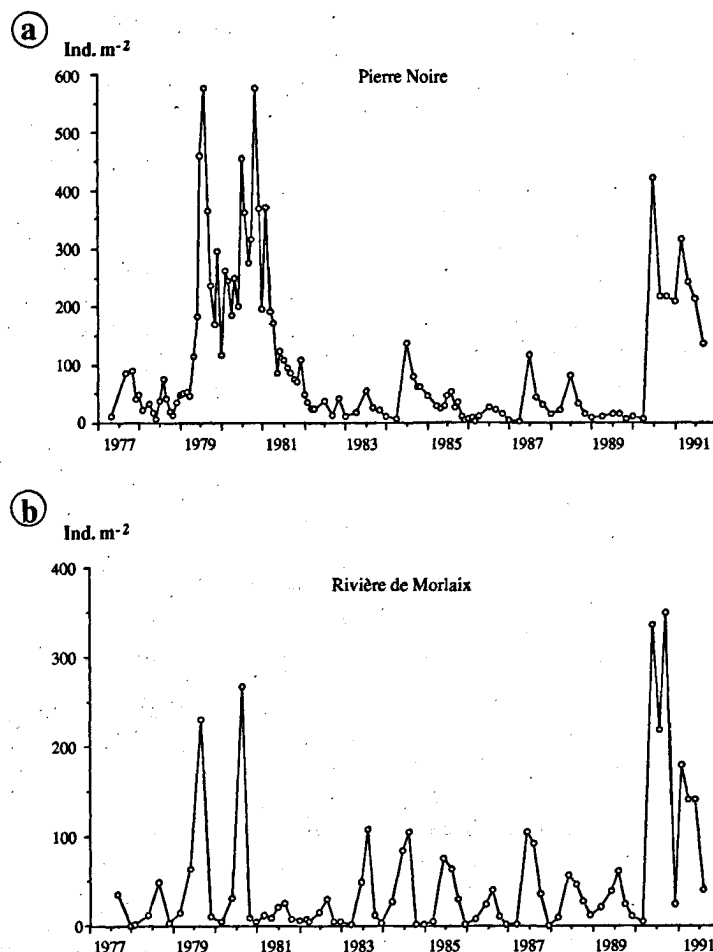


Figure 3

Évolution à long terme (1977-1991) de la densité (N. ind. m⁻²) des *Abra alba* retenues sur un tamis à ouverture de 1 mm en baie de Morlaix : a) station PN, Pierre Noire ; et b) station RM, rivière de Morlaix.

Long-term changes (1977-1991) in *Abra alba* population densities (N. ind. m⁻²) retained on 1 mm-mesh sieve from the bay of Morlaix: a) PN station; and b) RM station.

1986, 1988 et 1989, les densités maximales ne dépassant pas 100 ind. m⁻². A la station RM, *Abra alba* présente une évolution temporelle relativement semblable à PN : recrutements élevés en 1979, 1980, puis en 1990 et 1991, modérés (densités dépassant 100 ind. m⁻²) en 1983, 1984 et 1987, et faibles recrutements en 1977, 1978, 1982, 1985, 1986, 1988 et 1989. Les points remarquables sont : 1) évolution similaire dans les deux stations ; 2) existence de deux périodes de forts recrutements 1979-1980 et 1990-1991 séparés par une dizaine d'années.

Comparaison des cinétiques par la méthode des sommes cumulées

Pour cette comparaison, nous n'avons retenu que quatre stations : GRA, BS3, PN et RM (fig. 4). Les profils des deux séries PN et RM présentent les mêmes tendances, à un décalage près au niveau du deuxième point de rupture. On observe (fig. 4 et tab. 2) quatre périodes distinctes où alternent faibles abondances (1977-1979 : A, 1981-1990 : D à I) et fortes abondances (mars 1979-mars 1981 : B et C

Tableau 2

Valeurs des densités (N. ind. m⁻²) d'*Abra alba* dans les stations GRA, Gravelines, BS3, station 3 baie de Seine, PN Pierre Noire et RM rivière de Morlaix au cours des différentes périodes identifiées (A, B, ...) pour chaque série par la méthode des sommes cumulées.

Density values (N. ind. m⁻²) of *Abra alba* from GRA, Gravelines station, BS3 station 3 of the bay of Seine, PN Pierre Noire station, and RM Rivière de Morlaix station during the periods identified (A, B, ...) by the cumulated function.

	PN	RM	BS3	GRA
Janv 1977				
Mars 1979	A	37		
Aout 1980	B	63		462
Mars 1981	C		514	
Sept 1981	D			1783
Fev 1982	E	39	380	
Juin 1983	F			737
Oct 1984	G			
Sept 1987	H		307	365
Mars 1990	I			
Avr 1991	J	109		1224
Déc 1991	K		994	
Moyenne de 1977 à 1991	108	49	377	765

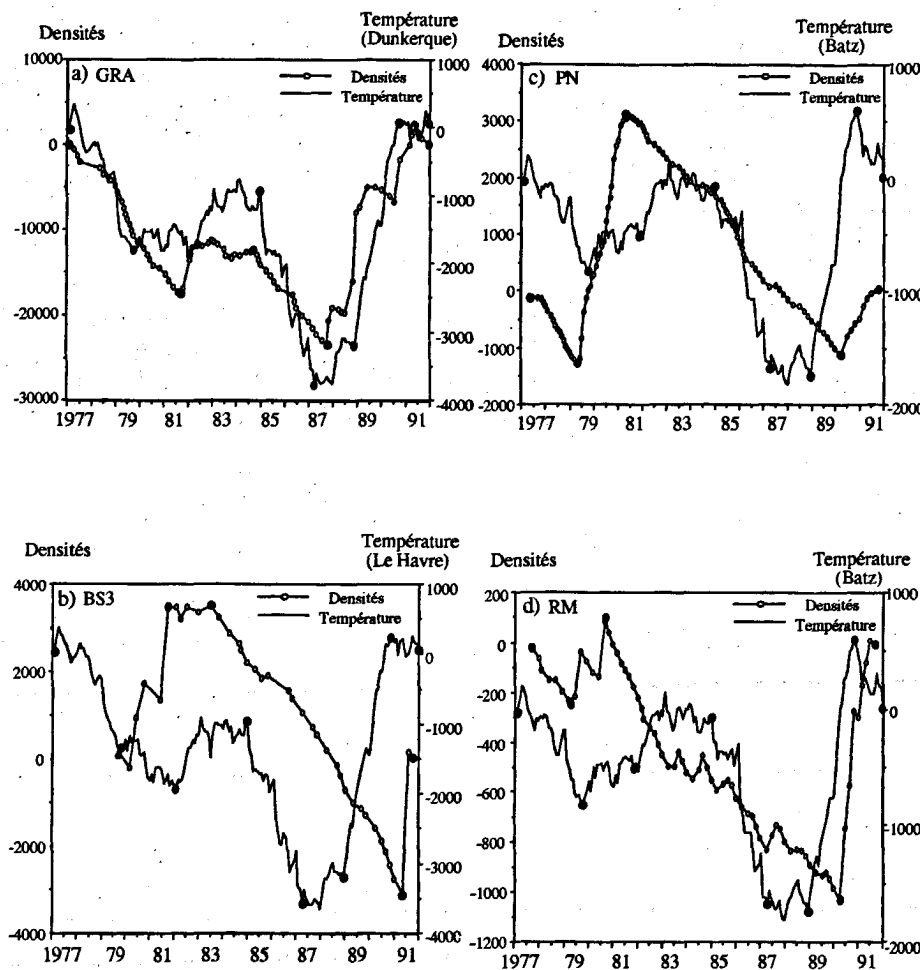


Figure 4

Sommes cumulées des écarts à la moyenne pour les densités d'*Abra alba* et pour les températures de l'air aux stations : a) GRA, Gravelines et Dunkerque ; b) BS3, station 3 baie de Seine, et Le Havre ; c) PN Pierre Noire et Batz ; et d) RM rivière de Morlaix et Batz. Les points marquent les limites des segments pour lesquels les moyennes locales ont été calculées (voir tab. 2).

Cumulated function of the mean densities of Abra alba and air temperature from stations: a) GRA, Gravelines and Dunkerque; b) BS3 station 3 of the bay of Seine and Le Havre; c) PN Pierre Noire and Batz; and d) RM Rivière de Morlaix and Batz. The points show the limit of the different identified period (see Tab. 2).

à PN, mars 1979-août 1980 : B en RM ; 1990-1991 : J et K). La série BS3 présente de fortes abondances de 1979 à 1981 (B à D) et en 1991 (K), une période d'abondance intermédiaire en 1981-1983 (E-F) et une période de faibles abondances de 1983 à 1990 (G à I). La série GRA se décompose en cinq périodes successives : faibles abondances de 1977 à 1981 (A à D) et de 1984 à 1987 (H), abondances moyennes de 1982 à 1984 (F-G), et fortes abondances fin 1981 (E) et de 1987 à 1991 (I, J et K). Cette analyse met en relief une certaine similarité entre les séries de la baie de Morlaix et de la baie de Seine, avec cependant un décalage d'environ un an. En revanche, la série Gravelines se distingue tant au niveau de son profil général que dans la succession des abondances : six à sept ans séparent les périodes d'abondance, contre une dizaine d'années pour les trois autres sites. Il convient de souligner que les années 1981, sauf en Rivière de Morlaix, et 1991 sont marquées par des fortes abondances dans chacun des sites.

La comparaison des cumuls de température (fig. 4) montre une évolution quasiment similaire pour les trois sites avec une succession d'années de refroidissement (1977-1979, 1984-1987), de réchauffement (1982-1983, 1988-1990), et des années de températures moyennes (1979-1981, 1991). Soit un cycle de six à sept ans déjà observé dans des données de température (Gray et Christie, 1983). Le refroidissement des années 1984-1987, et le réchauffement consécutif de 1988 à 1990 caractérisent l'événement "clima-

tique" le plus marqué de la période analysée. A l'île de Batz, située dans la partie occidentale de la Manche, sous l'influence d'un climat plus océanique, les amplitudes de température sont moins marquées que dans les deux autres sites de la Manche orientale et de la Mer du Nord. De même, on observe contrairement aux deux autres sites, une tendance décroissante en 1991, et un léger réchauffement en 1979-1981 en baie de Morlaix.

Les variations d'*Abra alba* comparées aux profils des températures (fig. 4) 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. C'est dans le site Gravelines que la population d'*Abra alba* semble évoluer de façon la plus synchronisée avec les températures (fig. 4 a) : les périodes de faibles abondances coïncidant avec des hivers froids et, à l'inverse, de fortes abondances avec des hivers doux. Il faut toutefois noter que l'événement météorologique majeur à méso-échelle, signalé plus haut, semble se répercuter nettement, et avec un retard d'une ou deux années, en baie de Morlaix et en baie de Seine. On observe en effet, à partir de 1990, une rupture brutale des profils : la longue période de faibles abondances faisant place sans transition à une période de très fortes abondances. A Gravelines, on observe également une rupture analogue, mais sans décalage, la période de fortes abondances faisant suite à la fin du refroidissement.

DISCUSSION ET CONCLUSION

Au cours des vingt dernières années, les populations d'*Abra alba* ont également fait l'objet de suivi dans huit autres sites répartis des côtes allemandes au bassin d'Arcachon. Ces autres observations permettent ainsi de comparer les fluctuations de cette espèce dans un spectre géographique étendu et de préciser si les périodes d'abondance sont synchrones sur tout le gradient latitudinal. Les principales caractéristiques de ces séries classées du nord au sud sont résumées ci-dessous.

German Bight

Une station dans du sédiment vaseux à *Abra alba* par une vingtaine de mètres de profondeur ; au maximum trois relevés par an de 1969 à 1979, valeurs comprises entre 2 et 554 ind.m⁻², trois recrutements estivaux importants 1969, 1975 et 1977, respectivement 270, 380 et 554 ind. m⁻² (Rachor, 1977, 1980 ; Rachor et Salzwedel, 1975 ; Rachor et Gerlach, 1978).

Côtes de Belgique

Deux stations sur des fonds d'une dizaine de mètres de profondeur sur des sables fins peu envasés à *Abra alba-Venus gallina*. Station 10088, suivie de 1971 à 1983 à raison de deux à huit observations annuelles, avec une interruption de l'hiver 1975 au printemps 1977, de 0 à 3555 ind. m⁻², recrutements importants en 1974, 1977 et à un moindre degré en 1980, modéré en 1973, 1975 et 1981 et très faibles en 1971-72 et 1978-79. Station 00050, de juillet 1981 à octobre 1983, de 0 à 530 ind. m⁻² en septembre 1982, très faible recrutement en 1981 et 1983 (données COST 647 de Vermeulen *et al.*).

Penly, Manche orientale

Une station dans les sables fins plus ou moins envasés à *Abra alba* par 10 à 12 m de profondeur, série courte, huit observations de mai 1978 à mars 1980, densités comprises entre 237 et 2477 ind. m⁻², recrutements importants en 1978 et 1979 (Guillaumont *et al.*, 1983).

Baie de Lannion, Manche occidentale

Deux stations L7 et L8 par 25 et 30 m de profondeur dans le peuplement à *Abra alba-Hyalinoecia bilineata*, suivies trimestriellement d'avril 1978 à février 1981 ; fonds pollués par les hydrocarbures de l'*Amoco Cadiz* en avril 1978, évolutions très semblables dans les deux stations, de 0 à 162 ind. m⁻², recrutements marqués en 1979 et 1980 comme en baie de Morlaix (Cabioch *et al.*, 1982).

Rade de Brest

Une station dans les vases sableuses à *Abra alba-Melinna palmata* par 12 m de profondeur, de mai 1978 à juin 1981,

échantillonnage le plus souvent mensuel, de 18 à 1500 ind. m⁻², recrutement modéré en 1978, élevé en 1979 puis décroissance régulière des effectifs jusqu'à la fin de l'échantillonnage (Hily et Le Bris, 1984).

Rade de Lorient

Une station sur les sables fins envasés à *Abra alba* par 16 m de profondeur, série très courte, six observations de décembre 1982 à février 1984, densités comprises entre une valeur de 200 ind. m⁻² en février 1984 et 17900 ind. m⁻² en mai 1983 (Le Bris, 1988). C'est la plus forte valeur recensée sur 1 mm parmi tous celles citées dans la littérature pour *Abra alba*.

Sud-Gascogne

Plusieurs stations dans des sables fins gris à *Abra alba-Owenia fusiformis*, situés aux environs de 25 m de profondeur, suivies de mai 1979 à avril 1982, dix huit observations irrégulières séparées de deux à huit mois. Deux recrutements importants en 1979 (maximum de 820 ind. m⁻² en juin) et en 1981 (maximum de 440 ind. m⁻² en juillet 1981) et absence de recrutement en 1980 (Bachelet 1981 ; Bachelet et Cornet, 1981 ; Cornet, 1986).

Bassin d'Arcachon

Une station dans le chenal envasé du Courbey sur un peuplement à *Abra alba-Venus gallina* par 5 m de profondeur, prélèvements mensuels de février 1985 à janvier 1987 (tamisage sur 0,4 mm). Un recrutement annuel avec toutefois des densités très différentes d'une année à l'autre : maximum de 4015 ind. m⁻² en 1985 et seulement de 1500 ind. m⁻² en 1986 (Madani, 1989).

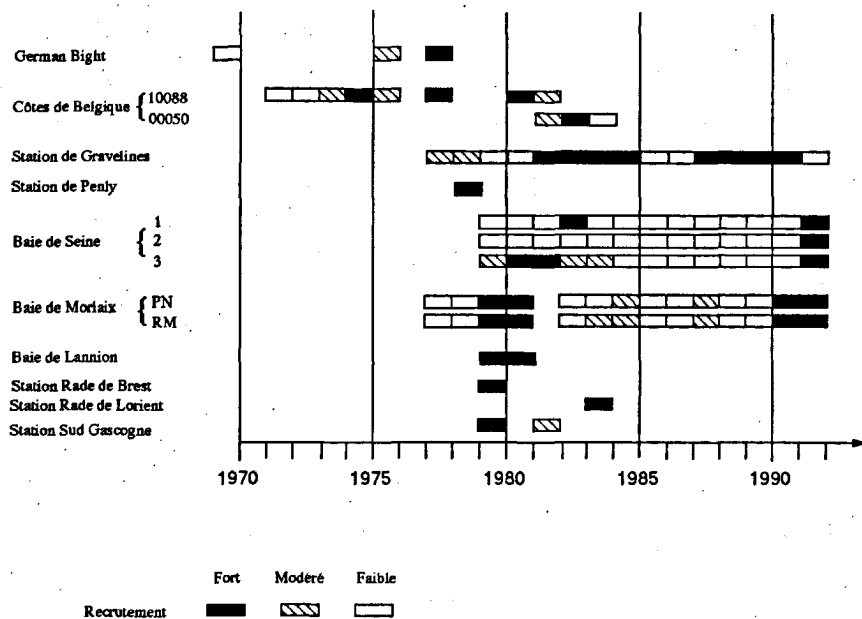
La figure 5 résume l'ensemble de l'information disponible sur les périodes de recrutement dans dix sites et quatorze stations (tamisage sur 1 mm). Deux éléments essentiels peuvent être soulignés : 1) la fréquence élevée dans les populations de la mer du Nord de recrutements forts ou modérés ; 2) la présence en 1979-1980 d'un bon synchronisme des recrutements modérés ou forts sur tout le gradient latitudinal depuis les côtes de Belgique jusqu'au large de la Gironde. De 1981 à 1983, seules les stations nordiques présentent de très forts recrutements : côtes de Belgique et Gravelines. On observe enfin en 1990 et 1991 de forts recrutements sur les sites échantillonnés à cette époque.

Plusieurs causes ont été évoquées pour expliquer les variations numériques des populations d'*Abra alba*. Ainsi en ce qui concerne ses accroissements, on note : une biostimulation à la suite d'une pollution pétrolière accidentelle, comme dans le cas des populations de la baie de Morlaix après la pollution de l'*Amoco Cadiz* (Dauvin, 1986) ; une perturbation chronique, comme en rade de Lorient qui reçoit une quantité importante de déchets d'origines diverses (industriels, agricoles et urbains) véhiculés par le Blavet (Le Bris, 1988) ; une colonisation rapide après une érosion sédimentaire due à des opérations de dragage, comme en rade de Brest (Hily et Le Bris, 1984) ou suite à

Figure 5

Variations latitudinales des périodes de recrutement de *Abra alba* de l'Atlantique Nord-Est d'après les observations obtenues de 1969 à 1991.

Latitudinal changes of the recruitment periods of north-eastern Atlantic populations of *Abra alba* from data collected between 1969 and 1991.



de fortes tempêtes, comme au large de la Gironde (Bachelet et Cornet, 1981). A l'inverse, pour expliquer ses décroissances, plusieurs hypothèses ont été évoquées : la prédation notamment par des poissons plats (Dewarumez *et al.*, 1976) ou par des omnivores benthiques comme les ophiures ; des compétitions spatiales ou trophiques (Dewarumez *et al.*, 1986 ; Hily et Le Bris, 1984 ; Bachelet et Cornet, 1981), et des conditions abiotiques, notamment la teneur en oxygène pour laquelle *Abra alba* présente une sensibilité aux anoxies estivales (Madani, 1989).

En baie de Morlaix, la première période d'abondance (1979-80) avait été interprétée par Dauvin (1986) comme une conséquence secondaire de la pollution pétrolière de l'*Amoco Cadiz*. La seconde période d'abondance (1990-1991) apparaît sans qu'il y ait de perturbation accidentelle locale. Une question se pose alors : la stimulation notée en 1979-1980 est-elle bien due à la pollution ou cette cause n'est-elle en fait que secondaire, ou synergique ? Il est donc important de suivre une série sur une longue période afin d'éviter les interprétations basées sur trop peu d'éléments. En effet, le suivi à long terme des variations d'abondance d'une espèce (plus d'une décennie) permet d'apprécier l'amplitude des variations saisonnières et d'identifier les fluctuations pluri-annuelles : identification des années normales et des années exceptionnelles (forts recrutements ou absence de recrutement).

Cette étude suggère que la cinétique de *Abra alba* serait sensible à une résultante de trois effets agissant en synergie : 1) enrichissement en matière organique ; 2) succession populationnelle ; et 3) effets climatiques. Dans le premier cas, les perturbations accidentelles ou chroniques d'enrichissement du milieu marin en matière organique entraînent un accroissement rapide des populations du fait des potentialités biologiques de l'espèce : plusieurs périodes de ponte, forte fécondité, dispersion larvaire planctonique, tolérance aux fortes concentrations en particules fines. Ses capacités à coloniser rapidement les peuplements benthiques sablo-vaseux disponibles et d'exploiter les ressources alimentaires présentes à l'interface eau-sédiment en font une espèce

pionnière. Ceci explique probablement les fortes densités observées dans certains milieux perturbés comme la rade de Lorient. Dans le second cas, les facteurs biotiques (compétition et prédation) entraînent une succession entre *Abra alba* et d'autres espèces de la macrofaune, succession décrite sous le nom de rotation biologique par Glémarec (1979) et observée par Dewarumez dans la région de Gravelines ou par Bachelet au large de la Gironde. Dans le troisième cas, Glémarec (1979) a montré qu'il existait un synchronisme entre les périodes d'abondance de certaines espèces benthiques et la variation du nombre de taches solaires : phénomène d'ordre climatique à méso-échelle. Plus tard, Gray et Christie (1983) ont mis en évidence, aussi bien sur des espèces benthiques que pélagiques, des cycles de 3-4, 6-7, 10-11, 18-20 et de 100 ans dans leurs abondances. Ce travail permet par conséquent de révéler, pour la première fois chez *Abra alba*, l'alternance de périodes avec de fortes abondances espacées de six à sept ans en Mer du Nord et de dix à onze ans en Manche : les événements météorologiques importants laissent leur empreinte dans la cinétique de cette espèce. *Abra alba* semble donc une bonne indicatrice des phénomènes climatiques à méso-échelle. De plus, il convient de souligner que la concordance entre les évolutions temporelles de densité et de température est meilleure dans la région où les eaux sont les plus froides en hiver (Gravelines) ; dans cette région la température pourrait agir comme facteur limitant. Il faut toutefois se garder d'établir des liaisons trop simplistes entre la cinétique d'une espèce, comme *Abra alba*, et la température. Cependant Barnett et Watson (1986) ont mis en évidence chez une espèce de bivalve intertidale *Tellina tenuis* une relation entre recrutement important et valeurs élevées des températures en juin et juillet, et un meilleur recrutement de cette espèce sur une plage subissant les rejets chauds d'une centrale thermique. L'avantage de la méthode des sommes cumulées permet de mettre en évidence une relation non continue et ponctuelle entre *Abra alba* et la température, ce qui n'aurait pas été possible avec des méthodes globales, même beaucoup plus sophistiquées. D'après Gray et Christie (1983), le cycle de

six-sept ans correspondrait à la libre rotation de la Terre et celui de dix-onze ans à la variation cyclique undécennale du nombre de taches solaires. Les séries de températures analysées sont cependant encore trop courtes pour pouvoir faire ressortir ces cycles par la méthode des sommes cumulées. D'autres travaux, dans la région de Plymouth, sur des organismes benthiques comme les balanes (Southward, 1991), ou planctoniques (Southward, 1980 ; 1984 ; Maddock *et al.*, 1989), ont également mis en évidence des changements faunistiques avec des changements graduels des températures à grande période. Ces changements connus sous le nom de cycle de Russell se caractérisent par une alternance entre périodes de réchauffement et de refroidissement des eaux. Ainsi, dans la région de Roscoff comme dans la région de Plymouth (Southward, 1984 ; 1991 ; Dauvin *et al.* 1989 ; 1991), après la période 1960-1980 caractérisée par des décroissances des températures, les années 1980 sont marquées par une inversion de la tendance et par un réchauffement important des eaux de l'entrée de la Manche à la fin de cette décennie. Les communautés des sables fins vaseux de la baie de Morlaix semblent d'ailleurs affectées d'une périodicité undécennale et d'une périodicité de trois à quatre ans

corrélée avec des changements liés à l'alternance de périodes cyclonique et anticyclonique (Ibanez *et al.*, 1993 b). Seules des observations à très long terme, comme celles soutenues dans le cadre du PNOC, permettront de corréler ces phénomènes biologiques aux tendances climatiques.

Remerciements

Cette étude a été réalisée dans le cadre du Programme National d'Océanographie Côtière, thématique «Séries à long terme». Les séries baie de Morlaix ont été obtenues dans le cadre des Recherches du Groupe de Recherches «Manche» ; elles bénéficient depuis l'année 1990 d'un soutien financier du Réseau National d'Observation (contrats IFREMER/GDR Manche). Les séries baie de Seine ont été obtenues dans le cadre de contrats COFAZ-NHA dont les rapports sont publiés sous forme de rapports biannuels par la cellule du suivi du littoral Haut-Normand du Havre et du laboratoire d'Hydrobiologie de Paris VI. La série Gravelines bénéficie du soutien financier IFREMER-EDF et du PNDR.

RÉFÉRENCES

- Bachelet G. (1981). Étude d'impact des travaux de dragage sur le milieu biologique de l'embouchure de la Gironde (avril-octobre 1980). Rapport contrat Port Autonome de Bordeaux/ADERA, 59 pp.
- Bachelet G. (1987). Processus de recrutement et rôle des stades juvéniles d'invertébrés dans le fonctionnement des systèmes benthiques de substrat meuble en milieu intertidal estuarien. *Thèse de Doctorat d'État ès Sciences, Université de Bordeaux I, France*, 478 pp.
- Bachelet G. et M. Cornet (1981). Données sur le cycle biologique d'*Abra alba* (mollusque bivalve) dans la zone Sud-Gascogne. *Annls Inst. océanogr., Paris*, 57, 111-123.
- Bachelet G., J.-M. Bouchet, M. Cornet, J.-C. Dauvin, F. Gentil, P.-J. Labourg et I. Madani (1986). Dynamique comparée de populations du genre *Abra* (mollusque lamellibranche), rôle des contraintes du milieu dans l'acquisition de stratégies démographiques, in : *Colloque National CNRS "Biologie des Populations"*, Lyon 4-6 septembre 1986, J.-M. Legay, éditeur. 107-115.
- Barnett P.R.O. et J. Watson (1986). Long-term changes in some benthic species in the Firth of Clyde, with particular reference to *Tellina tenuis* da Costa. *Proc. R. Soc. Edinb.*, 90B, 287-302.
- Cabioch L. (1991). Évolution à long terme d'écosystèmes benthiques côtiers des sédiments subtidaux, en relation avec leur variabilité spatiale physique et biologique, résultats obtenus par le programme COST. 647. in : *Space and Time Series Data Analysis in Coastal Benthic Ecology. An analytical exercise organised within the framework of the COST 647 Project on Coastal Benthic Ecology*, B.F. Keegan, éditeur. Commission of the European Communities, 265-438.
- Cabioch L., J.-C. Dauvin, C. Retière, V. Rivain et D. Archambault (1982). Les effets des hydrocarbures de l'*Amoco Cadiz* sur les peuplements benthiques des baies de Morlaix et de Lannion d'avril 1978 à mars 1981, in : *Ecological Study of the Amoco Cadiz oil spill*. Publication NOAA/CNEXO, 205-229.
- Cornet M. (1986). Estimation de la production annuelle de populations d'*Abra alba* (mollusque bivalve) du plateau continental Sud-Gascogne. *Oceanologica Acta*, 9, 3, 323-331.
- Dauvin J.-C. (1986). Biologie, dynamique et production d'une population d'*Abra alba* (Wood) (mollusque bivalve) de la baie de Morlaix (Manche occidentale). *J. expl mar. Biol. Ecol.*, 97, 151-180.
- 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*, M. Elliot et J.-P. Ducrot, éditeurs. Olsen and Olsen, Fredensborg, Denmark, 349-358.
- Dauvin J.-C. et F. Gentil (1989). Long-term changes in populations of subtidal bivalves (*Abra alba* and *A. prismatica*) from the Bay of Morlaix (Western English Channel). *Mar. Biol.*, 103, 63-73.
- Dauvin J.-C., F. Gentil, J.-P. Irlinger et B. Elkaim (1986). Éléments de synthèse sur la biologie et la dynamique du bivalve *Abra alba* dans la Manche. *Haliotis*, 15, 103-111.
- Dauvin J.-C., M. Joncourt, D. Latrouite et G. Raguénès (1989). Température et salinité de l'eau de mer au large de Roscoff de 1983 à 1987. *Cah. Biol. mar.*, 30, 5-10.
- Dauvin J.-C., M. Joncourt et J.-L. Birrien (1991). Température et salinité de l'eau de mer au large de Roscoff de 1988 à 1990. *Cah. Biol. mar.*, 32, 545-550.
- Dewarumez J.-M. (1979). Étude biologique d'*Abra alba* (Wood). Mollusque lamellibranche du littoral de la Mer du Nord. *Thèse de Doctorat de 3^{ème} cycle, Université de Lille, France*, 139 pp.
- Dewarumez J.-M., F. Smigielski et A. Richard (1976). *Abra alba* (mollusque lamellibranche), sa localisation en zone littorale de la Mer du Nord. *Haliotis*, 7, 13-19.
- Dewarumez J.-M., C. Quisthoudt et A. Richard (1986). Suivi pluriannuel du peuplement à *Abra alba* dans la partie méridionale de la Mer du Nord (région de Dunkerque-France). *Hydrobiologia*, 142, 187-197.
- Gentil F., J.-P. Irlinger, B. Elkaim et F. Proniewski (1986). Premières données sur la dynamique du peuplement macrobenthique des sables fins envasés à *Abra alba* de la baie de Seine orientale. *Actes de Colloques IFREMER*, 4, 409-420.

- Glémarec M.** (1979). Les fluctuations temporelles des peuplements benthiques liées aux fluctuations climatiques. *Oceanologica Acta*, **2**, 3, 365-371.
- Gray J.-S. et H. Christie** (1983). Predicting long-term changes in marine benthic communities. *Mar. Ecol.-Prog. Ser.*, **13**, 87-94.
- Guillaumont B., D. Hamon et L. Drévès** (1983). Étude écologique de Projet. Site de Penly. 2^{ème} cycle. Chapitre 9 : Zoobenthos subtidal, in : Rapport général, Centre National pour l'Exploitation des Océans, 1-47.
- Hily C. et H. Le Bris** (1984). Dynamics of an *Abra alba* population (bivalve Scrobiculariidae) in the Bay of Brest. *Estuar. coast. Shelf Sci.*, **19**, 463-475.
- Ibanez F., J.-M. Fromentin et J. Castel** (1993 a). Application de la méthode des sommes cumulées à l'analyse des séries chronologiques océanographiques. *C. r. hebdomadaire. Séances Acad. Sci., Paris*, sous presse.
- Ibanez F., J.-C. Dauvin et M. Étienne** (1993 b). 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. expl. mar. Biol. Ecol.*, **169**, 181-214.
- Le Bris H.** (1988). Fonctionnement des écosystèmes benthiques côtiers au contact d'estuaires : la rade de Lorient et la baie de Vilaine. *Thèse de Doctorat, Université de Bretagne Occidentale, Brest, France*, 273 pp.
- Madani I.** (1989). Dynamique des populations et processus de recrutement chez quatre espèces de bivalves appartenant aux genres *Abra* et *Cerastoderma*, dans le bassin d'Arcachon. *Thèse de Doctorat, Université de Bordeaux I, France*, 152 pp.
- Maddock L., D.S. Harbour et G.T. Boalch** (1989). Seasonal and year-to-year changes in the phytoplankton from the Plymouth area, 1963-1986. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, **69**, 229-244.
- Rachor E.** (1977). Faunenverarmung in einen Schlickgebiet in der Nähe Helgolands. *Helgoländer Meeresunters.*, **30**, 633-651.
- Rachor E.** (1980). The inner German Bight an ecologically sensitive area as indicated by the bottom fauna. *Helgoländer Meeresunters.*, **33**, 522-530.
- Rachor E. et H. Salzwedel** (1975). Studies on population dynamics and productivity of some bivalves in the German Bight, in : *Proceedings of the 10th European Marine Biology Symposium, Ostend, Belgique, vol. 2*, 575-588.
- Rachor E. et S.A. Gerlach** (1978). Changes of macrobenthos in a sublittoral sand area of the German Bight, 1967 to 1975. *Rapp. P.-v. Réun. Cons. perm. int. Explor. Mer*, **172**, 418-431.
- Souprayen J., J.-C. Dauvin, F. Ibanez, E. Lopez-Jamar, B. O'Connor et T.H. Pearson** (1991). Long-term trends of macrobenthic communities : numerical analysis of four north-western European sites, in : *Space and Time Series Data Analysis in Coastal Benthic Ecology. An analytical exercise organised within the framework of the COST 647*, B.F. Keegan, éditeur. Project on Coastal Benthic Ecology. Commission of the European Communities, 265-438.
- Southward A.J.** (1980). The Western English Channel : an inconstant ecosystem? *Nature*, **285**, 361-366.
- Southward A.J.** (1984). Fluctuations in the "indicator" chaetognaths *Sagitta elegans* and *Sagitta setosa* in the western Channel. *Oceanologica Acta*, **7**, 2, 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.*, **71**, 495-513.
- Tebble N.** (1966). British bivalve seashells : a handbook for identification. British Museum (Nat. Hist.), London, 212 pp.
- Woodward R.H. et P.L. Goldsmith** (1970). Les sommes cumulées, in : *Mathématiques et Statistiques pour l'industrie. Monographies ICI*, Paris, 31-38.